

# THESE

présentée devant

**L'ÉCOLE NATIONALE SUPÉRIEURE AGRONOMIQUE DE RENNES**

POUR OBTENIR LE TITRE DE DOCTEUR DE L'ENSAR

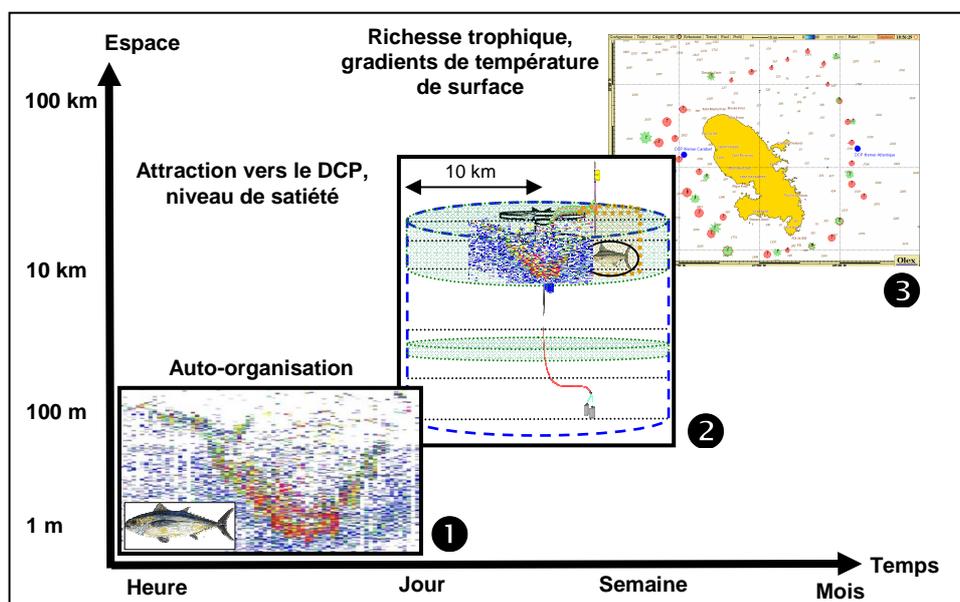
Mention : **HALIEUTIQUE**

par

**Mathieu DORAY**

## L'agrégation de thons de sub-surface au sein du système [DCP ancré - macronecton - environnement - pêche] en Martinique :

*étude hiérarchique par méthodes acoustiques, optiques et  
halieutiques*



Soutenue le 2 juin 2006 devant le jury composé de :

**M. Patrice Cayré**, Examineur, Directeur du département Ressources Vivantes de l'IRD

**M. Didier Gascuel**, Président, Professeur, Agrocampus Rennes

**M. Erwan Josse**, Examineur, Directeur de Recherches, IRD

**M. Francis Marsac**, Rapporteur, Directeur de Recherches, IRD

**M. Pierre Petitgas**, Examineur, Cadre de Recherche, Ifremer

**M. Lionel Reynal**, Examineur, Directeur de Recherches, Ifremer

**M. Yvan Simard**, Rapporteur, Professeur, ISMER, Canada

Thèse réalisée grâce au soutien financier de l'Union européenne, du Conseil Régional et de la Préfecture de Martinique







*Percer l'épaisseur des océans, c'est embrasser  
l'âme des fluides, des bêtes et des hommes.*

*Anita CONTI*

## Remerciements

*Avec cette thèse qui s'achève, c'est aussi toute une page de vie qui se tourne... Je vais tenter en préambule de remercier toutes celles et ceux qui ont rendu cette aventure possible...*

*En premier lieu, je voudrais remercier mes parents, merci de m'avoir fait partager votre ouverture d'esprit, votre humanité et le goût des relations vraies. Merci à mes frères, Nico Poulos et Vincent, d'être là, tout simplement.*

*Je tiens à remercier ensuite Erwan (Josse) qui accepta, il y a de cela déjà bien longtemps, de diriger la thèse dont rêvait un jeune VAT en Martinique... Merci de m'avoir initié de la meilleure des façons à l'utilisation de ces merveilleuses machines acoustiques. Merci de m'avoir transmis ton amour de ces magnifiques animaux que sont les thons. Merci de t'être toujours rendu disponible, où que tu sois, aux quatre coins de la planète. Merci de m'avoir donné les moyens, scientifiques et matériels de boucler cette thèse. Merci surtout de ta confiance, de ta rigueur, de ton calme et de ton soutien dans les situations qui me semblaient pourtant désespérées... Loin des projecteurs et des faux semblants, tu as toujours fait montre d'une honnêteté et d'une fidélité exemplaires, qualités d'autant plus appréciables qu'elles sont de moins en moins partagées...*

*Merci à Lionel Reynal qui m'a permis de réaliser ma thèse au sein du laboratoire ressources halieutiques de l'Ifremer en Martinique.*

*Merci à Pierre (Petitgas), pour cette campagne mémorable dans le golfe de Gascogne et tout ce qui en a découlé. C'est toujours un immense plaisir de discuter avec toi, de profiter de ta clairvoyance, de tes conseils avisés et de ton humanité. Tu as, tout au long de cette thèse, toujours réussi à trouver un peu de temps pour me sortir la tête de mon océan de données et m'indiquer des caps à suivre. Tu m'as de plus initié au monde merveilleux de la géostatistique, ce qui m'a aidé à maintenir le cap...avec une marge d'erreur acceptable ! Merci pour tout cela et surtout pour ta curiosité inaltérable, qui m'a toujours fait entrapercevoir des espaces insoupçonnés. J'espère que nous aurons de nouveau l'occasion de travailler ensemble autour d'un bon verre à l'avenir !*

*Aussi à l'aise devant un sondeur que dans la salle de tri, à entonner un chant de marin ou à déclencher malicieusement, l'air de ne pas y toucher, une gigantesque bataille de chinchards, Noël (Diner) est une autre figure discrète, mais irremplaçable, de l'acoustique halieutique. D'un calme et d'une gentillesse rare, Noël m'a toujours étonné par son érudition, sa vision et son incroyable curiosité des choses acoustique et halieutique. Je tiens à lui exprimer toute ma reconnaissance pour m'avoir fait découvrir avec passion l'acoustique halieutique... et ses limites ! Merci aussi pour les outils et les réflexions que tu as léguées aux générations de futurs acousticiens.*

*Merci à Laurent (Dagorn) de s'être lui aussi embarqué dans l'aventure dès le début. Merci de m'avoir intégré à la famille FADIO à l'occasion d'une campagne au Seychelles elle aussi inoubliable! Modèle de décontraction rigoureuse, tu as toujours su m'aiguiller au bon moment, notamment pour donner une suite à cette thèse... J'espère que cette suite nous amènera à nous retrouver bientôt autour du même DCP !*

*Stéphanie (Mahévas) a été la bonne fée de cette thèse, toujours disponible, toujours souriante, bref un vrai bonheur ! Merci pour ton énergie, tes conseils avisés et ta convivialité. Paré à rembarquer avec vous quand vous voulez « patronne » !*

*Pas d'halieutique sans bateau. Et quel bateau ! Malgré le fait qu'il s'agisse indéniablement de l'endroit où j'ai le moins dormi de ma vie, je garde un souvenir inoubliable de mes campagnes en mer à bord du Béryx. Je tiens à remercier tout spécialement Paul Gervain et son équipage pour m'avoir fait partager, avec une gentillesse, un calme et un humour à toute épreuve, leur vie de marin durant ces 16 mois de campagnes. Paul est pour moi le commandant idéal : toujours calme, souriant et disponible, passionné par la chose maritime, il déborde d'idées géniales pour régler à peu près tous les problèmes qui peuvent survenir. Aussi à l'aise avec un sextant, une caméra sous-marine, un DCP, un logiciel de bathymétrie, un fer à souder, une palangre ou un chalut, il semble de plus alimenté par une source d'énergie inépuisable... Le côtoyer a été un réel plaisir, tant sur le plan*

*humain que professionnel. Merci à Yann pour les longs quarts de nuit sous les étoiles et les bonnes vibrations musicales. Merci à Thierry pour les rasta vibes et la ital food !*

*Tous mes remerciements aux courageux rapporteurs, Francis Marsac et Yvon Simard qui, malgré leurs très nombreuses responsabilités et sollicitations, sont venus à bout en un temps record de la logorrhée verbale de cette thèse. Je vous remercie particulièrement pour toutes vos remarques très constructives.*

*C'est un grand honneur pour moi que Patrice Cayré et Didier Gascuel aient accepté de prendre part à mon jury de thèse. Je les en remercie vivement.*

*Merci à Jacques (Massé) de m'avoir mis le pied à l'étrier de l'acoustique et d'avoir fait partie de mon comité de suivi de thèse. J'espère pouvoir bientôt embarquer de nouveau avec toi sur PELGAS ! Merci à Laurent Berger pour Movies + et sa « hotline » légendaire! Richard Sabatié a été mon interlocuteur zélé à l'ENSAR (pardon, Agrocampus) pendant toute ma thèse : je le remercie vivement de m'avoir toujours sorti des pires nasses administratives... Un grand merci aux auteurs de mes 2 « thèses de chevet » pour leur prose inspirante : Arnaud Bertrand et Olivier Maury. Merci à Kim (Holland) de son intérêt pour le projet et de m'avoir permis de découvrir l'ambiance extraordinaire de la Tuna Conference.*

*Je n'oublie pas que tout débuta par un service national de rêve à la station Ifremer de Martinique... (merci Papos, Martial et ... JYL !). Merci à Jean Claude (Dao), mon gourou ès halieutique, pour son aide décisive dans la recherche des financements du projet, sa chaleur humaine et son soutien sans faille. Merci pour nos longues discussions autour de bonnes bouteilles, merci pour ton expérience et ta vision unique. Merci enfin de m'avoir permis de finir cette thèse dans les meilleures conditions matérielles et humaines possibles. Merci à Alain (Lagin) de m'avoir fait découvrir le monde de la pêche en Martinique. Merci pour les heures passées dans l'AX de service, secouée de ton rire inimitable, pour tes leçons de créole et pour ta bonne humeur quotidienne. Merci à Monique, Jean Luc, Thierry, Jean Jacques et tous mes ex-collègues de la station Ifremer de Martinique pour ces 5 années inoubliables passées en votre compagnie. Tchimbé rèd pa moli é an dot soley ! Merci à Marc (Taquet) pour ses conseils avisés et notre collaboration transocéanique. Merci à Loïc Antoine, Christian Dintheer, Annie Laviaille d'avoir permis au projet DAUPHIN de se réaliser dans les meilleures conditions. Merci également à Jean Pierre Gouillou, Roger Béric et Alain Iliou pour leur soutien technique. Merci à Annick (Radenac) pour son sourire. Merci à André (Carpentier) pour son amitié. A bientôt pour boire une bière à Boulogne fiu ! Gilles (Bocquené) figure également en bonne place parmi mes rencontres professionnalo-amicales martiniquaises. Merci pour ton humour incisif, tes bons petits plats, ton hospitalité légendaire et pour Erik Truffaz, Crustation, Bill Evans, Neil Young, Stochelo Rosenberg et j'en oublie ! Muchas gracias a mis amigos latinos : Gala, Hector, Indra y Spiderman, por todo. Merci à Patrice « Yellow Dog » Brehmer pour « la folie »!*

*Merci à tous les (ex) membres du centre IRD de Brest. Merci à Anne (Lebourges) pour sa bonne humeur contagieuse et nos discussions technico-philosophiques. Merci à Jean-Jacques (Levenez) de m'avoir nommé chef de sous-quart et d'avoir entretenu la chaude ambiance de notre bureau. Merci à Eric pour les chasses (?) mémorables à l'Aber Wrac'h et tout le reste. Un merci tout particulier à la tribu colorée des jeunes irréductibles de l'IRD : Michael, Michel@gollum29.fr, Gaby, Bamol, Justin, Issoufou, Manu, Rémi, Eugène, Stéphanie, Céline, Abderrahim, Camille.*

*Un immense merci à mes familles adoptives, de Martinique : Isa, Philippe, Martin, Anna, Roméo et de Guadeloupe : Gaëtan, Gary, Gaëlle et Liliane. Merci aussi à JP Rock et à la grenat ! Merci à Sophie, pour le meilleur et pour le pire. Merci à tous les amis fidèles : Romain, Katell, Nico, Mélanie, tous les coolecs et assimilés : Gwen, Rozenn, JM, LN, Pompon, Gourou, mon frère Bill (de la grande pampa). Merci aux amis de la Madinina-Gwada connection: Gary, Marta, Gaëlle, Tuco, Steph (et l sucré !), Nico, Mateo (M&M's forever!), Jean et Béa, Félicie, Aimée, Joss do It, la maison Hoche, Tristan, Fab et Fanny. Un très grand merci enfin à ma famille d'accueil du moulin d'Enes, dont la chaleur humaine m'a permis de passer de la Martinique à l'hiver métropolitain sans dommage. Merci Thom pour ton amitié, ton humour, tes guitares et ta tropicalattitude inoxydable !*

Merci Anne-Lise, Seb, Manuela, Mona et Cathy pour votre accueil et le soutien que vous avez apporté à « l'étudiant » du moulin.

## **Résumé**

L'utilisation de Dispositifs de Concentration de Poissons permet de provoquer la formation de larges agrégations de thonidés autour de dispositifs artificiels, ce qui augmente considérablement la vulnérabilité de ces ressources vis-à-vis de l'exploitation halieutique. Les DCP peuvent également être utilisés en tant qu'observatoires océaniques, afin d'étudier le comportement agrégatif du macronecton pélagique. Nous avons ainsi réalisé des observations autour de DCP ancrés en Martinique, afin de définir une typologie des agrégations de macronecton et d'étudier leurs relations avec leur environnement biotique, abiotique et l'exploitation halieutique locale. Nous avons ensuite estimé la biomasse moyenne de macronecton agrégé autour d'un DCP ancré, afin de fournir des éléments scientifiques nécessaires à une gestion durable de ces ressources.

**La première partie** présente le contexte de l'étude i.e. l'écosystème pélagique régional, le phénomène d'agrégation du macronecton autour des DCP et la pêche associée aux DCP ancrés en Martinique.

**La deuxième partie** introduit la théorie de la hiérarchie qui a fourni le cadre conceptuel de l'étude et présente les échelles et méthodes d'observation. Le principal outil d'observation est un échosondeur scientifique, mis en œuvre le long de parcours en étoile autour de 2 DCP ancrés. Les prospections acoustiques ont été combinées à des observations vidéo sous-marines, des pêches expérimentales et un suivi *in-situ* de l'environnement abiotique.

**La troisième partie** présente une typologie des éléments constituant le système [DCP ancré - macronecton - environnement - pêche] dans le plan vertical et précise leurs interactions. Le type d'agrégation de macronecton dominant est une grande agrégation composée d'une majorité de thons noirs (*Thunnus atlanticus*) de taille moyenne (60 cm) distribuée en sub-surface (40-100 m), dans un rayon de 300 m autour de la tête des DCP. Cette agrégation se forme au lever du soleil et se disperse presque totalement dans l'après-midi. Elle a été observée de jour lors de toutes les campagnes. Une corrélation positive entre la densité et la structure moyenne des couches micronectoniques diurnes évaluées localement autour du DCP au cours de cycles de 48 h et les dimensions et l'énergie acoustique de l'agrégation de thons de sub-surface a été mise en évidence. Malgré le fait que cette agrégation représente en moyenne 95 % de l'énergie acoustique du macronecton autour des DCP, elle est presque inexploitée par les pêcheurs artisans locaux.

**La quatrième partie** met en évidence les fortes variations conjointes de la distribution spatiale dans le plan horizontal de la densité de l'agrégation de thons de sub-surface et de son abondance globale. Ces variations ont été observées au cours du cycle nyctéméral et aux échelles inter-journalières et mensuelles. La distribution spatiale moyenne de la densité diurne de l'agrégation en fonction de la distance au centre de gravité de l'agrégation est cependant très stable et peut être modélisée au moyen d'une équation d'advection-diffusion. Un modèle de krigeage universel, utilisant les résultats du modèle d'advection-diffusion, a permis d'évaluer la biomasse maximale journalière moyenne de l'agrégation de thons de sub-surface à une dizaine de tonnes, avec un coefficient de variation d'estimation de 26%.

Nous proposons une représentation hiérarchique synthétique de la distribution spatiale d'une sous-population de thons dans un réseau de DCP ancrés de la micro à la méso-échelle. **Nous suggérons que la distribution spatiale des thons est déterminée principalement à l'échelle fine (100 m-1 km) et à l'échelle grossière (1-10 km) par des processus comportementaux (auto-organisation, agrégation, nutrition) et par des processus environnementaux à échelle plus large.**

**Mots clés :** DCP ; acoustique ; vidéo sous-marine ; thon ; comportement agrégatif ; relation thon/environnement ; micronecton ; hydrologie ; géostatistique ; modèles d'advection-diffusion ; estimation d'abondance ; échelles spatio-temporelles ; hiérarchie ; pêche artisanale ; Petites Antilles ; Martinique

## Abstract

### **Sub-surface tuna aggregation within the [moored FAD- large pelagics- environment - fishing] system in Martinique : *hierarchical study by acoustic, optic and fishing methods***

Artificial Fish Aggregating Devices (FADs) are known to concentrate tropical tunas. This aggregative behaviour drastically increases the vulnerability of these species to fishing. Alternatively, FADs can be used as oceanic observatories to study the aggregative behaviour of large pelagic fish. Sea surveys were hence conducted in Martinique (Lesser Antilles), following an ecosystemic approach to the moored FAD fishery. The objectives were i) to establish a typology of the pelagic fish aggregations found around two moored FADs ii) to study their relations with their biotic and abiotic environment and the local fishery. The mean biomass of large pelagic fish aggregations was also estimated to provide useful scientific inputs for achieving a sustainable management of the moored FAD fishery.

**The first part** presents the background of the study. We introduce the regional pelagic ecosystem, the aggregative behaviour of pelagic fish around FADs and the Martinican moored FAD fishery.

**The second part** begins with a presentation of the conceptual framework of the study: the hierarchy theory. Observation scales and survey methodology are therefore described. Echosounder surveys run in a star pattern were conducted around the moored FADs. The acoustic surveys were combined with underwater video observations, classical fishing experiments and CTD profiles.

**In the third part**, the elements of the [moored FAD – pelagic fish - environment - fishing] system and their interactions are numerically characterised in the vertical plane. The main type of pelagic fish aggregation was a large aggregation distributed in sub-surface (40-100 m) within a radius of 400 m of the FAD. This aggregation was mostly made of 60 cm FL blackfin tunas (*Thunnus atlanticus*). It appeared at sunrise and mostly spread away in the late afternoon. It was observed during all daytime surveys. The average density and the vertical structure of the micronektonic sound scattering layers (SSLs) were assessed locally around a FAD for 48h cycles. These SSLs descriptors showed positive correlation with the size and the abundance of the sub-surface tuna aggregation. Whereas this aggregation accounted for about 95% of the total biomass aggregated around a moored FAD, it was nearly unexploited by the local commercial fishermen.

**The fourth part** focuses on the sub-surface tuna aggregation. A high variability of the spatial distribution of the aggregation was observed in the horizontal plane at daily, day to day and monthly temporal scales. These variations were related to fluctuations of the global abundance of the aggregation. The daytime average density of sub-surface tuna was modelled as a function of the distance to FAD, within an advection-diffusion framework. Based on these results, a universal kriging model was designed to assess the mean maximum daily biomass of the sub-surface tuna aggregation. This mean biomass estimate yielded 11 tons with an estimation error of 26%.

To conclude, we present a hierarchical organization in space and time of a sub-surface tuna population distributed within a network of moored FADs, from micro to meso-scale. We suggest that the spatial distribution of tunas can be explained from fine to coarse-scales by behavioural processes (self-organization, feeding, aggregative behaviour) whereas their spatial distribution is mainly forced by environmental processes at broader scales.

**Keywords :** FAD; echosounding; underwater video; tuna; aggregative behaviour; tuna/environment relationships; micronekton; hydrology; geostatistics; advection-diffusion models; biomass estimation; spatial and temporal scales; hierarchy; small scale fishery; Lesser Antilles; Martinique

# TABLE DES MATIERES

<b>INTRODUCTION GENERALE</b>	<b>13</b>
<b>CHAPITRE 1. CONTEXTE DE L'ETUDE DU SYSTEME [DCP ANCRE - MACRONECTON - ENVIRONNEMENT - PECHE]</b>	<b>19</b>
<b>1.1. L'ECOSYSTEME PELAGIQUE REGIONAL</b>	<b>20</b>
1.1.1. <i>Introduction</i>	20
1.1.2. <i>Biotope pélagique régional</i>	21
1.1.2.1. Circulation générale	21
1.1.2.2. Influence des fleuves amazoniens	21
1.1.2.3. Phénomènes locaux liés à la présence des îles	23
1.1.2.4. Caractéristiques physico-chimiques des masses d'eau	23
1.1.3. <i>Production autotrophe et hétérotrophe</i>	23
1.1.3.1. Production autotrophe	24
1.1.3.2. Production hétérotrophe	25
1.1.3.3. Les grands poissons pélagiques exploités autour des DCP ancrés en Martinique	27
1.1.4. <i>Conclusions</i>	33
<b>1.2. LE COMPORTEMENT AGREGATIF DES POISSONS PELAGIQUES AUTOUR DE DCP</b>	<b>34</b>
1.2.1. <i>Définitions</i>	34
1.2.2. <i>Qu'est ce qu'un DCP ?</i>	35
1.2.3. <i>Structure des agrégations de poissons autour des DCP</i>	35
1.2.3.1. Composition	35
1.2.3.2. Distribution spatiale	36
1.2.3.3. Biomasse	38
1.2.4. <i>Dynamique des poissons individuels autour des DCP</i>	40
1.2.4.1. Détection et colonisation du dispositif	40
1.2.4.2. Temps de résidence	41
1.2.4.3. Dynamiques temporelles des individus lors de la phase d'agrégation	45
1.2.5. <i>Dynamique des agrégations autour de DCP</i>	47
1.2.6. <i>Déterminisme de l'agrégation autour de DCP</i>	48
<b>1.3. LES PECHERIES PELAGIQUES ET LA PECHE ASSOCIEE AUX DCP ANCRÉS AUX PETITES ANTILLES</b>	<b>49</b>
1.3.1. <i>Exploitation halieutique des agrégations de poissons pélagiques autour d'objets flottants</i>	49
1.3.2. <i>Le développement de la pêche associée aux DCP ancrés en Martinique</i>	50
1.3.2.1. Le contexte des pêcheries pélagiques aux Petites Antilles	50
1.3.2.2. Historique du développement de la pêche associée aux DCP ancrés en Martinique	52
1.3.2.3. L'exploitation halieutique des DCP ancrés en Martinique	55
1.3.2.4. Impact socio-économique du développement de la pêche associée aux DCP ancrés	60
1.3.2.5. <i>Conclusions</i>	62
<b>CHAPITRE 2. ETUDE <i>IN-SITU</i> DU SYSTEME [DCP ANCRE - MACRONECTON - ENVIRONNEMENT - PECHE] : LES CAMPAGNES DAUPHIN</b>	<b>63</b>
<b>2.1. INTRODUCTION</b>	<b>64</b>
<b>2.2. HIERARCHISATION DU SYSTEME ETUDIE ET METHODES D'OBSERVATION</b>	<b>64</b>
2.2.1. <i>La théorie de la hiérarchie</i>	64
2.2.1.1. L'observateur au cœur de la démarche scientifique	64
2.2.1.2. Hiérarchisation d'un système	65
2.2.1.3. Etude du comportement du système hiérarchique et définition des phénomènes	68
2.2.1.4. Modélisation des phénomènes	69
2.2.1.5. Bilan	70

2.2.2.	<i>Description hiérarchique définitionnelle du système [DCP ancré - macronecton - environnement - pêche] et échelles d'observation</i>	71
2.2.2.1.	Point focal de l'étude et hiérarchisation du système	71
2.2.2.2.	Description et échelles des holons	71
2.2.3.	<i>Conclusions</i>	75
<b>2.3.</b>	<b>DEROULEMENT DES CAMPAGNES DAUPHIN</b>	<b>75</b>
2.3.1.	<i>Introduction</i>	75
2.3.2.	<i>Moyens et cadre généraux de l'étude</i>	76
2.3.2.1.	Navire de recherche	76
2.3.2.2.	DCP étudiés	76
2.3.2.3.	Planning des campagnes	77
2.3.3.	<i>Echantillonnage des agrégations de macronecton</i>	79
2.3.3.1.	Méthodes et échelles d'observation	79
2.3.3.2.	Observations acoustiques	84
2.3.3.3.	Pêches expérimentales et commerciales	102
2.3.3.4.	Observations vidéo sous-marines	105
2.3.4.	<i>Echantillonnage de l'environnement biotique</i>	107
2.3.4.1.	Echelles et méthodes d'observation	107
2.3.4.2.	Cartes de concentration en chlorophylle-a de surface	108
2.3.4.3.	Chalutages mésopélagiques	108
2.3.5.	<i>Echantillonnage de l'environnement abiotique</i>	109
2.3.5.1.	Méthodes et échelles d'observation	109
2.3.5.2.	Matériel utilisé	110
2.3.5.3.	Protocoles et données récoltées	110
2.3.6.	<i>Echantillonnage de l'activité halieutique</i>	110
2.3.6.1.	Méthodes et échelles d'observation	110
<b>2.4.</b>	<b>BILAN : ECHELLES DES HOLONS EMPIRIQUES DU SYSTEME [DCP ANCRE - MACRONECTON - ENVIRONNEMENT - PECHE]</b>	<b>111</b>
<b>CHAPITRE 3. DESCRIPTION HIERARCHIQUE DU SYSTEME [DCP ANCRE - MACRONECTON - ENVIRONNEMENT - PECHE] EN MARTINIQUE DANS LE PLAN VERTICAL</b>		<b>115</b>
<b>3.1.</b>	<b>INTRODUCTION</b>	<b>116</b>
<b>3.2.</b>	<b>DESCRIPTION HIERARCHIQUE [DCP ANCRE - MACRONECTON - ENVIRONNEMENT- PECHE] EN MARTINIQUE A ECHELLE TEMPORELLE ANNUELLE</b>	<b>117</b>
3.2.1.	<i>Introduction</i>	117
3.2.2.	<i>Caractérisation de l'environnement des agrégations de macronecton</i>	118
3.2.2.1.	Matériel et méthodes	118
3.2.2.2.	Résultats	121
3.2.2.3.	Discussion	128
3.2.2.4.	Conclusions	130
3.2.3.	<i>Caractérisation du macronecton</i>	131
3.2.3.1.	Matériel et méthodes	131
3.2.3.2.	Résultats	134
3.2.3.3.	Discussion	143
3.2.3.4.	Conclusions	146
3.2.4.	<i>Exploitation halieutique des agrégations de macronecton autour de DCP ancrés en Martinique</i>	146
3.2.4.1.	Introduction	146
3.2.4.2.	Matériel et méthodes	147
3.2.4.3.	Résultats	149
3.2.4.4.	Discussion	155
3.2.4.5.	Conclusions	157
3.2.5.	<i>Relations entre holons à l'échelle annuelle</i>	158
3.2.5.1.	Relations environnement-macronecton	158

3.2.5.2. Relations environnement-pêche	158
3.2.5.3. Relations pêche-macronecton	159
3.2.5.4. Conclusions	163
<b>3.3. DESCRIPTION HIERARCHIQUE DU SYSTEME [DCP ANCRE -MACRONECTON - ENVIRONNEMENT-PECHE] EN MARTINIQUE A ECHELLE TEMPORELLE MENSUELLE</b>	<b>164</b>
3.3.1. <i>Introduction</i>	164
3.3.2. <i>Environnement abiotique et production primaire de surface</i>	165
3.3.3. <i>Caractérisation de l'environnement micronectonique</i>	166
3.3.3.1. Matériel et méthodes	166
3.3.3.2. Résultats	171
3.3.3.3. Discussion	177
3.3.3.4. Conclusions	178
3.3.4. <i>Typologie des agrégations de macronecton autour de DCP ancrés en Martinique</i>	179
3.3.4.1. Introduction	179
3.3.4.2. Matériel et méthodes	179
3.3.4.3. Résultats	188
3.3.4.4. Discussion	206
3.3.4.5. Conclusions	213
3.3.5. <i>Etude des relations entre les holons du système à échelle mensuelle</i>	213
3.3.5.1. Introduction	213
3.3.5.2. Matériel et méthodes	214
3.3.5.3. Résultats	217
3.3.5.4. Discussion	224
3.3.5.5. Conclusions	228
<b>3.4. CONCLUSION : DESCRIPTION HIERARCHIQUE DU SYSTEME [DCP ANCRE - MACRONECTON - ENVIRONNEMENT - PECHÉ] EN MARTINIQUE</b>	<b>229</b>
3.4.1. <i>Types d'agrégations de macronecton</i>	231
3.4.1.1. Agrégations de thonidés juvéniles de surface diurnes	231
3.4.1.2. Agrégation d'extranatants de surface diurne	231
3.4.1.3. Agrégation de thons de sub-surface diurne	232
3.4.1.4. Grands prédateurs apicaux diurnes	232
3.4.1.5. Agrégation de sub-surface nocturne	232
3.4.2. <i>Influence de l'environnement sur les agrégations de macronecton</i>	233
3.4.3. <i>Influence de l'activité halieutique sur les agrégations de macronecton</i>	233
3.4.4. <i>Comparaison des systèmes DCP martiniquais et polynésiens</i>	234
3.4.5. <i>L'agrégation des thons de sub-surface, phénomène au cœur du système [DCP ancré - macronecton - environnement - pêche]</i>	235

## **CHAPITRE 4. L'AGREGATION DES THONS DE SUB-SURFACE AUTOUR DE DCP ANCRÉS EN MARTINIQUE** **237**

<b>4.1. INTRODUCTION</b>	<b>238</b>
<b>4.2. ETUDE DE LA DISTRIBUTION SPATIALE HORIZONTALE DE LA DENSITE DES AGREGATIONS DE THONS DE SUB-SURFACE</b>	<b>239</b>
4.2.1. <i>Matériel et méthodes</i>	239
4.2.1.1. Calcul des valeurs de densité acoustique de l'agrégation de thons de sub-surface dans le plan horizontal	239
4.2.1.2. Etude de la variabilité de la distribution spatiale de la densité de l'agrégation de thons de sub-surface	240
4.2.2. <i>Résultats</i>	252
4.2.2.1. Extraction des valeurs de densité par écho-intégration par bancs	252
4.2.2.2. Variabilité des moyennes et variances zonales de la densité de thons de sub-surface	252
4.2.2.3. Centre de gravité et inertie	261
4.2.2.4. Courbes d'agrégation géostatistiques	266
4.2.3. <i>Discussion</i>	272

4.2.3.1. Données et méthodes employées	272
4.2.3.2. Variabilité de la surface de densité de l'agrégation de thons de sub-surface aux échelles journalières, inter-journalières et mensuelles	274
4.2.4. Conclusions	281
<b>4.3. EVALUATION DE LA BIOMASSE DE L'AGREGATION DE THONS DE SUB-SURFACE ET DE SA VARIANCE D'ESTIMATION PAR KRIGEAGE UNIVERSEL</b>	<b>282</b>
4.3.1. Introduction	282
4.3.2. Méthodes	282
4.3.2.1. Présentation des méthodes de géostatistique intrinsèque pour le calcul de la moyenne zonale et de la variance d'estimation	282
4.3.2.2. Evaluation de la biomasse diurne de l'agrégation de thons de sub-surface observée autour de DCP ancrés par méthodes géostatistiques	288
4.3.3. Résultats	310
4.3.3.1. Standardisation de la surface de densité des thons de sub-surface et définition de la zone d'étude	310
4.3.3.2. Modélisation de la tendance de la surface de densité de l'agrégation de thons de sub-surface	312
4.3.3.3. Etude des résidus du modèle de krigeage universel	316
4.3.3.4. Erreur d'estimation de la densité d'une agrégation de thons de sub-surface diurne	321
4.3.3.5. Utilisation du modèle de krigeage universel pour l'estimation des maxima de biomasse journaliers et de leur variance d'estimation	322
4.3.3.6. Comparaison des variances d'estimation obtenues avec différents parcours d'échantillonnage acoustiques	324
4.3.4. Discussion	326
4.3.4.1. Utilisation de la géostatistique pour estimer la densité d'agrégations localisées d'organismes marins au moyen d'un parcours acoustique en étoile	326
4.3.4.2. Méthode de krigeage universel	327
4.3.4.3. Biomasse de l'agrégation de thons de sub-surface	334
4.3.4.4. Comparaison des parcours d'échantillonnage	336
4.3.5. Bilan	337
<b>4.4. CONCLUSIONS</b>	<b>338</b>
4.4.1. Variabilité temporelle de la surface de densité de l'agrégation de thons de sub-surface	338
4.4.1.1. Variabilité à l'échelle horaire	338
4.4.1.2. Variabilité à l'échelle journalière	338
4.4.1.3. Variabilité aux échelles inter-journalières et mensuelles	339
4.4.2. Evaluation de la biomasse de l'agrégation de thons de sub-surface et de sa variance d'estimation par krigeage universel	339
<b>CHAPITRE 5. SYNTHESE ET CONCLUSIONS</b>	<b>341</b>
<b>5.1. DEMARCHE HIERARCHIQUE ET ANALYSE DES SYSTEMES HALIEUTIQUES</b>	<b>341</b>
<b>5.2. ETUDE HIERARCHIQUE DU SYSTEME [DCP ANCRE - MACRONECTON - ENVIRONNEMENT - PECHE]</b>	<b>342</b>
5.2.1. Représentation hiérarchique conceptuelle du système étudié et collecte des données	342
5.2.1.1. Echelle d'étude	342
5.2.1.2. Adaptation des dimensions du système DCP	342
5.2.1.3. Méthodes d'observation	342
5.2.1.4. Bilan	344
5.2.1.5. Pré-traitement des données acoustiques	344
5.2.2. Analyse des données : identification et modélisation des phénomènes	345
5.2.2.1. Identification des phénomènes dans le plan vertical à l'échelle du système DCP	345
5.2.2.2. Modélisation de la distribution spatiale de l'agrégation de thons de sub-surface dans le plan horizontal	347
5.2.2.3. Discussion	348

5.2.3. Synthèse : la sous-population de thons de sub-surface fréquentant les DCP ancrés en Martinique vue comme un système ouvert hiérarchiquement organisé	349
5.2.3.1. Niveau 1 : échelle de l'agrégation	350
5.2.3.2. Niveau 2 : échelle de la zone d'attraction autour du DCP	351
5.2.3.3. Niveau 3 : environnement pélagique autour de la Martinique	352
5.2.3.4. Relations entre les niveaux hiérarchiques	352
<b>5.3. CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES</b>	<b>353</b>
<b>REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES</b>	<b>341</b>
<b>LISTES ET ANNEXES</b>	<b>393</b>
<b>LISTE DES FIGURES</b>	<b>393</b>
<b>LISTE DES TABLEAUX</b>	<b>404</b>
<b>LISTE DES SYMBOLES ET ABREVIATIONS</b>	<b>409</b>
<b>PUBLICATIONS ET COMMUNICATIONS REALISEES DANS LE CADRE DE CETTE THESE</b>	<b>417</b>
<i>Publications dans des revues avec comité de lecture</i>	417
<i>Publications dans des revues sans comité de lecture</i>	417
<i>Communications</i>	417
<b>ANNEXES</b>	<b>418</b>

## Introduction générale

Le milieu pélagique tropical est spatialement très étendu et globalement oligotrophe (Longhurst, 1998). Ce « quasi-désert » biologique abrite cependant de nombreuses zones plus ou moins temporaires d'enrichissement à micro et méso-échelles, qui fournissent la nourriture nécessaire au maintien des larges stocks de poissons pélagiques et notamment des thonidés (Mann et Lazier, 1993; Roger et Marchal, 1994; Bard *et al.*, 1998; Bertrand *et al.*, 2002). **Le milieu pélagique tropical est donc caractérisé par une grande hétérogénéité tant spatiale que temporelle** (Fonteneau, 1989). Les espèces de poissons pélagiques ont colonisé ce milieu très hétérogène en développant des adaptations éco-physiologiques convergentes : nage continue, stockage d'énergie sous la forme de graisses et d'huile, flottabilité, capture des proies et capacités sensorielles permettant de réaliser des migrations sur de longues distances (Pitcher, 1995). **Ces adaptations confèrent notamment aux poissons pélagiques une grande mobilité (Pitcher, 1995) qui permet à une espèce d'occuper les zones où les conditions sont les plus profitables à chacun de ses stades ontogéniques** (Maury, 1998; Gaertner *et al.*, 1999). Cette stratégie adaptative basée sur la mobilité induit une dépense d'énergie importante au cours de déplacements fréquents (Pitcher, 1995). Les grands poissons pélagiques tropicaux ont ainsi un métabolisme et des besoins alimentaires élevés : un thon doit consommer l'équivalent de 5% de son poids par jour (Olson et Boggs, 1986).

Les thonidés réalisent des déplacements à l'échelle des bassins océaniques, dont la superficie est telle que les densités globales des thons dans leur zone de distribution apparaissent extrêmement faibles. Fonteneau (1989) a ainsi estimé que la densité des trois espèces majeures de thonidés exploitées ne dépassait pas  $96 \text{ kg.km}^{-2}$  à l'échelle de l'océan mondial, soit une vingtaine de poissons de 5 kg par  $\text{km}^2$ . **S'ils étaient répartis de façon homogène dans le milieu ces thons seraient tellement dispersés qu'ils seraient « virtuellement inexistantes » pour le pêcheur essayant de les capturer (Sharp, 1978).**

Les poissons pélagiques ont cependant développé une autre stratégie adaptative pour survivre et perpétuer leur espèce dans le milieu pélagique : la formation de bancs ou d'agrégations sociales. **La plupart des poissons pélagiques sont ainsi des animaux sociaux** (Pitcher, 1995) qui vivent en groupe de façon plus ou moins permanente et à divers stades ontogéniques. Un banc de poissons pélagiques est une structure dynamique. Chaque membre du groupe réévalue en permanence le bénéfice qu'il retire à rester dans le banc par rapport aux inconvénients inhérents à la vie grégaire (Pitcher et Parrish, 1993; Pitcher, 1995). Les avantages procurés par l'appartenance à un banc sont une probabilité accrue de survivre à la prédation, une amélioration de la détection et de l'exploitation des agrégats de nourriture, des avantages hydrodynamiques et des déplacements migratoires plus précis (Pitcher et Parrish, 1993). Une revue détaillée des fonctions d'un banc de poisson est disponible dans Pitcher et Parrish (1993). Les agrégations sociales de poissons pélagiques prédateurs comme les thons ont été beaucoup moins étudiées que les bancs de petits poissons pélagiques planctonivores, qui constituent bien souvent leurs proies (Partridge *et al.*, 1983). Les avantages procurés par le regroupement au sein d'une agrégation sociale ont ainsi essentiellement été démontrés pour des bancs de petits poissons pélagiques et l'on suppose que ces avantages s'appliquent également aux agrégations sociales de grands poissons pélagiques prédateurs. Ceux-ci pourraient notamment développer des tactiques de chasse collective qui leur permettraient de contrer la fonction anti-prédation des bancs de leur proies (Hiatt et Brock, 1948; Major, 1978; Partridge *et al.*, 1983).

**Les poissons pélagiques s'agrègent de plus à des échelles multiples : la distribution spatiale des poissons pélagiques est de ce fait qualifiée de « fractale »** (Fréon et Misund, 1999; Fréon *et al.*, 2005). Les thons individuels forment ainsi

des agrégations, elles-mêmes regroupées au sein de « clusters » (Fonteneau, 1985) puis de clusters de clusters et enfin de populations. **L'Homme exploite depuis toujours cette distribution spatiale en agrégats, qui ramène les populations de thons, pourtant distribuées à l'échelle des bassins océaniques, à l'échelle de ses moyens de détection et de capture.** Plusieurs auteurs ont montré que les conditions de l'environnement pouvaient expliquer la distribution des ressources pélagiques, et en particulier des thons, à moyenne et grande échelle (Bertignac *et al.*, 1998; Bertrand, 1998; Maury, 1998; Lehodey *et al.*, 2003) ainsi que les fluctuations de leur vulnérabilité vis-à-vis des engins de pêche (e.g. Bertrand, 1998, Maury, 1998). La dynamique et le déterminisme du phénomène d'agrégation des thonidés demeurent cependant mal connus à l'échelle fine où se produit la capture (quelques centaines de mètres dans le cas d'une senne). La distribution spatiale des thonidés est vraisemblablement fortement influencée à cette échelle par des processus comportementaux, par essence difficiles à quantifier. Parmi ceux-ci, le comportement d'agrégation avec des objets flottants joue un rôle important (Maury, 1998).

Le comportement agrégatif des poissons pélagiques autour d'objets dérivants (débris végétaux, corps de naufragés...) ou ancrés (bateaux au mouillage...) est ainsi exploité par les pêcheurs artisans insulaires des zones tropicales et sub-tropicales au moins depuis l'Antiquité (Fréon et Dagorn, 2000; Castro *et al.*, 2002; Taquet, 2004). Le poète romain d'origine sicilienne Oppian décrit ainsi dès -200 ans avant JC des groupes de dorades coryphènes qui « s'attardent autour (de fagots de roseaux ancrés par des pierres) béatement en frottant leur dos contre les roseaux », puis les pêcheurs qui « rament vers elles pour trouver une proie disponible, appâtent leurs hameçons et les jettent à l'eau, les poissons s'en saisissent précipitant ainsi leur propre destruction ». Ce comportement agrégatif est actuellement exploité pour provoquer la formation d'agrégations de grands poissons pélagiques, composées essentiellement de thonidés, autour de DCP ancrés et dérivants (Fonteneau *et al.*, 2000; Taquet, 2004). Ce comportement agrégatif agit à échelle fine mais ne doit cependant pas être sous-estimés, car il est manifestement responsable d'une importante variabilité des captures par unité d'effort (CPUEs) locales (Maury, 1998). La généralisation de l'emploi de DCP dérivants au sein des grandes pêcheries thonières industrielles à la senne a de plus remis en cause les méthodes utilisées jusqu'alors pour estimer l'effort de pêche et donc les méthodes d'évaluation des stocks traditionnelles (Hallier, 1994; Ariz Telleria *et al.*, 1999; Fréon et Misund, 1999; Fonteneau *et al.*, 2000). D'importantes incertitudes planent de ce fait sur l'évaluation et l'avenir des stocks majeurs de thons tropicaux (Fonteneau *et al.*, 2000). **Le développement de modèles d'évaluation des stocks de thonidés exploités autour de DCP nécessite en premier lieu une amélioration des connaissances sur le comportement agrégatif autour d'objets flottants** (Fréon et Dagorn, 2000).

Si l'agrégation des grands poissons pélagiques autour de DCP augmente la vulnérabilité de ces ressources vis-à-vis de l'exploitation halieutique (Fonteneau *et al.*, 2000; Fréon et Dagorn, 2000; Sibert et Fonteneau, 2000), les DCP permettent également d'étudier *in-situ* le comportement agrégatif des grands poissons pélagiques attirés par ces dispositifs. **L'utilisation de DCP ancrés ou dérivants comme des « observatoires océaniques » peut ainsi permettre de faire progresser les connaissances scientifiques sur le comportement agrégatif des grands poissons pélagiques afin d'améliorer l'évaluation et la gestion des stocks exploités. Cette thèse s'inscrit dans cette démarche de recherche appliquée, qui vise à une gestion durable des ressources exploitées autour de DCP. Notre étude s'est concentrée sur le phénomène d'agrégation du macronecton pélagique autour de DCP ancrés en Martinique.**

Les DCP mouillés près des côtes constituent en effet des observatoires océaniques fixes et aisément accessibles, ce qui simplifie grandement l'étude *in-situ* de grands poissons pélagiques habituellement très mobiles. La grande majorité des études sur le comportement agrégatif des grands poissons pélagiques a ainsi été réalisée autour de DCP ancrés (Fréon et Dagorn, 2000).

La concentration d'espèces pélagiques hauturières autour de DCP mouillés près des côtes permet également aux pêcheurs artisans d'exploiter dans cette zone des ressources pélagiques caractérisées par une distribution spatiale très vaste, habituellement incompatible avec le faible rayon d'action des petites pêcheries insulaires. Le comportement agrégatif des poissons pélagiques autour de DCP est ainsi exploité de façon traditionnelle aux Antilles Françaises : la dorade coryphène<sup>1</sup> est capturée saisonnièrement autour d'épaves dérivantes naturelles en Martinique et Guadeloupe et certaines communautés de pêcheurs guadeloupéens utilisaient autrefois des DCP ancrés artificiels très côtiers appelés « corps mort » (G. Ramdine, com. pers.). L'implantation au début des années 80 par les collectivités locales de DCP ancrés plus au large a entraîné, une dizaine d'années plus tard, le développement rapide d'une nouvelle pêcherie artisanale associée à ces dispositifs en Guadeloupe (Diaz *et al.*, 2002) et en Martinique (Doray *et al.*, 2002d). La multiplication rapide du nombre de DCP, combinée à l'augmentation des captures, notamment de thonidés juvéniles, ont amené les acteurs de la filière pêche locale à se pencher sur la question de la durabilité de cette activité nouvelle.

Afin de répondre à ces interrogations, le projet **DAUPHIN (DCP ancrés Antilles, description acoustique des concentrations de Poissons et influence des facteurs Halieutiques, biologiques et Environnementaux)** a été élaboré par l'Institut Français pour l'Exploitation de la Mer (Ifremer), en collaboration avec l'Institut de recherche pour le développement (IRD). **Ce projet a été conçu dans une approche écosystémique des pêcheries associées aux DCP ancrés en Martinique et plus généralement dans la zone des Petites Antilles.** L'approche écosystémique des pêches vise à « équilibrer divers objectifs sociétaux en prenant en compte les connaissances et les incertitudes concernant les composantes biotiques, abiotiques et humaines de l'écosystème et leurs interactions, et d'appliquer une approche intégrée aux pêcheries » (FAO, 2003). La première étape de l'approche écosystémique des pêcheries associées aux DCP ancrés développée aux Petites Antilles nécessitait d'étudier les interactions très mal connues entre les composantes biotiques, abiotiques et humaines de l'écosystème pélagique autour de DCP ancrés. Cette thèse a été réalisée dans ce but. Ses objectifs principaux sont :

- **réaliser une typologie des agrégations de poissons observées autour de 2 DCP ancrés en Martinique et une analyse de l'influence de l'environnement et de l'exploitation halieutique sur ces ressources ;**
- **estimer la biomasse de poissons pélagiques présente en moyenne autour des DCP ancrés étudiés, assortie d'un intervalle de confiance.**

L'importance de l'influence du comportement des ressources exploitées sur les pêcheries et l'évaluation des stocks est un fait avéré en halieutique (voir Fréon et Misund (1999) pour une synthèse). Nous avons vu que cette assertion prenait tout son sens dans les pêcheries associées aux DCP, qui reposent sur l'exploitation directe par l'Homme du comportement agrégatif autour d'objets flottants de grands poissons pélagiques. Afin d'atteindre les deux objectifs que nous nous sommes fixés, il est donc apparu nécessaire de mieux cerner le comportement agrégatif des poissons pélagiques autour des DCP ancrés, en étudiant leur dynamique spatio-temporelle en relation avec leur environnement. **Cette thèse vise donc plus généralement à contribuer à l'amélioration des connaissances sur le comportement agrégatif des poissons pélagiques autour d'objets flottants.**

L'objet de notre étude est donc le système halieutique [DCP ancré - macronecton - environnement - pêche] qui se situe à l'interface entre diverses populations de poissons, le biotope pélagique local et l'exploitation halieutique. Ce système peut être qualifié de

---

<sup>1</sup> Ce type de pêche est appelé pêche à « miklon » en Martinique, en référence au fait que les pêcheurs partent à la recherche de bancs de dorades loin des côtes, en direction des îles exotiques de St Pierre et Miquelon...

complexe car son analyse requiert d'aborder simultanément des échelles spatiales et/ou temporelles différentes (Ahl et Allen, 1996). **Nous avons choisi de réaliser cette étude dans le cadre conceptuel de la théorie de la hiérarchie** (Allen et Starr, 1982; Ahl et Allen, 1996) qui permet de décomposer un système complexe en un ensemble de sous systèmes hiérarchisés relativement indépendants. Dans cette nouvelle représentation, les niveaux hiérarchiques croissants sont caractérisés par des échelles également croissantes. Chaque échelle d'analyse correspondant à un mécanisme donné (Levin, 1992), cette hiérarchisation permet d'étudier les mécanismes se produisant à des échelles différentes, tout en conservant la cohérence du système i.e. son cadre hiérarchique. **L'analyse d'un mécanisme à une échelle donnée est rendue possible par la relative indépendance des niveaux hiérarchiques qui permet de négliger ou lisser la dynamique des niveaux inférieurs et de ramener celle des niveaux supérieurs macroscopiques à un terme correctif qui la gèle** (Auger, 1993).

**L'étude d'un système halieutique complexe implique l'utilisation de multiples moyens d'observation, afin de récolter des données sur chacun des compartiments de la portion d'écosystème étudiée.** L'échelle spatiale maximale du système est celle des agrégations de poissons pélagiques présentes autour d'un DCP en Martinique. Du fait de l'absence de système de collecte de statistiques de pêche et du caractère récent du développement de la pêche associée aux DCP dans la région, très peu d'informations étaient disponibles sur ces agrégations avant cette étude. Les rares travaux réalisés à l'échelle des agrégations de poissons autour de DCP ancrés dans d'autres régions du monde (Matsumoto *et al.*, 1981; Cillauren, 1987; Depoutot, 1987; Josse *et al.*, 2000) amenaient à penser que la distribution spatiale des agrégations ne dépassait pas 1500 m dans le plan horizontal et 300 m dans le plan vertical. L'échelle spatiale d'étude était donc très réduite. Du fait du peu d'informations disponibles aussi bien sur les agrégations de poissons que sur leur exploitation halieutique ou leur environnement biotique ou abiotique à échelle fine dans la région, l'essentiel des données utilisées dans cette étude provient de campagnes en mer réalisées dans le cadre de cette thèse.

**Dans la lignée des observations acoustiques réalisées par Josse *et al.* (1999) autour de DCP ancrés en Polynésie Française, le principal outil d'investigation utilisé a été un échosondeur scientifique.** Cet échosondeur a permis de récolter simultanément des données sur les agrégations de poissons et leur environnement biotique avec une fréquence d'échantillonnage élevée, une haute résolution et une portée importante. L'échosondeur a ainsi fourni simultanément une vue générale du système étudié à large échelle, ainsi que des données quantitatives à échelle beaucoup plus fine. Les fréquences des ondes sonores utilisées étant inaudibles par les organismes étudiés (Iversen, 1967; Iversen, 1969; Simmonds et MacLennan, 2005), cette méthode non intrusive mise en œuvre sur un petit bateau a permis d'étudier le comportement agrégatif des poissons pélagiques autour de DCP ancrés en Martinique en générant un minimum d'interaction avec les animaux étudiés.

Le tableau ci-dessous présente les échelles caractéristiques des niveaux hiérarchiques impliqués dans le système. Ces échelles ont été déterminées à partir des typologies des échelles spatio-temporelles caractéristiques des processus biologiques en milieu marin proposées par Haury *et al.* (1978) et Maury (1998).

**Tableau 1. Echelles spatio-temporelles caractéristiques des niveaux hiérarchiques du système [DCP ancré - macronecton - environnement - pêche].**

Niveau hiérarchique	Echelles caractéristiques	
	Espace	Temps
<i>Ecosystème régional</i>	100 km (méso)	Saison - année
<i>1 système DCP</i>	100 m- 100 km (grossière)	jour-mois
<i>1 agrégation de macronecton</i>	1 m-1 km (fine)	heure
<i>1 poisson individuel</i>	1 cm-10 m (micro)	minute

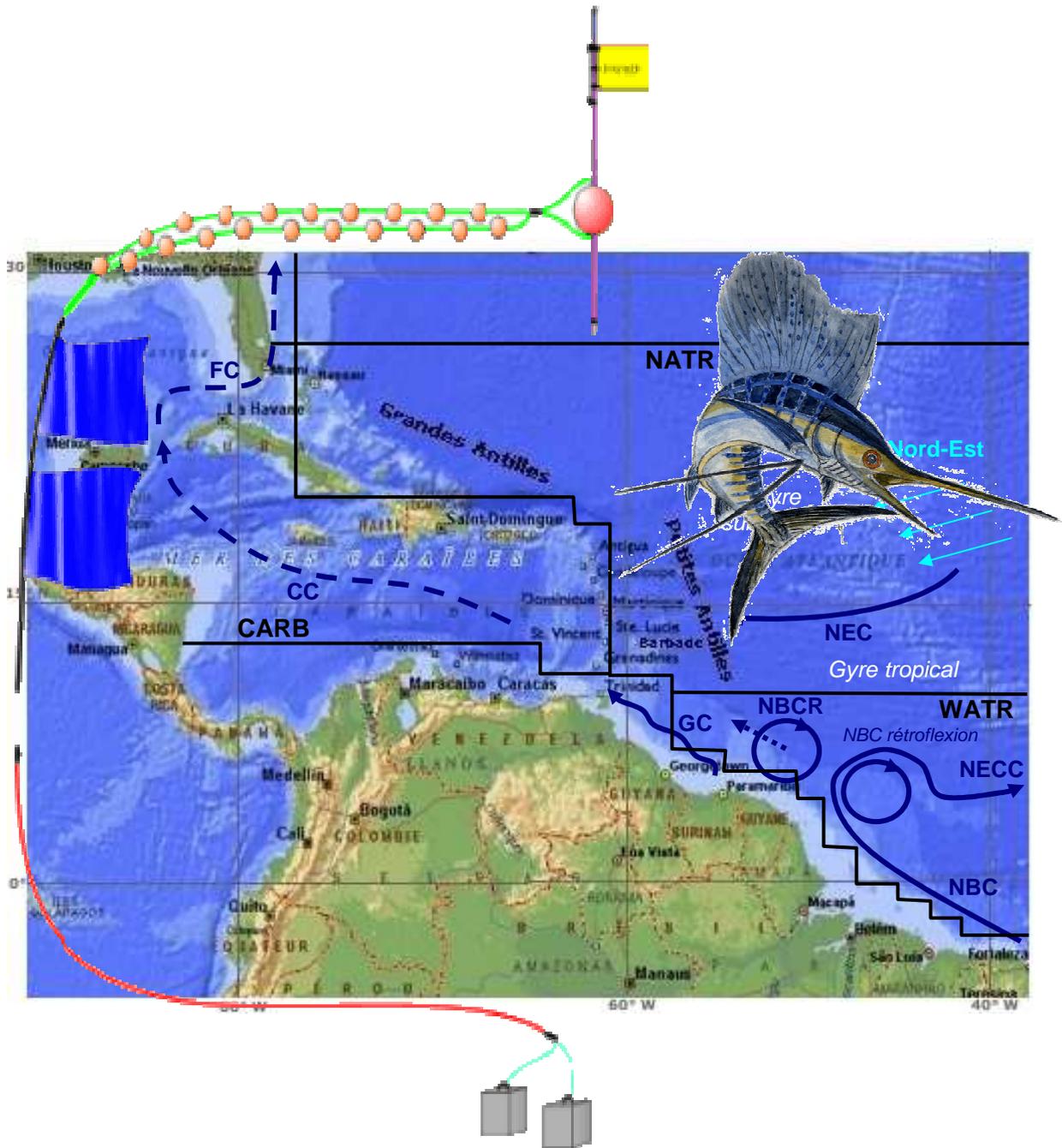
La théorie de la hiérarchie fournit un cheminement logique pour l'étude des systèmes complexes, autour duquel a été structuré le plan de cette thèse (Ahl et Allen, 1996) :

- 1) **poser une question** : la chance souriant à l'œil averti (Pasteur), le contexte dans lequel ont été formulés les objectifs énoncés dans l'introduction est décrit dans la première partie de cette thèse. Nous présentons ainsi l'écosystème pélagique des Petites Antilles et l'exploitation halieutique du comportement agrégatif des poissons pélagiques autour d'objets flottants dans la zone tropicale. Le cas particulier de la pêche associée aux DCP ancrés en Martinique est développé ;
- 2) **définir des entités, choisir les méthodes d'observation et recueillir les données** : le premier l'objectif de cette deuxième partie est de hiérarchiser le système étudié selon des critères permettant de répondre aux questions posées. L'échelle spatio-temporelle de chacun des éléments du système est précisée en fonction des connaissances disponibles lors de la conception des campagnes. Nous décrivons ensuite les moyens d'observation choisis et discutons l'adéquation entre les échelles d'observation et l'échelle théorique de chaque élément. Les méthodes de collecte de données, le déroulement des campagnes DAUPHIN et les données collectées sont enfin présentés ;
- 3) **identifier les phénomènes** : dans le cadre hiérarchique, un « phénomène » est décrit par l'information utile que l'on peut extraire du bruit de fond des données collectées, afin de répondre à la question posée. Cette troisième partie est dévolue à la description hiérarchique du système dans le plan vertical. Elle vise à décrire les éléments du système et à étudier les interactions des agrégations de poissons pélagiques avec leur environnement et l'activité halieutique. Ces analyses ont montré qu'une agrégation de thons de sub-surface constituait l'essentiel de la biomasse concentrée autour des DCP ancrés. Le processus d'agrégation de ces thons de sub-surface autour des DCP ancrés a donc été identifié comme le phénomène majeur au sein du système ;
- 4) **développer des modèles** : la modélisation dans le plan horizontal de la distribution spatiale de l'agrégation de thons de sub-surface fait l'objet de la dernière partie. L'objectif est ici d'obtenir une évaluation de la biomasse de cette agrégation de thons de sub-surface, assortie d'une variance d'estimation. Un premier modèle est développé afin de décrire la dynamique temporelle de la surface de densité de l'agrégation de sub-surface, en fonction de son abondance globale. Cette première analyse permet de préciser le comportement agrégatif des thons de sub-surface autour des DCP et de définir les périodes temporelles correspondant à une certaine stabilité de leur distribution spatiale. La seconde étape consiste à définir pour les périodes de stabilité structurelle identifiées, un modèle décrivant la distribution spatiale moyenne de l'agrégation de thons de sub-surface autour d'un DCP. Ce modèle est ensuite utilisé pour estimer la corrélation spatiale et calculer la biomasse moyenne de l'agrégation ainsi que son erreur d'estimation.

**Une représentation de la sous-population de thons de sub-surface fréquentant les DCP ancrés en Martinique comme un système ouvert hiérarchiquement organisé est proposée afin de synthétiser les résultats obtenus.** Les implications de nos résultats en termes d'étude, d'évaluation et de gestion des pêcheries associées aux DCP seront enfin discutées.



# CHAPITRE 1. Contexte de l'étude du système [DCP ancré - macronecton - environnement - pêche]



## 1.1. L'écosystème pélagique régional

### 1.1.1. Introduction

L'objectif n'est pas ici de décrire de façon exhaustive l'écosystème pélagique régional mais de présenter des caractéristiques générales qui permettront de replacer l'étude des DCP à échelle spatiale très fine dans le contexte hydro-biologique régional. Nous présenterons dans un premier temps l'écologie des premiers niveaux trophiques de l'écosystème pélagique, en relation avec le découpage en provinces biogéographiques proposé par Longhurst (1998). Ce découpage est basé sur la réponse des peuplements planctoniques à l'océanographie régionale. Les niveaux supérieurs de l'écosystème seront décrits dans un second temps.

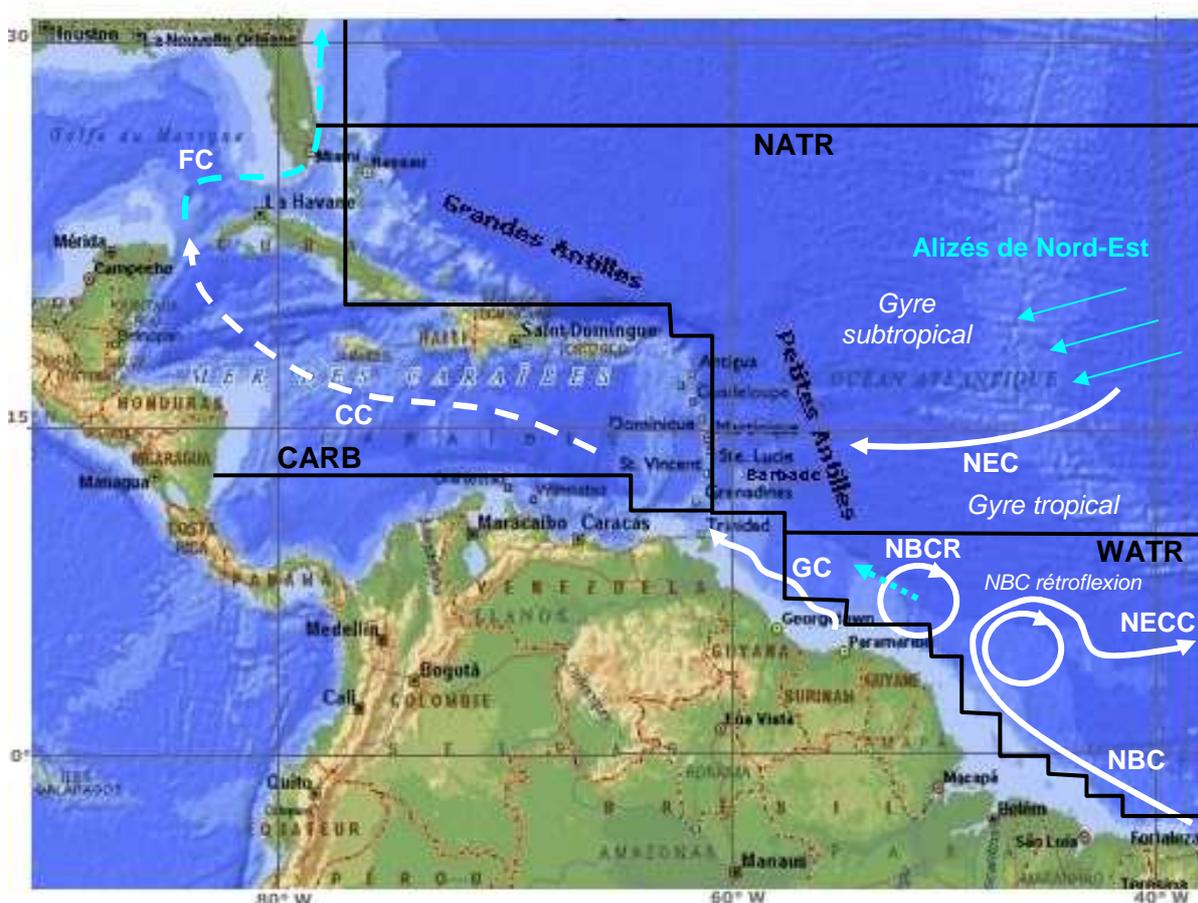


Figure 1. Topographie, circulation générale de surface (en bleu) et provinces biogéographiques (en noir) dans l'Atlantique Centre Ouest. **NBC** : Courant du Nord Brésil ; **NBCR** : anneau du Courant Nord Brésil ; **NECC** : Contre-courant Nord Equatorial ; **GC** : Courant de Guyane ; **NEC** : Courant Nord Equatorial ; **CC** : Courant Caraïbe ; **FC** : Courant de Floride ; **WATR** : province de l'Océan Atlantique Ouest Tropical ; **CARB** : province Caraïbe ; **NATR** : province du gyre tropical Nord Atlantique.

La Martinique est une petite île volcanique tropicale de 1100 km<sup>2</sup> qui fait partie de l'archipel des Petites Antilles. Cet archipel délimite la bordure Est de la mer des Caraïbes (Figure 1). Ce bassin océanique est bordé au Sud et à l'Ouest par les côtes du continent américain et au Nord et à l'Est par l'arc antillais, de Trinidad à Cuba. La mer des Caraïbes associée au golfe du Mexique est parfois nommée « mer Méditerranée américaine »

(Longhurst, 1998) car ces deux bassins sont presque isolés du reste de l'Océan Atlantique à l'Est par la péninsule de Floride et l'arc antillais.

D'après le découpage de l'océan mondial en provinces biogéographiques proposé par Longhurst (1998), les Petites Antilles font partie, en terme d'océanographie écologique au compartiment primaire (ou « biome ») des alizés et au compartiment secondaire (ou « province ») Caraïbe (CARB). Elles constituent en fait la frontière entre la province Caraïbe, la province du gyre tropical Nord Atlantique (NATR) et la province de l'Océan Atlantique Ouest Tropical (WATR) (Figure 1).

## **1.1.2. Biotope pélagique régional**

### **1.1.2.1. Circulation générale**

Les Petites Antilles forment une barrière topographique importante qui ne communique avec le reste de l'Atlantique tropical qu'au travers des « canaux » entre les îles de l'archipel. Elles forment ainsi la bordure Ouest du gyre subtropical de l'Atlantique Nord (Johns *et al.*, 2002). L'archipel des Petites Antilles est soumis au régime des alizés de l'Atlantique Nord.

La circulation générale dans la zone des Petites Antilles est marquée par un flux entrant d'eaux superficielles qui pénètre dans la mer des Caraïbes par les canaux entre les îles. Les échanges entre masses d'eau profonde sont très limités par la faible profondeur moyenne des canaux (Johns *et al.*, 2002). Le passage des masses d'eau superficielle dans les canaux donne naissance au Courant des Caraïbes (CC) orienté Est-Ouest et caractérisé par une structure superficielle complexe avec de nombreux tourbillons (Kinder, 1983). La majeure partie du flux de ce courant traverse la mer des Caraïbes, oblique vers le Nord au niveau du canal du Yucatan, passe dans le golfe du Mexique et va ensuite alimenter le Gulf Stream via le Courant de Floride (FC) (Longhurst, 1998) (Figure 1).

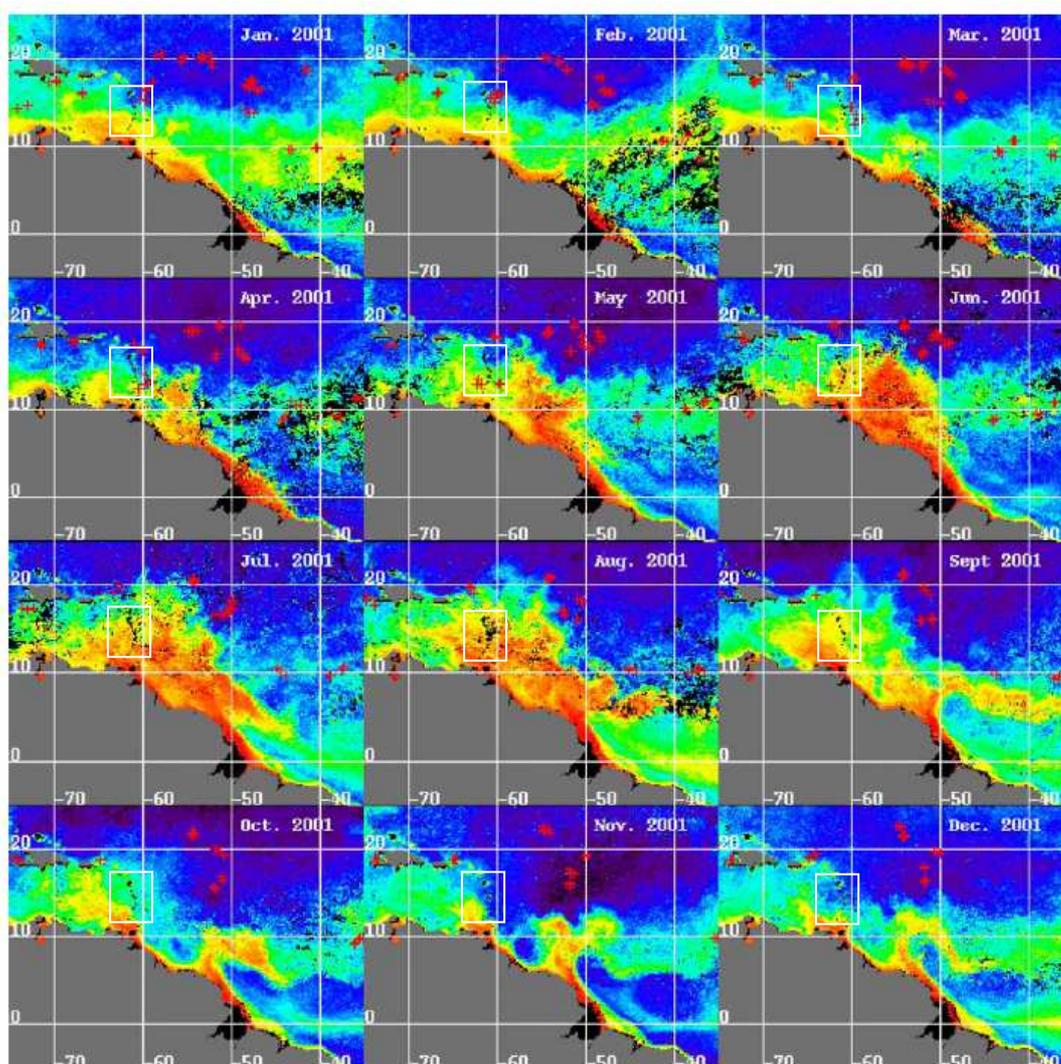
Une partie des eaux superficielles entrant dans la mer des Caraïbes provient du Courant Nord Equatorial (NEC). Ce sont donc des eaux claires avec une structure verticale peu marquée dans les 100 premiers mètres (Longhurst, 1998). Une autre partie provient du Courant Nord Brésil (NBC), qui alimente d'une part le Contre-Courant Equatorial Nord (NECC) en réalisant une rétroflexion entre 6 et 8° N (Molinari et Johns, 1994) et remonte d'autre part le long des côtes d'Amérique du Sud sous la forme du Courant de Guyane (GC). Ce courant entre finalement dans la mer des Caraïbes par les canaux des îles du Sud des Petites Antilles (Hellweger et Gordon, 2002) (Figure 1).

Lorsque la rétroflexion du NBC est trop brusque, de larges tourbillons d'eau superficielle chaude se forment et se translatent vers le Nord-Ouest pendant 3 à 4 mois (Johns *et al.*, 1990; Fratantoni et Glickson, 2002; Hu *et al.*, 2004). La majorité des « anneaux » issus de la rétroflexion du NBC (NBCR) est détruite au contact de l'arc des Petites Antilles, mais le passage de l'un d'entre eux sans perte de structure sur l'île de Barbade a été observé (Fratantoni et Glickson, 2002). Une moyenne de 5 à 6 anneaux par an a été observée de 1992 à 2000, avec un rayon moyen horizontal de 100 km (Goni et Johns, 2001; Fratantoni et Glickson, 2002; Hu *et al.*, 2004) et une extension verticale estimée de 600 m (Fratantoni et Glickson, 2002). Aucune saisonnalité n'est apparue dans la formation des anneaux du NBC (Fratantoni et Glickson, 2002; Hu *et al.*, 2004). Ces anneaux seraient responsables de plus d'un tiers du transport inter-hémisphérique des masses d'eau dans la cellule de recirculation méridionale de l'Atlantique (MOC) (Goni et Johns, 2001).

### **1.1.2.2. Influence des fleuves amazoniens**

Les Petites Antilles et particulièrement le Sud de la mer des Caraïbes sont influencées par les panaches de l'Amazone et de l'Orénoque (respectivement 1<sup>er</sup> et 3<sup>ème</sup> fleuves mondiaux en terme de débit) qui sont responsables de près de 20% des apports

fluviales dans l'océan mondial (Gaertner et Medina-Gaertner, 1999). L'influence de ces fleuves amazoniens se fait sentir dans la zone des Petites Antilles de mai à octobre en moyenne (Muller-Karger *et al.*, 1988; Bidigare *et al.*, 1993; Bonilla *et al.*, 1993; Moore *et al.*, 1993; Muller-Karger et Aparicio Castro, 1994; Muller-Karger *et al.*, 1995; Navarro *et al.*, 2000; Corredor et Morell, 2001; Hellweger et Gordon, 2002; Hu *et al.*, 2004). Hu *et al.* (2004) ont démontré que les eaux dessalées de l'Amazone parvenaient toute l'année dans le Sud des Petites Antilles, via le Courant de Guyane. Ils ont également mis en évidence des incursions saisonnières très importantes des eaux dessalées provoquées par la crue de l'Amazone entre mai et juillet et par les crues de l'Amazone et de l'Orénoque entre août et octobre. La crue de l'Orénoque influence surtout les îles du Sud des Petites Antilles et la mer des Caraïbes à l'Ouest (Muller-Karger, 1990; Bidigare *et al.*, 1993; Blough *et al.*, 1993; Bonilla *et al.*, 1993; Moore *et al.*, 1993; Muller-Karger et Aparicio Castro, 1994; Navarro *et al.*, 2000; Corredor et Morell, 2001; Morell et Corredor, 2001; Schmuker et Schiebel, 2002; Hu *et al.*, 2004). Les résultats de Hu *et al.* (2004) démontrent que les eaux issues de la crue de l'Amazone peuvent également atteindre les îles du Nord des Petites Antilles (Figure 2). La Martinique est susceptible d'être influencée chaque année par les crues de ces deux fleuves, du fait de sa position médiane dans l'arc des Petites Antilles.



**Figure 2. Cartes composites mensuelles des concentrations en substances jaunes (traceur des eaux fluviales) calculées à partir de données SeaWiFS version 4 dans la zone des Petites Antilles (encadrée en blanc) en 2001 (d'après Hu *et al.*, 2004).**

### **1.1.2.3. Phénomènes locaux liés à la présence des îles**

Les îles des Petites Antilles entraînent des modifications importantes du flot des masses d'eau entrant dans la mer des Caraïbes, à méso-échelle (gyres) mais également à échelle plus fine. L'interaction des flux géostrophiques et de la topographie du plateau insulaire à faible échelle entraîne une instabilité inertielle (Smith et Schwing, 1991) et la circulation locale qui en résulte est généralement fortement dynamique à des échelles spatio-temporelles variées (Haidvogel *et al.*, 2000). Ce phénomène est accentué lorsque l'île se trouve située sur le passage d'un flot incident complexe (Paris *et al.*, 2002). Des fluctuations très importantes des courants et de la salinité dans les 40 premiers mètres ont ainsi été mises en évidence jusqu'à 15 km des côtes de Barbade, en relation avec le passage d'anneaux du NBC (Paris *et al.*, 2002). L'influence des anneaux se faisait sentir dans ce cas durant une vingtaine de jours.

A échelle spatio-temporelle encore plus fine, une zone de convergence caractérisée par de faibles courants et l'apparition de tourbillons de courte durée (24-36h) a également été mise en évidence dans le sillage d'une petite île du Nord de la zone (S<sup>te</sup> Croix) soumise au régime des alizés (Harlan *et al.*, 2002).

### **1.1.2.4. Caractéristiques physico-chimiques des masses d'eau**

- **Température et salinité**

L'ensoleillement dans la zone des Petites Antilles est important toute l'année induisant un flux thermique positif qui réchauffe les couches superficielles. Ce flux thermique combiné à la turbulence engendrée par les alizés maintient une couche de mélange permanente. Les eaux de surface sont de type « tropical », caractérisées par une température et une salinité élevées (25-28°C, 33-34 psu) (Wyrski, 1967). La pycnocline coïncide avec une thermocline permanente très stable (Longhurst, 1998).

En été, la couche de mélange occupe en moyenne les 50 premiers mètres. Un ajustement géostrophique répondant à la modification du régime des alizés dans l'Est de l'Atlantique entraîne un approfondissement de la couche de mélange qui atteint une profondeur de 100 m en hiver (Longhurst, 1998). Le passage du panache des fleuves amazoniens entraîne la formation saisonnière en surface d'une couche d'eau dessalée (32-35 psu) de 20-30m de profondeur en moyenne (Kelly *et al.*, 2000; Paris *et al.*, 2002; Hu *et al.*, 2004).

- **Sels nutritifs**

Hors périodes de crue des fleuves amazoniens, les eaux de la couche de mélange des Petites Antilles proviennent du Courant Nord Equatorial et sont caractérisées par de faibles concentrations en sels nutritifs (N, P, Si, Fe) et un par faible taux d'upwelling de sels nutritifs à travers la thermocline (Lenes *et al.*, 2005). Les eaux des fleuves amazoniens sont caractérisées par une abondance de sels nutritifs (N, P, Si, Fe, Mn) (Lenes *et al.*, 2005). Au cours du transport de ces eaux vers les Petites Antilles, l'azote et le silicium sont consommés rapidement et ces eaux dessalées parviennent dans la zone des Petites Antilles avec un rapport N:P bas. Leur concentration en phosphore est cependant plus élevée que les concentrations basales des eaux du NEC (DeMaster et Pope, 1996). Des fertilisations saisonnières en fer des eaux des Petites Antilles par des poussières en provenance du Sahara ont également été observées (Prospero et Nees, 1986; Jickells *et al.*, 1998; Lenes *et al.*, 2005).

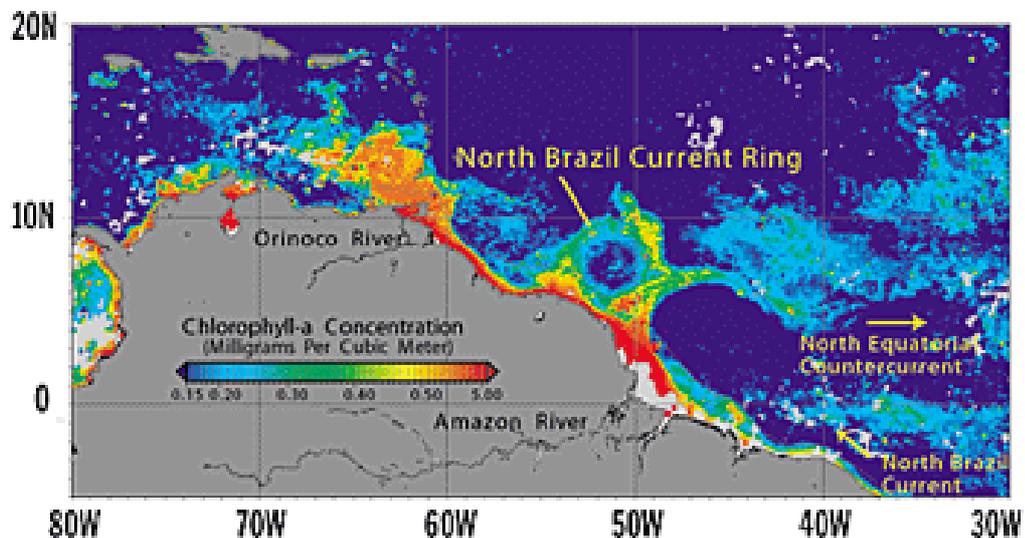
### **1.1.3. Production autotrophe et hétérotrophe**

La zone des Petites Antilles est caractérisée par un profil oligotrophe profond typique de la bordure Ouest des océans tropicaux (Longhurst, 1998). Les maxima des marqueurs

usuels des biomasses phytoplanctonique (chlorophylle *a*), et planctonique (carbone phytoplanctonique et microzooplanctonique) sont généralement observés dans la pycnocline (confondue avec la thermocline) et au dessus de la nitracline (Hobson et Lorenzen, 1972). Quand la profondeur de la thermocline dépasse 100 m, la production primaire devient généralement très faible (Longhurst, 1998). La thermocline marque la limite entre le domaine épipélagique et les domaines méso et bathypélagiques. Elle représente la barrière écologique la plus significative dans cette zone marquée par l'absence de fronts hydrographiques importants. D'une manière générale, les changements physico-chimiques subis lors de la traversée de la thermocline du biome des alizés sont plus importants que les changements subis au passage de n'importe quel front horizontal connu (Longhurst, 1998).

### 1.1.3.1. *Production autotrophe*

La production autotrophe est rarement limitée par la lumière, du fait de l'ensoleillement important de la zone (Longhurst, 1998). Les images satellitaires de couleur d'eau permettent généralement d'étudier la distribution de la concentration en chlorophylle *a* (Chl-*a*). Leur interprétation est plus complexe dans la zone des Petites Antilles du fait des incursions des panaches des fleuves amazoniens. Les eaux de ces fleuves contiennent à la fois de la Chl-*a* et des « substances jaunes » (CDOM : Colour Dissolved Organic Matter), un important constituant des eaux fluviales qui est utilisé pour détecter leur présence dans l'océan (Hu *et al.*, 1993). La Chl-*a* et les CDOM absorbent fortement les radiations lumineuses dans le bleu, provoquant une décoloration de la couleur de l'océan enregistrée par les satellites (Hu *et al.*, 2004). L'application d'un algorithme permettant de calculer l'absorption respective due à la Chl-*a* et aux CDOM. à l'étude des panaches des fleuves amazoniens et des anneaux du NBC (Fratantoni et Glickson, 2002; Hu *et al.*, 2004) (Figure 3) a montré que la forte décoloration des eaux de surface lors de ces phénomènes était due principalement à la présence de matières en suspension et secondairement à une production élevée de Chl-*a* (Bonilla *et al.*, 1993; Hu *et al.*, 2004).



**Figure 3. Image composite SeaWiFs de concentration en Chl-*a* mettant en évidence les panaches de l'Amazonie et de l'Orénoque, la rétroflexion du NBC et un anneau du NBC (d'après Frantatoni et Glickson., 2002).**

En plus des enrichissements dus aux crues des fleuves amazoniens lors du second semestre, l'extrême Sud de la zone des Petites Antilles est influencé par l'upwelling côtier du Venezuela au cours du premier semestre (Aparicio-Castro, 2003; Aparicio-Castro et Contreras, 2003). Une abondance plus importante en phytoplancton est ainsi généralement signalée dans cette zone (Okolodkov, 2003)

La communauté phytoplanctonique est caractéristique des eaux oligotrophes avec une dominance des petites cellules du picoplancton (Dandonneau *et al.*, 2004). La particularité de la zone en terme de production autotrophe provient de l'abondance de cyanobactéries photosynthétiques fixatrices d'azote atmosphérique du genre *Trichodesmium spp* (Corredor *et al.*, 1999; McClelland *et al.*, 2003; Lenes *et al.*, 2005). Ces bactéries diazotrophes semblent tirer avantage des enrichissements saisonniers de la zone en phosphore par le panache des fleuves amazoniens, éventuellement combinés à un enrichissement en fer par les poussières du Sahara (Lenes *et al.*, 2005) pour se développer rapidement en fixant de l'azote atmosphérique et en produisant de la matière organique. Les diazotrophes pourraient ainsi fournir l'essentiel de l'azote utilisé ensuite dans les chaînes trophiques pélagiques de l'Atlantique Ouest (McClelland *et al.*, 2003).

### 1.1.3.2. Production hétérotrophe

- Zooplancton et micronecton

Le méso-zooplancton est dominé par les copépodes (90% des effectifs, plus de 50% de la biomasse) et est concentré dans la couche de mélange. Le peuplement est typique des eaux chaudes avec les genres *Clausocalanus*, *Euchaeta*, *Scolecithrix* et *Nannocalanus* et comprend des migrateurs nyctéméraux (en particulier des genres *Pleuromamma* et *Sergestes*) qui migrent quotidiennement entre 300-400 m de profondeur et la surface (Hopkins, 1982). L'abondance en zooplancton est globalement faible et la distribution uniforme (Greze et Bileva, 1979). Des densités relativement plus importantes ont cependant été observées dans le centre de la mer des Caraïbes, les baies d'Amérique centrale et les upwelings saisonniers du Sud de la mer des Caraïbes (Michel *et al.*, 1976; Okolodkov, 2003).

On retiendra ici comme définition du micronecton tous les organismes mobiles capables de s'accommoder de courants relativement forts et dont la taille est comprise entre 1-2 cm à 12.5 cm (Percy, 1983). Cette définition comprend entre autres les larves et juvéniles de poissons, les poissons de petite taille (incluant les espèces mésopélagiques des couches diffusantes profondes), le krill et les petits céphalopodes. Des estimations ponctuelles de l'abondance en micronecton ont été réalisées pour les provinces CARB et NATR au chalut mésopélagique (Baird *et al.*, 1974; Backus et Craddock, 1977; Baird et Wilson, 1977) et par acoustique (Chapman, 1975) (Tableau 2).

**Tableau 2. Estimations d'abondance en micronecton dans la province Caraïbe (CARB) et la province du gyre tropical Nord Atlantique (NATR). MN : filet mésopélagique, AC : acoustique.**

Référence	Méthode	Abondance estimée (g/m <sup>2</sup> )	
		CARB	NATR
Backus and Craddock, 1977	MN	0.14	0.08
Baird and Wilson, 1977	MN	0.04	
Baird <i>et al.</i> , 1974	MN	0.05	
Chapman <i>et al.</i> , 1975	AC	0.8	0.4

Ces estimations sont anciennes, reposent sur un petit nombre d'observations ponctuelles et ne concernent pas spécifiquement la zone des Petites Antilles, mais des provinces océaniques beaucoup plus vastes. Elles sont de plus assez variables, avec une différence importante entre les estimations par pêche et acoustique. Elles ont l'avantage d'avoir été récoltées dans le cadre de grands programmes d'évaluation de l'abondance micronectonique à l'échelle de l'Atlantique (Chapman, 1975; Backus et Craddock, 1977), ce qui permet de comparer les niveaux relatifs d'abondance entre les zones. Les valeurs d'abondance observées demeurent ainsi parmi les plus faibles des abondances en

micronecton estimées dans les autres zones de l'océan global (Gjøsaeter et Kawaguchi, 1980; Gjøsaeter, 1981; Gjøsaeter et Beck, 1981; Gjøsaeter, 1984; May et Blaber, 1989; Bertrand, 1998; Watanabe *et al.*, 1999). L'écosystème pélagique des Petites Antilles semble donc caractérisé par une très faible abondance en micronecton, comme le laissent supposer les faibles densités de phyto et zooplancton de la zone.

Les espèces dominantes des traits de chalut de la province Caraïbe appartenaient à la famille des myctophidés (*Diaphus dumerilii* (Bleeker, 1856); *Lepidophanes guentheri* (Goode et Bean, 1896); *Ceratoscopelus warmingii* (Lütken, 1892), *Notolychnus valdiviae* (Brauer, 1904)) (Backus *et al.*, 1970).

- **Petits poissons pélagiques planctonophages**

Les poissons volants (principalement *Hirundichthys affinis* (Günther, 1866) et *Parexocoetus brachypterus* (Richardson, 1846) et mineurairement *Cypselurus cyanopterus* (Valenciennes, 1847)) sont les principaux petits poissons pélagiques planctonophages présents dans la zone des Petites Antilles. Ces espèces occupent les couches très superficielles de l'océan tropical (Oxenford *et al.*, 1995). *H. affinis* est une espèce à faible durée de vie, dont les adultes sont âgés de 1 an en moyenne (Campana *et al.*, 1993). Elle est organisée dans la région en 3 populations distinctes aux Petites Antilles, aux Antilles Néerlandaises du Sud et au Brésil (Gomes *et al.*, 1998). Les poissons volants semblent occuper une place importante dans le régime alimentaire des grands poissons pélagiques prédateurs de la zone (Taquet *et al.*, 1998; Oxenford et Hunte, 1999).

Dans le Sud de la zone, la sardinelle (*Sardinella aurita* (Valenciennes, 1847)) est l'espèce planctonophage clef du système d'upwelling côtier du Vénézuéla (Fréon et Mendoza, 2003).

- **Grands poissons pélagiques prédateurs**

Nous nous bornerons dans ce paragraphe à une présentation rapide des grands poissons pélagiques prédateurs présents dans l'écosystème pélagique des Petites Antilles. Les principales espèces exploitées autour des DCP ancrés en Martinique seront présentées plus en détail au paragraphe 1.1.3.3.

Les grands poissons pélagiques prédateurs présents dans la zone des Petites Antilles peuvent être classés en 4 groupes :

1. les **thunnini** représentés principalement par *Thunnus atlanticus* (Lesson, 1831), *Thunnus albacares* (Bonnaterre, 1788), *Thunnus alalunga* (Bonnaterre, 1788), *Katsuwonus pelamis* (Linnaeus, 1758), *Auxis thazard thazard* (Lacepède, 1800) et *Euthynnus alleteratus alleteratus* (Rafinesque, 1810). L'albacore, *T. albacares*, le listao, *K. pelamis*, et les bonites *A. thazard* et *E. alleteratus* sont répartis dans tout l'océan Atlantique tropical. Les jeunes germans (*T. alalunga*) sont distribués dans les eaux superficielles de l'Atlantique tempéré et les adultes en profondeur dans l'Atlantique tropical (Bertrand, 1998). Le thon noir, *T. atlanticus*, n'est distribué que dans la zone Caraïbe, du Massachussets à Rio de Janeiro (Collette et Nauen, 1983). Le listao, le thon noir et les bonites sont des espèces de petits thonidés à durée de vie courte dont la longueur à la fourche (LF) ne dépasse jamais 1 m (Fromentin et Fonteneau, 2001). Ces espèces sont distribuées principalement dans les eaux de surface de la couche de mélange. L'albacore et le germon sont des thons à durée de vie plus longue et de plus grande taille. Ils présentent des adaptations physiologiques leur permettant d'exploiter les couches plus profondes de l'atlantique tropical (Sharp et Dizon, 1978; Cayré *et al.*, 1993). Le patudo, *Thunnus obesus* (Lowe, 1839) semble être peu abondant dans la zone des Petites Antilles (Marcille, 1985; Gaertner *et al.*, 1989). Cette faible abondance pourrait être liée à la concentration en oxygène relativement élevée des eaux profondes de l'Atlantique Ouest, qui permettrait leur

exploitation par l'albacore. Ces eaux profondes sont en général exploitées par les adultes, plus tolérants aux faibles concentrations en oxygène. Cette espèce serait ainsi plus rare en Atlantique Ouest du fait de la concurrence de l'albacore dans leur habitat préférentiel (Cayré, 1987) ;

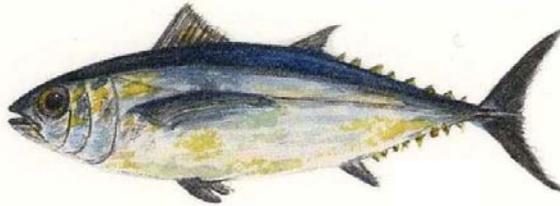
2. les **poissons à rostre** représentés majoritairement par *Makaira nigricans* (Lacepède, 1802), *Istiophorus albicans* (Latreille, 1804), *Tetrapturus pfluegeri* (Robins et de Sylva, 1963), *Tetrapterus albidus* (Poey, 1860) et *Xiphias gladius* (Linnaeus, 1758). Ces espèces de grands prédateurs à croissance rapide sont réparties dans tout l'Atlantique tropical. L'espadon, *Xiphias gladius* est la seule espèce parmi ces poissons à rostre dont l'habitat diurne habituel soit les couches profondes sous la thermocline (Takahashi *et al.*, 2003). Les autres espèces sont en général distribuées très près de la surface (Graves *et al.*, 2003; Saito *et al.*, 2004) ;
3. les **dorades coryphènes** avec deux espèces : *Coryphaena hippurus* (Linnaeus, 1758) et *Coryphaena equiselis* (Linnaeus, 1758). *C. hippurus* est un poisson à croissance très rapide (Oxenford et Hunte, 1983; Rivera et Appeldoorn, 2000) réparti dans toute la zone tropicale. *C. equiselis* est moins grande et est moins répandue que *C. hippurus* (Taquet, 2004). Ces dorades occupent les couches très superficielles de l'océan. L'hypothèse de l'existence d'un stock distinct de *C. hippurus* autour et à l'Est de l'arc des Petites Antilles a été formulée à partir de données halieutiques et génétiques (Oxenford et Hunte, 1986). Dans la Caraïbe, *C. hippurus* a un régime alimentaire essentiellement piscivore (Oxenford et Hunte, 1999) ;
4. les **scomberomorini** ou thazards représentés principalement par *Acanthocybium solandri* (Cuvier, 1832), *Scomberomorus cavalla* (Cuvier, 1829) et *Scomberomorus brasiliensis* (Collette, Russo et Zavala-Carmin, 1978). *A. solandri* est la seule espèce réellement pélagique, les autres sont généralement plus côtières (Collette et Nauen, 1983) et sont observées en plus grande abondance dans le Sud de la zone des Petites Antilles. Les thazards sont des prédateurs épipélagiques (Collette et Nauen, 1983) dont la distribution est mal connue aux Petites Antilles.

L'abondance des grands poissons pélagiques dans la zone des Petites Antilles est mal connue (Marcille, 1985). L'existence de pêcheries de surface capturant en moyenne 25 000 tonnes d'albacore et de listao par an le long des côtes du Venezuela (Gaertner *et al.*, 1996) suggère que la biomasse en thonidés est beaucoup plus élevée dans le Sud de la zone que dans le Nord. Les campagnes de pêche expérimentales menées dans la zone ont confirmé l'existence d'un gradient d'abondance décroissant du Sud vers le Nord (Sacchi et Modicom, 1976). Marcille (1985) a évalué très grossièrement les ressources en thonidés des Petites Antilles à 25 000 tonnes à partir de valeurs théoriques de productivité estimées en Atlantique Est.

### **1.1.3.3. Les grands poissons pélagiques exploités autour des DCP ancrés en Martinique**

Les principales espèces de grands pélagiques exploitées autour des DCP ancrés en Martinique sont le thon noir, l'albacore et le marlin bleu (Doray *et al.*, 2002d). Nous allons présenter dans ce chapitre les éléments généraux de leur biologie.

- **Le thon noir**



**Figure 4. Le thon noir, *Thunnus atlanticus*. Aquarelle de L. Marec.**

**Ecologie et migrations :** Le thon noir ou « ton-nwé » en créole martiniquais (Figure 4) est distribué uniquement dans l'Atlantique Centre Ouest, approximativement entre les latitudes 40°N et 25°S (Collette et Nauen, 1983) où il est l'une des espèces de thons les plus abondantes (Sacchi *et al.*, 1981). Le thon noir est épipelagique et fréquente essentiellement les eaux dont la température excède 20°C (Collette et Nauen, 1983). Cette espèce océanique est connue pour se rapprocher fréquemment des côtes et a été observée près de récifs et à l'intérieur de baies (Beebe, 1936; Taquet *et al.*, 2000b). Le thon noir a été fréquemment observé en larges bancs mixtes avec des listaos (Collette et Nauen, 1983) et des bonites *E. alleteratus* (Rivas, 1951) et autour de DCP ancrés (Taquet *et al.*, 2000a).

Les migrations des thons noirs sont très mal connues. Cette espèce n'est exploitée par les pêcheurs artisans brésiliens que de septembre à janvier (Freire *et al.*, 2005). Elle semble être présente dans le reste de sa zone de distribution toute l'année (Richards et Bullis, 1978). Les distributions des tailles des thons noirs issues des captures sont bimodales à Cuba (Suarez Caabro et Duarte Bello, 1961; Carles, 1971) et en Martinique (Taquet *et al.*, 2000b; Doray *et al.*, 2002d) avec un mode dominant de poissons âgés d'environ 6 mois (25-30 cm LF) et un second mode de poissons âgés de 1.5 ans (50-60 cm FL). En Floride (Richards et Bullis, 1978) et au Brésil (Freire *et al.*, 2005), les distributions sont essentiellement unimodales avec des poissons de 1.5 ans. La distribution spatio-temporelle des poissons de taille intermédiaire (30-50 cm) demeure mystérieuse. Les distributions de tailles observées en Martinique suggèrent que les jeunes thons noirs de 25 cm quitteraient les abords de l'île, probablement pour des raisons trophiques, vers une destination inconnue et ne reviendraient en Martinique qu'1 an après (Taquet *et al.*, 2000b; Doray *et al.*, 2004).

Le thon noir est un prédateur opportuniste et polyvalent d'après les analyses de contenus stomacaux disponibles (Beebe, 1936; Morice et Cadenat, 1952; Springer, 1957; Suarez Caabro et Duarte Bello, 1961; Idyll et DeSylva, 1963; Taquet *et al.*, 1998). Les poissons représentent entre 60 et 80% du volume des proies, les céphalopodes environ 25%, les crustacés environ 5%. En plus de petits poissons épipelagiques, le thon noir se nourrit d'espèces méso et bathypélagiques et de poissons de récif démersaux, ce qui indique que le thon noir peut se nourrir sur le fond (Taquet *et al.*, 1998).

**Croissance :** Le thon noir est un thon de petite taille dont le plus gros spécimen connu mesurait 1 m de long pour 19 kg (Collette et Nauen, 1983). Les paramètres d'un modèle de croissance de von Bertalanffy ont été estimés pour de jeunes individus (LF moyenne : 33 cm) à partir du comptage des stries de croissances journalières d'otolithes (Doray *et al.*, 2004) (Tableau 3). Une relation entre âge, longueur et poids a également été établie pour le thon noir en Martinique (Doray *et al.*, 2004; Rivoalen *et al.*, sous presse) (Tableau 4).

**Tableau 3. Paramètres estimés du modèle de von Bertalanffy décrivant la croissance du thon noir, mâles et femelles confondus.**

Référence	Zone d'échantillonnage	Tailles min. et max. dans l'échantillon (cm)	Linf (cm)	K (an <sup>-1</sup> )	t0 (an)
Doray <i>et al.</i> (2004)	Côte Ouest de la Martinique	20-68	71.37	0.770	-0.22

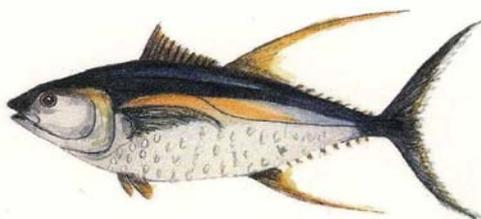
**Tableau 4. Relations âge-taille-poids pour le thon noir en Martinique, mâles et femelles confondus (tirées de Doray *et al.*, 2004 et Rivoalen *et al.*, sous presse).**

Age (années)	0.5	1.0	1.5	2.0	2.5	3.0	3.5	4.0	4.5	5.0	5.5	6.0
LF (cm)	30	43	52	58	63	65	67	69	69	70	70	71
Poids (kg)	0.4	1.1	2.0	2.8	3.4	3.9	4.3	4.6	4.7	4.9	5.0	5.0

**Reproduction :** L'âge de première maturité sexuelle est mal connu pour cette espèce : des tailles minimum de première maturité sont citées à Cuba : 39 cm LF (Carles, 1971) et en Martinique : 41 cm LF (Taquet *et al.*, 2000a). Freire *et al.* (2005) ont établi que 50% des mâles et des femelles étaient matures respectivement à 52 cm LF et 50 cm LF sur la côte Nord Est du Brésil. Les zones et périodes de pontes citées pour cette espèce sont la Floride d'avril à novembre (Idyll et DeSilva, 1963), le Golfe du Mexique de mai à octobre (Klawe et Shimada, 1959; Potthoff et Richards, 1970), le Nord de la mer des Caraïbes en juillet et août (Richards *et al.*, 1974), la côte Nord Est du Brésil de septembre à décembre (Freire *et al.*, 2005) et dans la zone des Petites Antilles entre mars et octobre avec un pic en mai et juin (Morice et Cadenat, 1952; Taquet *et al.*, 1998). En Martinique, de très jeunes thons noirs (25 cm, 4 mois) sont observés quasiment toute l'année dans les captures commerciales, suggérant un recrutement relativement constant.

**Exploitation halieutique :** Le thon noir est pêché à la traîne dans toute dans la zone Caraïbe par les pêcheurs artisans et les pêcheurs sportifs (Sacchi *et al.*, 1981; Taquet *et al.*, 2000b). La seule pêcherie industrielle ciblant cette espèce a été développée à Cuba où les listaos et les thons noirs sont exploités par des canneurs à l'appât vivant (Suarez Caabro et Duarte Bello, 1961; Richards et Bullis, 1978). Le thon noir est également une capture accessoire des palangriers industriels vénézuéliens (Marcano *et al.*, 2002; Marcano *et al.*, 2004) et brésiliens (Freire *et al.*, 2005). Les statistiques de pêche concernant cette espèce sont soumises à caution. Les captures annuelles moyennes déclarées de 1950 à 2003 s'élèvent à environ 2 000 tonnes, dont plus de 1 000 tonnes déclarées par le Venezuela (FISHSTAT ; www.fao.org). Aucune information sur l'étendue du stock n'est disponible et aucune évaluation du stock de thons noirs n'a été réalisée.

- **L'albacore**

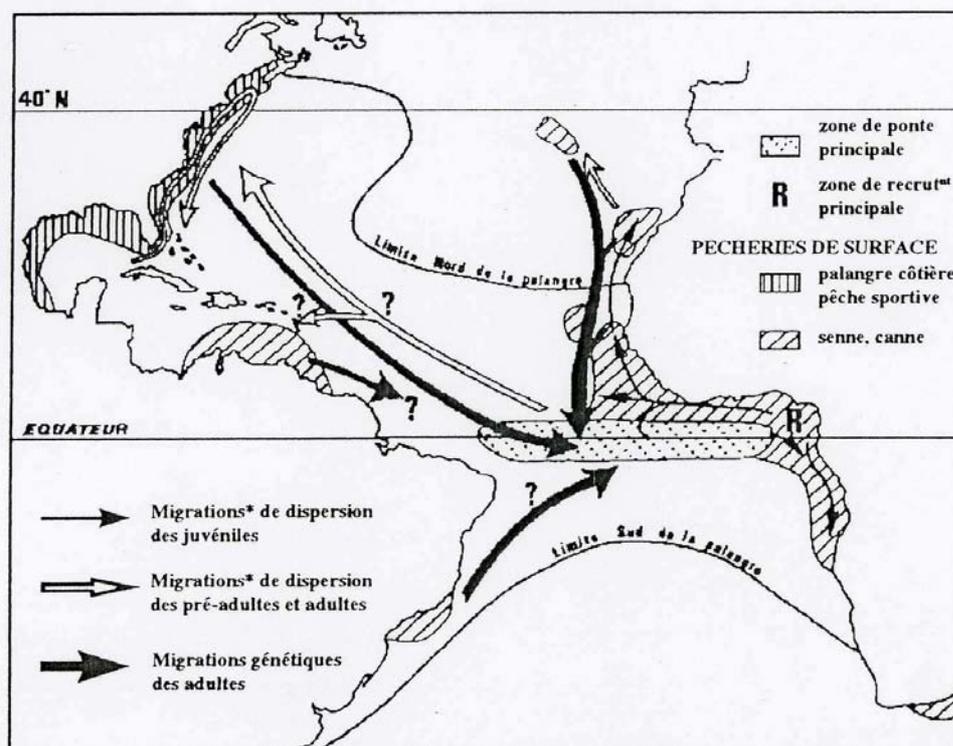


**Figure 5. L'albacore, *Thunnus albacares*. Aquarelle de L. Marec.**

**Ecologie et migrations :** l'albacore ou « ton-zèl-jône » en créole martiniquais (Figure 5) est présent dans toutes les mers tropicales et sub-tropicales à l'exception de la Méditerranée (Collette et Nauen, 1983). L'albacore est distribué au dessus et en dessous de la thermocline mais a une préférence pour les eaux dont la température est comprise entre

18 à 31°C et occupe donc majoritairement le domaine épipelagique au dessus de la thermocline (Sund *et al.*, 1981). Du fait de son métabolisme important et de son niveau d'activité physique élevé, l'albacore évite les eaux dont le taux d'oxygène dissous est inférieur à 2 mL.L<sup>-1</sup> (Sharp et Dizon, 1978; Bushnell *et al.*, 1990) mais pourrait supporter des concentrations en oxygène voisines de 1 mL.L<sup>-1</sup> (Bertrand, 1998).

Tous les albacores de l'Atlantique sont maintenant considérés comme appartenant à une population unique depuis que des expériences de marquage (Bard et Hervé, 1994; Bard *et al.*, 1998) et l'analyse des spectres de taille des captures (Fonteneau, 1994) aient démontré un brassage important entre les parties orientale et occidentale de l'océan. Un schéma migratoire global a été proposé par Bard *et al.* (1998) pour l'albacore en Atlantique (Figure 6).



**Figure 6. Répartition et schéma migratoire du stock d'albacore de l'Atlantique en fonction des pêcheries (repris de Bard *et al.*, 1998).**

Ce schéma est très général et n'apporte que peu d'information sur les déplacements et la répartition de l'albacore dans la zone des Petites Antilles.

Les CPUE des petits palangriers vénézuéliens opérant dans la mer des Caraïbes sont sensiblement plus élevées de septembre à novembre (Marcano *et al.*, 2002). L'étude des facteurs influant sur les CPUE des palangriers hauturiers vénézuéliens n'indique pas d'effet saisonnier marqué (Arocha *et al.*, 2001b), mais l'étude a été menée sur tout l'Atlantique Centre-Ouest et les effets de migrations saisonnières peuvent être lissés par l'étendue spatiale de la zone. Les captures mensuelles moyennes d'albacore autour de DCP ancrés en Martinique et en Guadeloupe sont plus importantes de septembre à février avec un pic en décembre/janvier (Diaz *et al.*, 2002; Doray *et al.*, 2002d). Ces données de capture pourraient cependant refléter principalement des différences saisonnières d'effort de pêche et non des variations d'abondance. Une tendance à l'augmentation de l'abondance des albacores en fin d'année pouvant résulter d'une migration saisonnière semble cependant se dessiner dans la zone des Petites Antilles.

**Croissance :** l'albacore peut atteindre une taille importante : le plus gros spécimen connu mesurait 2.08 m pour 176 kg (Collette et Nauen, 1983) et il pourrait vivre jusqu'à 15 ans (Cayré *et al.*, 1993). Un modèle de croissance de von Bertalanffy vient récemment d'être établi pour l'albacore de l'Atlantique par otolithométrie pour toute la gamme de taille de l'espèce (Shuford, 2005) (Tableau 5). Le tableau suivant présente les relations âge-taille-poids pour l'albacore de l'Atlantique (Le Guen et Sagakawa, 1973; Shuford, 2005) (Tableau 6).

**Tableau 5. Paramètres estimés du modèle de von Bertalanffy décrivant la croissance de l'albacore, mâles et femelles confondus.**

Référence	Zone d'échantillonnage	Tailles min. et max. dans l'échantillon	Linf (cm)	K (an <sup>-1</sup> )	t0 (an)
Shuford (2005)	Atlantique	5.2-179	245.5	0.281	0.042

**Tableau 6. Relations âge-longueur-poids pour l'albacore de l'Atlantique, mâles et femelles confondus (tiré de Le Guen et Sakagawa, 1973 et Shuford, 2005).**

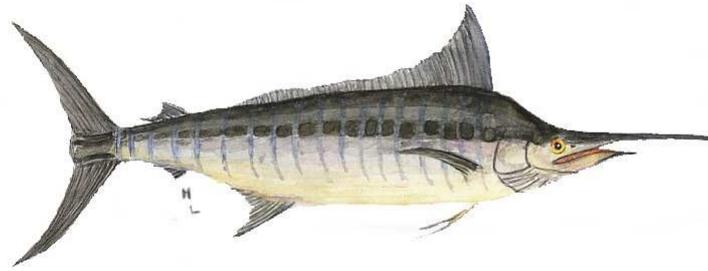
Age (ans)	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
LF (cm)	58	104	139	165	185	199	211	219	226	231	234	237	239	241	242
Poids (kg)	4	21	50	84	117	148	174	196	214	228	239	247	254	259	262

**Reproduction :** la zone majeure de ponte de l'albacore dans l'Atlantique est le golfe de Guinée (Bard *et al.*, 1998) et des zones de pontes importantes ont également été mises en évidence dans le golfe du Mexique et le Sud-Est de la mer des Caraïbes, près des côtes du Venezuela (Arocha *et al.*, 2000; Arocha *et al.*, 2001a). L'existence de sous populations distinctes au sein du stock global d'albacore est très probable (Fonteneau et Pallares Soubrier, 1995; Maury, 1998). L'analyse de la structure en taille des captures indique qu'il existerait ainsi une sous-population d'albacore dans la zone de la mer des Caraïbes (Gaertner et Medina-Gaertner, 1994).

**Exploitation halieutique :** les captures totales d'albacore dans l'Atlantique ont été estimées à 116 000 tonnes en 2004, soit légèrement en dessous du niveau de production maximum soutenable (ICCAT, 2005). L'albacore est capturé par de nombreux engins de pêche de surface (canne et appât vivant, lignes de traîne et sennes) et de sub-surface (palangres). La senne et la palangre sont les principaux engins utilisés en Atlantique Est et Ouest respectivement. Cette répartition des engins utilisés est à mettre en relation avec la profondeur moyenne de la thermocline qui est supérieure dans la partie Ouest des bassins océaniques tropicaux (Longhurst, 1998) ce qui limite l'efficacité des engins de surface.

Environ 25 000 tonnes d'albacores sont pêchées annuellement dans l'Atlantique Centre-Ouest depuis 1980 (FISHSTAT ; [www.fao.org](http://www.fao.org)). Le Venezuela a réalisé en moyenne près de 60% de ces captures (14 000 tonnes) depuis 1980 (FISHSTAT ; [www.fao.org](http://www.fao.org)) suite au développement de ses pêcheries thonières de surface (senneurs et canneurs) (Gaertner et Medina-Gaertner, 1999). Ces flottilles de surface opèrent essentiellement dans le Sud-Est de la mer des Caraïbes où elles profitent de la présence d'une remontée de la thermocline aux abords du plateau continental (Gaertner et Medina-Gaertner, 1999). Dans le reste de la zone et notamment à la latitude des Antilles Françaises, la thermocline est beaucoup plus profonde et ce sont essentiellement des palangriers vénézuéliens, japonais et américains qui exploitent l'albacore avec des rendements très inférieurs aux pêcheries de surface (Marcano *et al.*, 2002; Arocha *et al.*, 2004; Eslava et Gaertner, 2005).

- **Le marlin bleu**



**Figure 7. Le marlin bleu, *Makaira nigricans*. Aquarelle de L. Marec.**

**Ecologie et migrations :** malgré un effort de recherche récent sur cette espèce, le marlin bleu ou « varé » en créole martiniquais (Figure 7) demeure mal connu (ICCAT, 2001). D'après les analyses génétiques, il existe une espèce distincte de marlin, le marlin bleu (*M. nigricans*) endémique de l'océan Atlantique (Buonaccorsi *et al.*, 2001; Graves et McDowell, 2001). Cette espèce serait distribuée dans tout l'Atlantique tropical (ICCAT, 2001). Le marlin bleu passerait 70% de son temps entre 0 et 10 m de profondeur (Graves *et al.*, 2003; Saito *et al.*, 2004) mais pourrait effectuer des excursions trophiques de courte durée sous la thermocline (Graves *et al.*, 2003). Il aurait une préférence pour les eaux de surface aux températures élevées (26-27°C) (Goodyear, 2002b). Les déplacements du marlin bleu sont mal connus mais des résultats de marquage ont montré des mouvements saisonniers nets entre le Venezuela et les Etats Unis ainsi que de grandes migrations inter-océaniques (de l'Océan Atlantique vers l'Océan Indien) et trans-océaniques (de l'Ouest vers l'Est et du Nord vers le Sud) (ICCAT, 2001).

Le marlin bleu est un grand prédateur dont le régime alimentaire est majoritairement composé de poissons (essentiellement des scombridés) ainsi que de calmars (Garcia de los Salmones *et al.*, 1988).

**Croissance :** Le marlin bleu a une croissance extrêmement rapide (Prince *et al.*, 1991) et peut atteindre 4 m de long pour 900 kg (Froese et Pauly, 2005). Les femelles sont significativement plus grandes que les mâles (Wilson *et al.*, 1991). La longévité du marlin bleu a été évaluée à 20-30 ans (Hill *et al.*, 1989). Les paramètres d'un modèle de croissance de von Bertalanffy décrivant la relation entre l'âge (déterminé par otolithométrie) et la longueur du rostre inférieur à la fourche (LRIF) ont été estimés pour de jeunes marlins bleus tous sexes confondus (Prince *et al.*, 1991) (Tableau 7). Le tableau suivant présente les relations âge-taille-poids pour ces jeunes marlins bleus (Prince *et al.*, 1991) (Tableau 8).

**Tableau 7. Paramètres estimés du modèle de von Bertalanffy décrivant la croissance de jeunes marlins bleus, mâles et femelles confondus.**

Référence	Zone d'échantillonnage	Tailles min. et max. dans l'échantillon (cm)	Linf (cm)	K (an <sup>-1</sup> )	t0 (an)
Prince <i>et al.</i> (1991)	Atlantique Centre-Ouest	4-212	210	1.533	-0.15

**Tableau 8. Relations âge-longueur-poids pour de jeunes marlins bleus, mâles et femelles confondus (tirées de Prince *et al.*, 1991).**

Age (an)	0.5	1	1.5	2	2.5	3	3.5	4
Taille (LRIF en cm)	132	174	193	202	206	208	209	210
Poids (kg)	18	42	58	67	71	74	75	75

**Reproduction :** le marlin bleu se reproduirait de juillet à octobre dans l'Atlantique Nord-Ouest entre 15 et 25°N (Bahamas, Turks et Caicos, Puerto Rico, Iles Vierges, Cuba, Jamaïque) et au Brésil de janvier à février entre 17 et 23°S et 37 et 42°W (De Sylva et Breder, 1997).

**Exploitation halieutique :** environ 2000 tonnes de captures de marlin bleu ont été déclarées en 2004, ce qui correspond à la production maximale soutenable pour ce stock (ICCAT, 2001). Les captures de marlin sont réalisées essentiellement par les palangriers industriels sous forme de captures accessoires (ICCAT, 2001) et par les pêcheurs plaisanciers (Goodyear *et al.*, 2001) et les pêcheurs artisans de la zone Caraïbe (ICCAT, 2001). D'importantes incertitudes subsistent concernant l'évaluation de ce stock. D'une part, la fiabilité et la standardisation des différentes sources de données doivent être améliorées (ICCAT, 2001). D'autre part l'écologie du marlin et son influence sur les résultats des modèles d'évaluation de stock sont mal connus (ICCAT, 2001; Goodyear, 2002a; Goodyear, 2003; Graves *et al.*, 2003). Le marlin bleu semble plus abondant dans la mer des Caraïbes qu'à l'Est des Petites Antilles d'après la répartition spatiale des CPUE standardisées des palangriers vénézuéliens (Arocha et Ortiz, 2003).

#### 1.1.4. Conclusions

- Les Petites Antilles sont situées dans le biome des alizés caractérisé par la présence d'une **couche de mélange permanente avec des eaux de surface chaudes et salées**.
- Les Petites Antilles constituent la barrière orientale de la province biogéographique Caraïbe avec la province du gyre tropical Atlantique Nord. Cette zone est caractérisée par un **flot entrant d'Est d'eau superficielle provenant de l'Atlantique Nord (NEC) et de l'Atlantique Sud (NBC)**.
- Le passage de ce flux dans les canaux entre les îles des Petites Antilles, le transport d'une partie des eaux du NBC sous la forme d'anneaux tourbillonnaires et l'influence du panache des fleuves amazoniens induit une **hydrologie locale assez complexe caractérisée notamment par des courants changeants en force et direction et des passages d'eaux dessalées et à concentration en chlorophylle relativement élevée**.
- **La production primaire est globalement faible dans la zone des Petites Antilles mais augmente saisonnièrement sous l'influence des panaches des fleuves amazoniens entre mai et octobre**. La production primaire est plus importante dans l'extrême Sud de la zone soumise aux influences des fleuves et d'upwellings côtiers
- **La production zooplanctonique et les densités en poissons mésopélagiques sont faibles** sauf dans l'extrême Sud de la zone. Les poissons volants constituent les principaux planctonophages pélagiques et se retrouvent dans le régime alimentaire de nombreux prédateurs apicaux.
- **Les grands poissons pélagiques prédateurs présents aux Petites Antilles sont en général de grands migrants, essentiellement épipélagiques**. Les seules espèces connues pour exploiter la zone mésopélagique (située sous la thermocline) sont le germon, l'espadon et dans une moindre mesure l'albacore. De manière générale, la distribution et l'abondance des espèces de grands pélagiques sont mal connues dans la zone des Petites Antilles.

## 1.2. Le comportement agrégatif des poissons pélagiques autour de DCP

Dans l'écosystème pélagique que nous venons de décrire brièvement, certaines espèces de poissons pélagiques tendent à se regrouper autour de structures animées ou inanimées, naturelles ou artificielles. Nous désignerons dans la suite de ce document par « DCP » l'ensemble des structures flottantes, artificielles ou naturelles, bien que ce terme soit en général utilisé pour désigner des structures artificielles déployées par l'Homme à des fins halieutiques. Ce chapitre vise à dresser un bilan des connaissances sur le comportement agrégatif des poissons pélagiques autour de DCP.

### 1.2.1. Définitions

Plusieurs termes, parfois contradictoires, ont été utilisés par de nombreux auteurs pour qualifier d'une part, le trait comportemental qui pousse des poissons à se regrouper autour de DCP et d'autre part les groupes de poissons eux-mêmes. Fréon et Dagorn (2000) définissent le « comportement associatif » comme : « la proximité spatiale entre un animal (ou un groupe) d'une espèce donnée et un animal d'une autre espèce résultant de la décision d'au moins l'un des deux individus de maintenir un contact avec l'autre sans objectif de prédation ». Ils élargissent ensuite cette définition à toutes les associations entre un animal et un autre objet, animé ou inanimé (mont sous-marin, île...). Castro *et al.* (2002) distinguent l'« agrégation » lorsque les poissons vivent très près et sont dépendants d'un objet flottant pour survivre et l'« association » lorsque les poissons se tiennent à une distance plus importante et ne dépendent pas directement de l'objet flottant pour survivre. La définition de l'association avec un objet flottant de Castro *et al.* (2002) rejoint en ce sens celle de Fréon et Dagorn (2000) qui excluait les « agrégations d'animaux rassemblés afin d'occuper le même micro-habitat ou consommer les mêmes proies ». Ces auteurs désignent de plus les groupes de poissons ainsi « associés » ou « agrégés » par le terme générique de « banc » (« school »).

Notre objet d'étude principal étant ces « groupes » de poissons, nous emploierons les termes plus précis utilisés par les éthologues (Parrish *et al.*, 1997) afin de désigner ces groupes et, par extension, le comportement d'attraction des poissons pélagiques autour de DCP. Parrish *et al.* (1997) proposent des définitions heuristiques pour désigner tous les types de groupes d'éléments animés ou inanimés. Le terme le plus général est l'« agrégation » qui est une « collection d'éléments ou unités (animés ou inanimés) qui forment un tout cohérent, souvent cohésif ». Parmi les agrégations constituées d'animaux, ils distinguent deux types différents d'agrégations : l'« agrégation passive » qui est « formée par le transport passif d'éléments via des processus physiques » (par exemple une agrégation de plancton dans une zone de convergence de courants) et l'« agrégation active » formée « autour d'une source attractive, par le transport actif de ses membres potentiels » (par exemple une agrégation de micronecton autour d'une source de nourriture). Parrish *et al.* (1997) définissent de plus la « congrégation » comme une « agrégation active dont la source attractive est l'agrégation elle-même ». Il est difficile de déterminer en l'état actuel des connaissances si un groupe de poissons rassemblés autour d'un DCP est une agrégation active ou une congrégation. Nous désignerons donc les groupes de poissons observés autour de DCP par le terme « agrégation » (l'adjectif « actif » étant sous entendu). Ce terme d'agrégation évite de plus l'utilisation du terme « banc » qui désigne généralement une congrégation de poissons (sensu Parrish *et al.*, 1997) nageant de façon synchronisée (ou « polarisée ») (Pitcher, 1983). Le terme de banc n'est en effet pas nécessairement adapté pour qualifier tous les groupes de poissons concentrés autour de DCP.

Les agrégations de poissons ont de plus été utilement classées en fonction de leur distance au DCP (Kojima, 1960; Parin et Fedoryako, 1999). Nous utiliserons dans la suite du document la classification proposée par Parin et Fedoryako (1999), avec les classes de

distance au dispositif proposées par Fréon et Dagorn (2000). Dans ce cadre, les agrégations de poissons sont classées en 3 catégories :

- 1) les « intranatants », qui demeurent dans un rayon de 2 m autour du DCP et sont souvent cachés dans sa structure. Cette catégorie correspond aux poissons « agrégés » de Castro *et al.* (2002) ;
- 2) les « extranatants » qui gardent un contact direct avec le DCP et ne s'en éloignent pas à plus de 10-50 m ;
- 3) les « circumnatants » qui sont distribués entre 10 m et plusieurs milles nautiques (MN) du DCP.

Cette classification est une représentation théorique et, comme l'ont noté Fréon et Dagorn (2000), les distributions des catégories se chevauchent souvent dans la pratique.

Par soucis d'homogénéité, nous désignerons dans la suite du document sous le terme générique de « comportement agrégatif » le phénomène de concentration d'agrégations de poissons autour de DCP.

### 1.2.2. Qu'est ce qu'un DCP ?

N'importe quelle structure, animée ou inanimée rompant la monotonie du biotope pélagique tropical peut être qualifiée de Dispositif de Concentration de Poissons, dans l'acception que nous avons choisie de donner à ce terme. Les premiers objets flottants utilisés par des pêcheurs comme DCP étaient d'origine naturelle. Si l'on exclut les mammifères marins (morts ou vifs) et les requins-baleines, les premiers DCP étaient essentiellement des débris végétaux provenant des fleuves. Les premières pêcheries associées à des DCP se sont donc développées dans les eaux tropicales côtières près des estuaires des fleuves et les zones de mangroves (Stretta et Slepoukha, 1986b; Ariz Telleria *et al.*, 1999; Hall *et al.*, 1999). Actuellement, les DCP d'origine naturelle représentent moins de 50% des épaves rencontrées et la plupart des DCP proviennent d'activités humaines terrestres (matériaux de construction...) ou halieutiques (débris d'engins de pêche) (Fonteneau, 1993; Hall *et al.*, 1999).

Les pêcheurs insulaires de la zone tropicale ont depuis l'antiquité déployé des DCP ancrés artificiels (Greenblatt, 1979; Matsumoto *et al.*, 1981; Morales-Nin *et al.*, 2000; Taquet, 2004), le plus souvent fabriqués avec des matériaux peu coûteux : bambou, feuilles de cocotiers... (Taquet, 2004). Le déploiement de DCP dérivants artificiels (généralement des radeaux de bambous de 3x2 m ; Taquet, 2004) souvent équipés d'un moyen de localisation ou d'un échosondeur, débuta au début des années 1980 (Fréon et Dagorn, 2000). Dans le même temps, de nouveaux types de DCP ancrés, fabriqués à partir de matériaux modernes, ont été introduits progressivement dans les îles insulaires tropicales (Buurt (van), 2000; Dickson et Natividad, 2000; Guillou *et al.*, 2000; Holland *et al.*, 2000; Kakuma, 2000b; Leproux, 2000).

Les différences de forme, de couleur, de taille ou la présence d'épibiontes n'ont pas d'effets significatifs sur l'agrégation des poissons pélagiques autour de DCP (Wickham et Russell, 1974; Bard *et al.*, 1985; Workman *et al.*, 1985; Hall *et al.*, 1999).

### 1.2.3. Structure des agrégations de poissons autour des DCP

#### 1.2.3.1. Composition

Les DCP ont surtout été utilisés par les pêcheurs pour capturer des thons et espèces associées (dorades coryphènes...) (Fréon et Misund, 1999), mais d'autres espèces s'agrègent autour de ces dispositifs. Castro *et al.* (2002) ont ainsi recensé 333 espèces de poissons appartenant à 96 familles dont l'agrégation autour d'un objet flottant a été rapportée. La famille des Carangidés est la plus souvent citée dans cette liste, suivie des

Scombridés, Sphyraenidés, Mullidés, Mugilidés, Monacanthidés et Balistidés (Kingsford, 1993; Druce et Kingsford, 1995; Castro *et al.*, 2002).

Cette liste inclut toutes les espèces recensées autour de DCP et peut apparaître paradoxale par rapport à d'autres études, menées en milieu pélagique hauturier, où le nombre d'espèces recensées est beaucoup plus faible (Gooding et Magnuson, 1967; Parin et Fedoryako, 1999; Taquet, 2004). Parin et Fedoryako (1999) ont ainsi recensé plus de 59 familles autour de DCP dans des zones côtières et seulement 34 en haute mer en Atlantique Ouest et dans les océans Indien et Pacifique. Moins de 20 familles ont été décrites comme étant communément agrégées autour de DCP (Kingsford, 1993). Taquet (2004) et Gooding et Magnuson (1967) ont recensé quasiment la même liste d'une vingtaine d'espèces autour de DCP ancrés ou dérivants hauturiers dans la Caraïbe, l'océan Indien et dans le Pacifique central. L'inventaire très complet des espèces observées autour de DCP réalisé par Castro *et al.* (2002) semble donc indiquer que la composition des agrégations autour de DCP varie d'une part en fonction de la distance à la côte et d'autre part, que beaucoup d'espèces peuvent se trouver accidentellement agrégées autour d'un DCP, particulièrement en zone côtière (Taquet, 2004). De petits poissons pélagiques côtiers (essentiellement *Decapterus russelli*, *D. macrosoma*, *Rastrelliger kanagurta*, *Amblygaster sirm*, and *Selar crumenophtalmus*) s'agrègent ainsi autour de DCP côtiers dans la mer de Java (Potier et Sadhotomo, 1995). La liste des espèces couramment observée autour de DCP loin des côtes se limite à une vingtaine d'espèces qui sont les mêmes dans toute la zone sub-tropicale (Taquet, 2004).

Le phénomène d'agrégation concerne tous les stades ontogéniques (Parin et Fedoryako, 1999). Une large majorité (80%) des espèces recensées par Castro *et al.* (2002) a été observée au stade juvénile. Les intranatants sont ainsi typiquement constitués de juvéniles de Carangidés, Monacanthidés et Balistidés (Castro *et al.*, 2002) d'une taille inférieure à 12 cm qui sont peu actifs et se camouflent très près du DCP (Parin et Fedoryako, 1999). Les extranants sont généralement composés de Carangidés, Coryphénidés, Balistidés, Kyphosidés et Noméidés juvéniles à sub-adultes de 3 à 12 cm de long qui sont mobiles et capables de soudaines accélérations (Parin et Fedoryako, 1999; Taquet, 2004). Les circumnatants sont constitués de grands prédateurs actifs, typiquement des Scombridés ou Coryphénidés (Parin et Fedoryako, 1999; Castro *et al.*, 2002). Les circumnatants peuvent être juvéniles (e.g. albacores, patudos, dorades coryphènes) ou adultes (e.g. listaos, albacores, patudos, requins, marlins). Les thons capturés par les thoniers industriels autour de DCP dérivants sont curieusement en moyenne tous de la même taille (environ 50 cm LF) (Fonteneau *et al.*, 2000). A cette taille, l'espèce la plus représentée dans les captures, le listao (Fonteneau *et al.*, 2000) est adulte (Chur *et al.*, 1980; Cayré, 1981; Antoine *et al.*, 1982; Bard *et al.*, 1983; Cayré et Farrugio, 1986; Cayré et Laloë, 1986; Cayré *et al.*, 1993) alors que les deux autres espèces principales, l'albacore (Coan et Sakagawa, 1976; Fonteneau, 1980; Bard, 1984; Capisano et Fonteneau, 1991; Diouf, 1991; Cayré *et al.*, 1993) et le patudo (Champagnat et Pianet, 1974; Weber, 1980; Cayré et Diouf, 1984; Cayré *et al.*, 1993; Alves *et al.*, 1998; ICCAT, 1998), n'ont pas encore atteint la maturité sexuelle.

### **1.2.3.2. Distribution spatiale**

La zone d'agrégation d'un DCP i.e. la zone autour du dispositif dans laquelle est observée une densité de poissons significativement plus importante, est assez bien décrite dans le cas des DCP ancrés. L'analyse des CPUE ont montré que l'essentiel des prises de thons réalisées à la traîne par des pêcheurs artisans autour de DCP ancrés aux Vanuatu (Cillauren, 1987) et à Hawaii (Matsumoto *et al.*, 1981) était réalisé à moins de 500 m du dispositif. Ces résultats dépendent néanmoins largement du comportement trophique des thons et des stratégies de pêche (Fréon et Misund, 1999). Depoutot (1987) et Josse *et al.* (2000) ont réalisé des prospections acoustiques autour de DCP ancrés en Polynésie Française qui ont permis de fixer avec plus de certitude le rayon d'agrégation d'un DCP

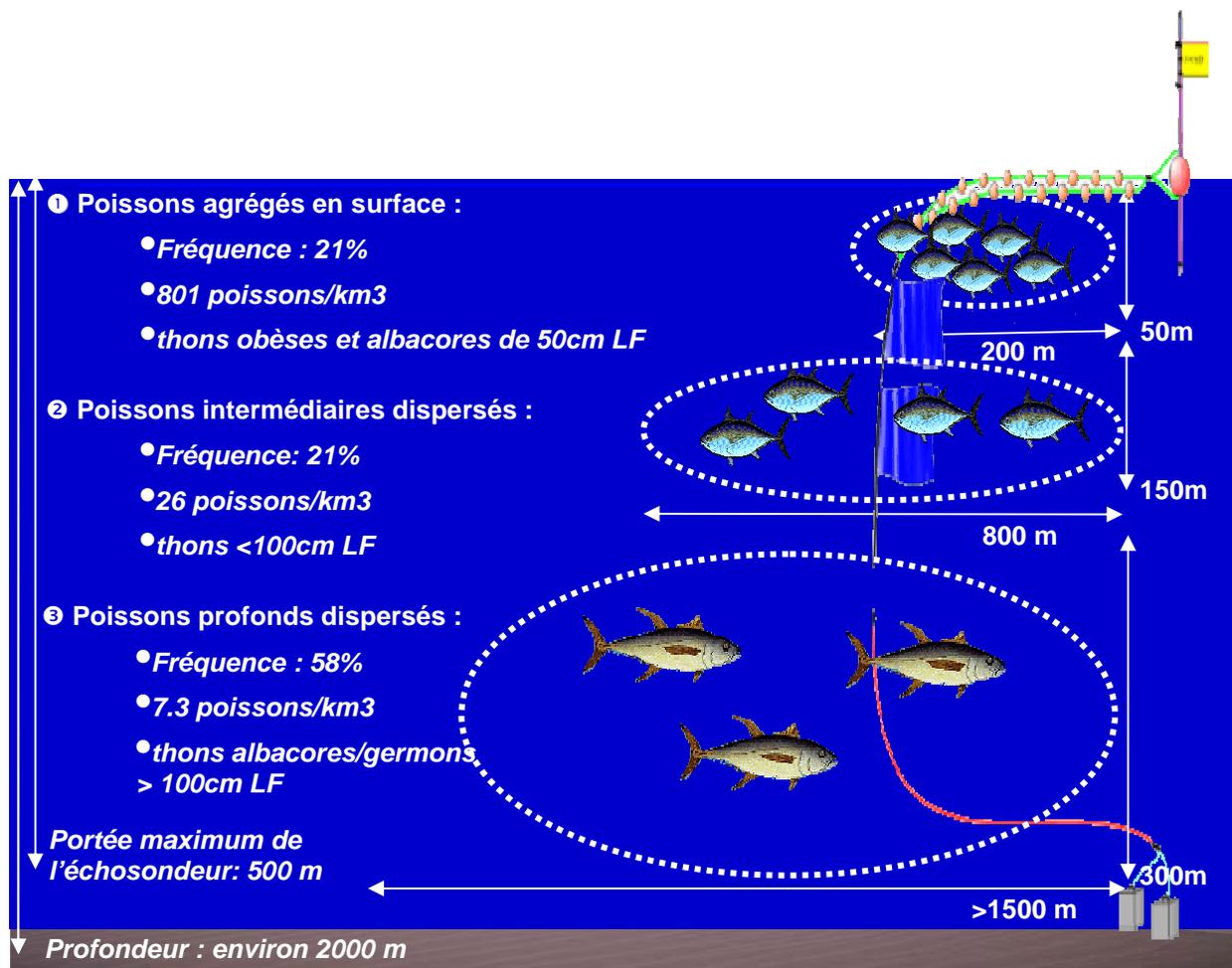
ancré à environ 1500 m. Il faut cependant noter que cette valeur est un minimum, car les « poissons dispersés profonds » observés par Josse *et al.* (2000) semblaient distribués au-delà de cette distance. Les thons équipés de marques ultrasoniques adoptent des déplacements horizontaux caractéristiques de leur agrégation avec un DCP dans un rayon de 1.8 km autour d'un dispositif (Marsac et Cayré, 1998), ce qui confirme les observations précédentes.

A la stratification horizontale par classes de distance au DCP en espèces/stade ontogénique/tailles s'ajoute une stratification verticale par classes de profondeur. Les individus ou espèces de grande taille sont généralement distribués plus profonds que les individus/espèces de petite taille dans le cas des bancs de poissons multispécifiques (Parrish, 1988; Fréon et Misund, 1999; Josse *et al.*, 2000). Cette stratification verticale pourrait être expliquée par le fait que les gros poissons ont un rapport surface branchiale/masse corporelle moins favorable que les poissons plus petits. Les poissons de grande taille éviteraient ainsi les eaux de surface, dont la température plus élevée induit une consommation en oxygène plus importante (Pauly, 1981).

Une relation inversement proportionnelle entre la taille des poissons et leur profondeur préférentielle a ainsi été décrite par observations visuelles d'agrégations plurispécifiques de petits poissons pélagiques autour de DCP ancrés côtiers (Klima et Wickham, 1971) et autour d'objets flottants au large (Hunter et Mitchell, 1967). Hunter et Mitchell (1967) précisent que les agrégations qu'ils ont observées avaient la forme d'un cône, dont le sommet serait situé sous le DCP. Le courant semble avoir une influence sur la structure des agrégations de poissons autour de DCP ancrés, la majorité des poissons se maintenant en amont du flux (Klima et Wickham, 1971; Holland *et al.*, 1990; Roundtree, 1990).

Les pêcheurs des thoniers français rapportent de plus que, dans les agrégations multispécifiques de thons, les poissons semblent être stratifiés par taille et espèce en fonction de la profondeur. Les petits albacores et listaos seraient ainsi positionnés près de la surface alors que les gros albacores ou patudos seraient distribués plus profond (Fréon et Dagorn, 2000). Josse *et al.* (2000) ont décrit par acoustique des agrégations de thons autour de DCP ancrés hauturiers en Polynésie. Leurs observations illustrent la stratification horizontale et verticale des agrégations de poissons autour d'un DCP ancré. Ils ont observé (Figure 8) :

1. une agrégation dense d'albacores et de patudos juvéniles (environ 50 cm) jusqu'à 200 m du DCP et entre 0 et 50 m de profondeur ;
2. des thons intermédiaires plus gros (50-100 cm) dispersés jusqu'à 800 m du DCP entre 50 et 150 m de profondeur ;
3. de gros albacores et germons (plus de 100 cm) jusqu'à plus de 1500 m du DCP et entre 150 et 300 m de profondeur.



**Figure 8. Distribution spatiale des agrégations de thons observées par acoustique autour de DCP ancrés en Polynésie Française (adapté de Josse *et al.*, 2000).**

**La stratification verticale en tailles et espèces semble donc être également un phénomène assez général dans le cas des agrégations de thons autour de DCP (Anon., 1992; Fréon et Misund, 1999).**

### 1.2.3.3. Biomasse

Si les études recensant les espèces présentes autour des DCP abondent dans la littérature, celles visant à évaluer la biomasse des agrégations sont beaucoup plus rares. Il est couramment admis que les DCP augmentent la densité locale des ressources halieutiques, rendant ainsi leur exploitation plus aisée, mais peu d'études ont quantifié cette augmentation locale de densité. Différentes méthodes ont été employées pour quantifier la biomasse d'agrégations autour de DCP : comptages visuels en plongée (Castro *et al.*, 1999; Dempster, 2004; Taquet, 2004; Dempster, 2005), pêches expérimentales à la senne (Hunter et Mitchell, 1967; Deudero *et al.*, 1999; Massuti *et al.*, 1999; Deudero, 2001), analyse des captures des thoniers senneurs industriels (Hallier, 1994; Hallier et Parajua, 1999) et prospections acoustiques avec un échosondeur scientifique (Josse *et al.*, 2000).

Les comptages visuels donnent une estimation des effectifs des agrégations d'intranatants et d'extranatants situés près du DCP en surface. Les effectifs de circumnatants obtenus avec cette méthode sont en revanche sous estimés (Dempster, 2005). Massuti *et al.* (1999) considèrent que la senne expérimentale qu'ils ont utilisée est un échantillonneur non biaisé des intranatants qu'ils ont observé autour de DCP ancrés. Les senneurs industriels ne capturent manifestement qu'une partie de l'agrégation de poissons

présente autour d'un DCP dérivant lors d'un coup de senne. Les captures par coup de senne ne peuvent donc pas être utilisées dans ce cas pour estimer la biomasse totale de l'agrégation (F. Marsac, comm. pers.). Josse *et al.* (1999) ont montré que les caractéristiques techniques de l'échosondeur scientifique qu'ils ont utilisé permettaient de détecter sans biais les espèces et classes de taille des circumnatants présents entre 10 et 500 m de profondeur autour des DCP ancrés en Polynésie Française qu'ils ont étudiés.

Nous avons sélectionné les études fournissant des données suffisamment détaillées pour pouvoir exprimer les estimations d'abondance totale autour d'un DCP en biomasse (kg/DCP). Nous avons ainsi comparé les abondances des intra, extra et circumnatants observées autour de DCP de différents types dans différentes zones géographiques. Taquet (2004) et Dempster (2005) fournissent les effectifs des espèces de poisson observées lors de leurs inventaires sous marins et une estimation de la taille de chaque espèce. Nous avons donc calculé le poids moyen de chacune des espèces citées dans ces deux études à partir des relations taille/poids issues de FishBase (Froese et Pauly, 2005) et calculé la biomasse moyenne de chaque espèce en multipliant les poids et effectifs moyens. Josse *et al.* (2000) fournissent des estimations acoustiques du nombre de poissons dans chaque type d'agrégations de circumnatants autour de DCP ancrés. Ils émettent également des hypothèses quant à la composition spécifique de ces agrégations. Nous avons calculé un poids moyen basé sur la taille moyenne des poissons dans chaque type d'agrégation et multiplié ce poids moyen par le nombre de poissons pour obtenir une estimation de la biomasse en circumnatants de chaque type d'agrégations. Ces résultats sont synthétisés dans le tableau ci dessous.

**Tableau 9. Synthèse des estimations de la biomasse d'agrégations de circum, extra et intranatants autour de DCP ancrés et dérivants. Valeurs sous estimées en italique.**

Référence	Méthode	Type de DCP	Nb. d'obs.	Zone	Période	Biomasse totale estimée (kg/DCP)			
						Circum-natants	Extra-natants	Intra-natants	Total
Castro <i>et al.</i> , 1999	Comptages visuels	Ancré, côtier	55	Océan Atlantique (Canaries)	1995 1996	<i>44</i>	9		54
Adapté de Demster, 2005	Comptages visuels	Ancré, côtier	81	Océan Pacifique (Australie)	1999 2002	<i>437</i>	14	8	459
Adapté de Taquet, 2004	Comptages visuels	Dérivant, hauturier	35	Océan Indien	2003 2005	<i>8 643</i>	1 816	0.02	10 459
Adapté de Josse <i>et al.</i> , 2000	Acoustique et stat. de pêche	Ancré, large	60	Océan Pacifique (Polynésie Française)	1995 1997	<i>9 610</i>			9 610
Massuti <i>et al.</i> , 1999	Captures par coup de senne	Ancré, côtier	83	Mer Méditerranée (Baléares)	1995 1997			2.70	3
Moyennes						16 962	504	4	17 470
Proportions						91%	12%	0.1%	100%

Pour tous les types de DCP et toutes les zones étudiées, la biomasse en circumnatants apparaît très largement supérieure à celle des extra et infranatants. Le tableau ci-dessous résume les proportions des 3 groupes en fonction du type de DCP et de la distance à la côte.

**Tableau 10: Biomasses moyennes estimées par groupes de poissons et types de DCP. Valeurs sous estimées en italique.**

Type de DCP	Biomasse totale estimée (kg/DCP)			Total
	Circumnatants	Extranatants	Intranatants	
Ancré, côtier	241 (93%)	12 (5%)	5 (2%)	258
Ancré, large	9 610 (100%)			9 610
Dérivant, hauturier	8 643 (83%)	1 816 (17%)	0.02 (<0.01%)	10 459
<b>Moyenne</b>	<b>6 165 (87%)</b>	<b>914 (13%)</b>	<b>3 (0.04%)</b>	<b>7 081</b>

La biomasse totale agrégée augmente avec la distance à la côte, principalement du fait de l'augmentation de la biomasse de circumnatants et dans une moindre mesure de celle des extranatants. La biomasse d'intranatants semble au contraire diminuer lorsque l'on s'éloigne de la côte, traduisant vraisemblablement l'influence décroissante des apports de larves et juvéniles d'espèces côtières.

On peut retenir comme ordre de grandeur très général que les circum, extra et intranatants représentent en moyenne respectivement 87, 13 et 0.04% de la biomasse totale agrégée autour d'un DCP (Tableau 10). Cependant, la biomasse moyenne des circumnatants évaluée par comptage visuels autour de DCP dérivants hauturiers est vraisemblablement largement sous estimée, si l'on se réfère aux coups de senne de plusieurs centaines de tonnes réalisées autour de ce type de dispositifs (Pallarés *et al.*, 2001). En terme de biodiversité, Parin et Fedoryako (1999) ont calculé que les circum, extra et intranatants comprenaient en moyenne respectivement 15, 40 et 75% de l'ensemble des espèces agrégées autour d'un DCP.

**Les prédateurs supérieurs du groupe des circumnatants ne représentent donc qu'une faible part de la biodiversité mais l'essentiel de la biomasse agrégée autour d'un DCP. Les espèces de niveau trophique inférieur, présentes essentiellement aux stades larvaire ou juvénile représentent à l'inverse une très faible part de la biomasse mais l'essentiel de la richesse spécifique.**

La comparaison en Australie de l'abondance des espèces d'intranatants observées autour de DCP dérivants et l'abondance de ces mêmes espèces non associées avec un DCP a montré que leur abondance était plus de deux fois supérieure autour d'un DCP que dans les eaux environnantes (Kingsford, 1992; Druce et Kingsford, 1995). De même, la densité en thons de palangre profonde (circumnatants) a été évaluée comme étant 2.7 fois supérieure autour de DCP ancrés que dans le reste de la Zone Economique Exclusive (ZEE) de Polynésie Française (Bertrand et Josse, 2000a).

**Les DCP semblent donc constituer des « hotspots » dans l'écosystème pélagique tropical où l'abondance des espèces de poissons est en général plus de deux fois supérieure à celle des eaux environnantes.**

## 1.2.4. Dynamique des poissons individuels autour des DCP

### 1.2.4.1. Détection et colonisation du dispositif

Après sa mise à l'eau, un DCP passe par une phase de maturation, avec augmentation de la surface immergée et développement d'organismes sessiles sur sa surface (Castro *et al.*, 2002). Cette maturation ne semble pas influencer le phénomène d'agrégation autour du dispositif car les premiers poissons colonisent en général le dispositif

quelques heures seulement après sa mise à l'eau (Bard *et al.*, 1985; Kingsford, 1992; Yu, 1992; Druce et Kingsford, 1995; Taquet, 2004). La diversité spécifique des espèces présentes autour du dispositif augmente ensuite avec le temps (Moser *et al.*, 1998; Castro *et al.*, 1999).

Des pistages ultrasoniques de thons autour de DCP ancrés ont permis de définir un « rayon d'attraction » i.e. le rayon autour du dispositif au sein duquel un thon serait capable de détecter la présence d'un DCP ancré. Les estimations des différents auteurs, réalisées à partir de l'inspection visuelle des trajectoires, sont assez similaires : 12 km pour Cayré et Chabanne (1986), 10 km pour Holland *et al.* (1990), 14 km pour Cayré (1991). Une analyse statistique détaillée des mêmes données (Girard *et al.*, 2004) a confirmé que le rayon d'attraction d'un DCP est d'environ 10 km.

Les différents mécanismes sensoriels et processus d'orientation par lesquels un poisson est capable de détecter un DCP demeurent mystérieux. La vision semble jouer un rôle important dans la phase ultime d'attraction, ou le maintien de l'agrégation lorsque le dispositif est à distance visuelle (Hunter et Mitchell, 1967; Taquet, 2004). La portée visuelle étant très limitée dans le milieu marin, d'autres sens interviennent nécessairement dans la détection à longue distance du DCP. L'odorat ne semble pas être impliqué dans cette détection à longue distance (Dempster et Kingsford, 2003).

Les ondes sonores se propagent dans toutes les directions et peuvent être perçues à plusieurs kilomètres de distance (Kingsford *et al.*, 2002). Elles sont le seul stimulus émis par le DCP qui dispose d'une portée suffisante pour permettre la détection d'un dispositif à 10 km de distance. La détection des vibrations sonores émises par le DCP ou par les organismes concentrés autour du dispositif peut se faire via les organes de l'audition ou la ligne latérale, généralement très développée chez les poissons grégaires (Blaxter et Batty, 1985). Marsac et Cayré (1998) estiment ainsi que les sons à basses fréquences émis par le DCP pourraient permettre une navigation à distance des poissons vers le dispositif.

La capacité de l'albacore à discriminer des champs magnétiques d'intensité différentes grâce à un organe magnéto-sensible, la magnétite crânienne, a été démontrée en laboratoire (Walker, 1984). La magnéto-réception étant un mécanisme de navigation bien connu chez les mammifères terrestres et marins (Papi, 1992), Holland *et al.* (1990) ont émis l'hypothèse que les thons pourraient retrouver la localisation générale d'un DCP ancré par magnéto-réception.

#### **1.2.4.2. Temps de résidence**

De nombreuses études du comportement individuel de poissons ont été menées autour de DCP depuis le milieu des années 80 (Cayré et Chabanne, 1986; Takahashi *et al.*, 1988; Holland *et al.*, 1990; Cayré, 1991; Cayré et Marsac, 1993; Josse *et al.*, 1998; Marsac et Cayré, 1998; Brill *et al.*, 1999; Hampton et Bailey, 1999; Klimley et Holloway, 1999; Dagorn *et al.*, 2000a; Itano et Holland, 2000; Schaefer et Fuller, 2002; Musyl *et al.*, 2003; Sibert *et al.*, 2003; Girard *et al.*, 2004; Taquet, 2004; Ohta et Kakuma, 2005; Schaefer et Fuller, 2005). Ces études visaient à décrire les déplacements individuels de poissons autour de DCP afin de dégager des types de comportement généraux permettant d'améliorer les modèles d'évaluation des stocks de grands pélagiques exploités autour de DCP (Dagorn *et al.*, 2000b; Schaefer et Fuller, 2002; Musyl *et al.*, 2003; Schaefer et Fuller, 2005). La majorité de ces études a été réalisée autour de DCP ancrés qui, du fait de leur localisation fixe près des côtes et du développement de pêcheries artisanales qu'ils suscitent, offrent de grandes facilités pour l'étude du comportement agrégatif autour d'objets flottants (Fréon et Dagorn, 2000; Doray *et al.*, 2004).

L'un des aspects le plus étudié a été le temps de résidence d'un poisson individuel autour d'un DCP. Ce temps de résidence a ainsi été assez généralement utilisé comme point d'entrée pour étudier le comportement agrégatif dans sa globalité. Nous aborderons ce sujet en distinguant différents cas en fonction du stade ontogénique et donc de la taille du poisson

considéré. En effet, les poissons de tailles diverses « vivent dans des mondes divers » en raison de la diversité des temps caractéristiques et des tailles de domaines perçus (Frontier *et al.*, 1993) et nécessitent donc d'être étudiés à ces échelles spécifiques.

Les intranatants sont composés en majorité de larves ou de juvéniles, qui ont une capacité de mouvement réduite par rapport à la turbulence du biotope océanique (courants...). Ne pouvant pas revenir aisément au DCP s'ils s'en éloignent et étant très dépendants de celui-ci en terme de survie, on peut supposer avec Castro *et al.* (2002) qu'ils ne s'éloignent pas du dispositif et ont un temps de résidence très long. Cette hypothèse est confirmée par l'augmentation de la taille de certaines espèces d'intranatants de la côte vers le large autour de DCP dérivants (Hunter et Mitchell, 1967). Cette augmentation des tailles indique probablement que ces espèces grandissent autour du DCP et sont donc agrégées à long terme autour du dispositif (Castro *et al.*, 2002).

Les extra et surtout les circumnatants possèdent des capacités physiologiques qui leur confèrent des capacités de déplacement et de repérage dans le milieu pélagique beaucoup plus importantes que celles des intranatants. Leurs besoins physiologiques sont également beaucoup plus importants et variés que ceux des intranatants. Les besoins des poissons s'expriment à différentes échelles de temps et d'espace et l'on peut supposer que c'est le compromis entre leur satisfaction et les impératifs du comportement agrégatif qui détermine le temps de résidence des extra et circumnatants autour des DCP.

A l'échelle la plus large, la variation saisonnière des rythmes biologiques des espèces influe sur le temps de résidence à long terme des extra et circumnatants autour des DCP (Taquet, 2004). La saisonnalité de l'agrégation des juvéniles et des adultes de certaines espèces a ainsi été mise en évidence autour de DCP ancrés (Hunter et Mitchell, 1967; Roundtree, 1990; Castro *et al.*, 1999; Deudero *et al.*, 1999; Kakuma, 2000a; Dempster, 2005; Ohta et Kakuma, 2005) et dérivants (Fonteneau, 1993).

A échelle temporelle plus fine, des temps de résidence autour de DCP d'individus de diverses espèces d'extra et circumnatants ont été évalués et sont synthétisés dans le tableau ci-dessous:

**Tableau 11. Synthèse des résultats sur le temps de résidence de poissons autour de DCP. SE : station d'écoute, MA : marques archives, PA : pistage acoustique, YFT : albacore, BET : patudo, DOR : dorade coryphène.**

Référence	Méthode	Type de DCP	Espèce	Nb. poissons étudiés	Durée du suivi (jours)	Temps de résidence moyen autour d'un DCP (jours)	Fidélité à un site
Klimley et Holloway, 1999	SE	DCP ancré, côtier	YFT	27	390	0.03 (0.001-0.63)	Site de marquage
Schaefer et Fuller, 2002	MA	DCP dérivant, hauturier	BET	27	540	3 (1-8)	6 DCP visités en moyenne
Musyl <i>et al.</i> , 2003	MA	DCP ancré, hauturier	BET	7	57 (9-272)	21 (9-34)	Site de marquage
Girard <i>et al.</i> , 2004	PA	DCP ancré	YFT	14	1.4 (0.5-4)	DCP de marquage : 8 autres DCP : 2	Site de marquage
Taquet, 2004	SE	DCP dérivant, hauturier	DOR	43		4 (0.003-15)	Site de marquage
Ohta et Kakuma, 2005	SE	DCP ancré, côtier	YFT	52	900	7 (1-55)	Site de marquage
Ohta et Kakuma, 2005	SE	DCP ancré, côtier	BET	11	900	7 (1-34)	Site de marquage

Les temps de résidence moyens des individus observés varient fortement d'une espèce à l'autre (de 40 minutes pour l'albacore à 4 jours pour la dorade coryphène) et pour une même espèce (de 40 minutes à 21 jours pour l'albacore). Il est communément admis que le comportement, qui se traduit ici par le temps de résidence, résulte d'un compromis entre coûts et avantages (Dagorn *et al.*, 2000a). Comme les coûts et les bénéfices du maintien de l'agrégation autour d'un DCP varient en fonction de l'état physiologique interne du poisson, de son environnement et de son espèce, l'existence d'une grande variété de comportements individuels n'est pas surprenante (Dagorn *et al.*, 2000a).

Les modes opératoires utilisés peuvent cependant expliquer une grande part de la variabilité des temps de résidence observés. La méthode la plus utilisée pour estimer des temps de résidence a longtemps été le pistage de poissons équipés de marques ultrasoniques. Cette méthode permet d'acquérir des données détaillées sur les déplacements d'un poisson individuel mais nécessite de mobiliser un navire de recherche pendant toute la durée du pistage et ne peut donc pas être utilisée pour suivre un nombre conséquent de poissons sur une longue période (Musyl *et al.*, 2003; Ohta et Kakuma, 2005) (Tableau 11). L'utilisation d'une part de stations d'écoute implantées sur des DCP pour suivre des poissons équipés de marques acoustiques et d'autre part de marques archives enregistrant à une fréquence de l'ordre de 5 minutes la profondeur, la température interne du poisson, la température externe et la lumière, ont permis d'augmenter à la fois le nombre de poissons étudiés et la durée du suivi (Schaefer et Fuller, 2002; Musyl *et al.*, 2003; Taquet, 2004; Ohta et Kakuma, 2005; Schaefer et Fuller, 2005).

La quasi-totalité des poissons marqués dans le cadre de ces études a cependant fait preuve d'une grande fidélité au site de marquage et les temps de résidence ont ainsi tous

été estimés consécutivement au marquage, autour du DCP où il a eu lieu, sauf dans les études de Klimley et Holloway (1999), Shaefer et Fuller (2002) et Girard *et al.*, (2004). Ce comportement peut être lié au traumatisme lié au marquage. Une autre explication, peut être plus plausible, serait que les poissons étudiés restent agrégés plus longtemps autour de DCP particuliers (Girard *et al.*, 2004; Taquet, 2004), vraisemblablement parce qu'ils y trouvent des conditions trophiques favorables (Dagorn *et al.*, 2000b). Des modifications des déplacements de thons autour de DCP ancrés, en relation avec la présence de proies, ont ainsi été observés par acoustique et marquage en Polynésie Française (Josse *et al.*, 1998). Musyl *et al.* (2003), Ohta et Kakuma (2005) et Schaefer et Fuller (2005) expliquent de plus les temps de résidence élevés qu'ils ont observés autour de DCP par des conditions trophiques favorables autour des dispositifs.

Les seules études décrivant une séquence complète arrivée/agrégation/départ autour d'un DCP sont celles de Klimley et Holloway (1999), celle de Schaefer et Fuller (2002) autour de DCP dérivants et certains pistages acoustiques réalisés par Holland *et al.* (1990), Marsac et Cayré (1998), Brill *et al.* (1999) et Dagorn *et al.* (2000a) qui ont été réanalysés par Girard *et al.* (2004). Klimley et Holloway (1999) ont observé des temps de résidence extrêmement court dans le cas d'albacores autour de DCP ancrés très côtiers à Hawaii (40 minutes en moyenne). Girard *et al.* (2004) suggèrent, à partir d'une analyse détaillée des trajectoires des poissons marqués, une description générale du comportement agrégatif de l'albacore : celui-ci parcourrait l'océan à la recherche d'un DCP jusqu'à en détecter un. Il évaluerait alors la favorabilité de la zone autour du dispositif (en termes trophiques, de présence de congénères ou autres). Si le DCP ne lui apparaît pas favorable, il quitterait rapidement sa zone d'attraction et reprendrait ses recherches, visitant éventuellement d'autres DCP. Si la zone lui apparaît favorable, il resterait autour du DCP et son temps de résidence dépendrait de l'évolution de la favorabilité de l'habitat (sensu Maury, 1998). Si l'on interprète en terme de favorabilité les temps de résidence moyens estimés par Girard *et al.* (2004) autour des DCP où ont eu lieu les marquages (8 jours) et autour des DCP que les albacores ont visité par la suite (2 jours), les DCP de marquages auraient présenté des conditions plus favorables que les autres DCP visités. Cette hypothèse est assez logique si l'on considère que les opérations de marquage sont de préférence réalisées autour de DCP qui concentrent beaucoup de poissons afin d'assurer la réussite des opérations et peuvent donc être considérés comme plus « favorables ».

Le DCP ancré où Mysul *et al.* (2003) ont observé les temps de résidence moyens les plus élevés (21 jours) est ainsi vraisemblablement un dispositif favorable car il s'agit d'un DCP hauturier situé à plus de 150 MN des îles ou monts sous-marins les plus proches, dans une zone où la présence de larges bancs d'anchois a été rapportée pendant la durée du marquage (Musyl *et al.*, 2003). Les temps de résidence observés lors de cette étude sont de plus des temps de résidence minima car ils correspondent en fait à la durée entre le marquage et la recapture des poissons, qui sont restés agrégés presque continûment autour du DCP.

Plusieurs éléments amènent à penser que les 2 DCP ancrés où Klimley et Holloway (1999) ont observé les temps de résidence les plus courts, toutes espèces confondues, n'étaient pas des emplacements très favorables : ils étaient très côtiers, situés à moins de 10 km des côtes, dans un réseau dense de DCP. Les poissons devaient donc disposer dans cette zone d'un grand nombre d'autres « attracteurs » potentiels (DCP, « trous à thons » ...) qui pouvaient se révéler plus favorables que les 2 DCP suivis. L'un des 2 dispositifs était submergé en permanence et mouillé très peu profond (40 m), deux conditions réputées peu favorables à l'agrégation des poissons (Hunter et Mitchell, 1968). Les heures d'arrivée et de départ des albacores marqués près des 2 DCP suggèrent de plus que les poissons semblaient visiter plusieurs DCP successivement (Klimley et Holloway, 1999), ce qui pourrait suggérer un comportement de sélection de site.

En résumé, les temps de résidence estimés autour des DCP de marquage seraient sous-estimés par rapport au temps de résidence autour d'un DCP « favorable ». Les temps

de résidence autour de DCP peu favorables seraient mieux évalués et pourraient être très courts (40 minutes). Ces temps de résidence n'ont néanmoins été évalués que pour un très petit échantillon d'individus au regard des stocks ou même d'une agrégation « moyenne » autour d'un DCP. Les 121 poissons marqués en 20 ans dans tous les océans du monde dans le cadre des études présentées ici ne représentent en effet que 6% du nombre moyen de thons agrégés au cours d'une journée autour d'un DCP ancré en Polynésie Française, d'après les estimations de Josse *et al.* (2000). L'effort de marquage mérite donc d'être poursuivi en tirant partie des techniques modernes (marques archives), afin de pouvoir généraliser les estimations de temps de résidence obtenues à partir de ce faible échantillon.

Des différences entre les temps de résidence moyens autour de DCP dérivants et DCP ancrés semblent néanmoins se dégager. Les temps de résidence moyens des patudos et des dorades coryphènes sont du même ordre de grandeur autour de DCP dérivants : 3-4 jours (Schaefer et Fuller, 2002; Taquet, 2004) et sont plus faibles que les temps de résidence observés communément autour de DCP ancrés pour les patudos et les albacores : 9 jours (Klimley et Holloway, 1999; Musyl *et al.*, 2003; Girard *et al.*, 2004; Ohta et Kakuma, 2005; Schaefer et Fuller, 2005).

L'analyse des données des marques archives de Schaefer et Fuller (2002) a enfin permis d'estimer un paramètre essentiel à la compréhension du comportement agrégatif autour de DCP : la durée relative moyenne des phases d'agrégation autour de DCP (18%) de 23 patudos ayant fourni chacun plus de 30 jours de données de marquage.

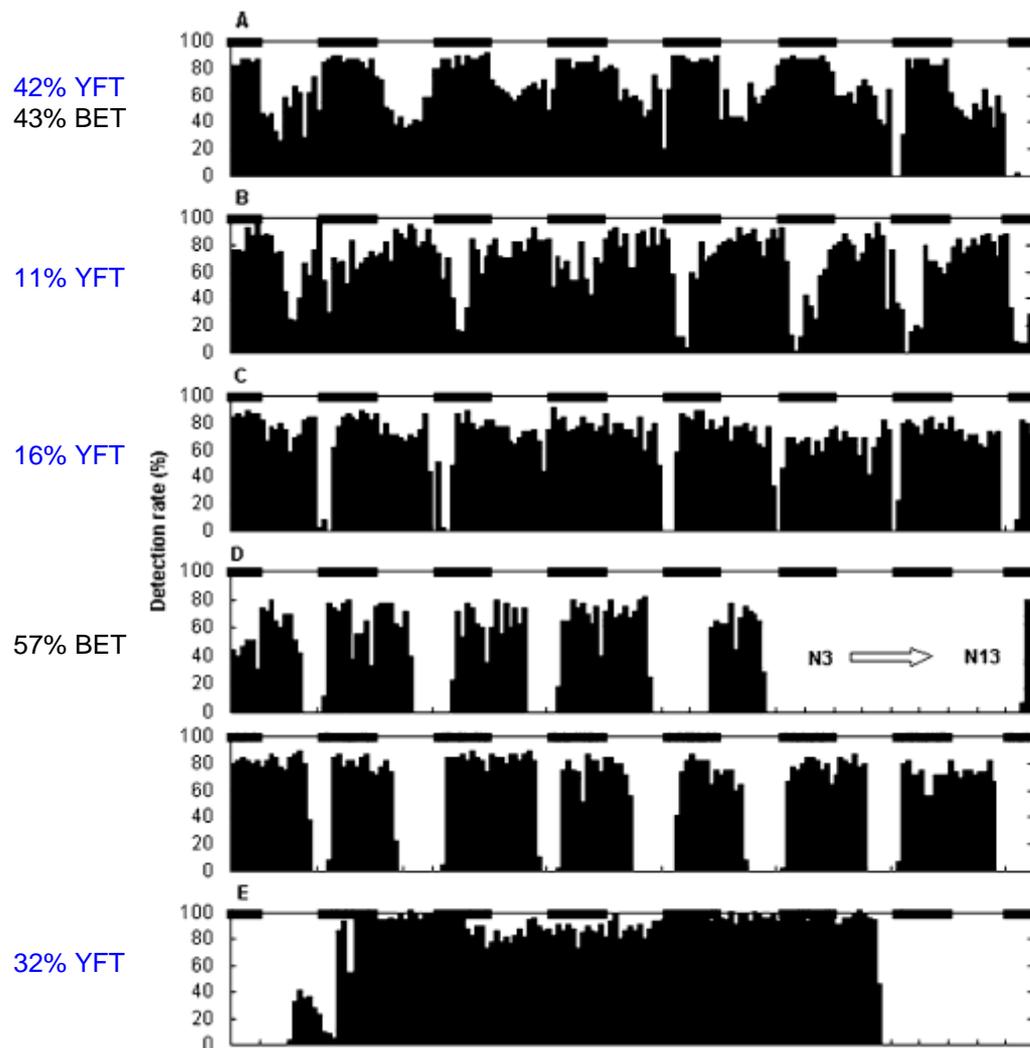
#### **1.2.4.3. Dynamiques temporelles des individus lors de la phase d'agrégation**

Quelques **schémas de déplacements horizontaux** généraux ont été identifiés grâce aux pistages ultrasoniques. Holland (1996) et Dagorn *et al.* (2000a) ont synthétisé les résultats de différentes expériences de marquage ultrasonique de thons autour de DCP ancrés et distinguent 4 types de déplacements horizontaux :

- type 1 : le thon quitte le dispositif sans velléité d'y retourner ;
- type 2 : le thon passe la totalité de la durée du suivi (jour et nuit) dans un rayon d'une centaine de mètres autour du DCP ;
- type 3 : le thon visite un DCP, passe quelque temps dans son voisinage et rebrousse ensuite chemin ;
- type 4 : le thon passe la journée à moins de 500 m du dispositif, s'en éloigne la nuit jusqu'à 4-15 MN et revient au même dispositif ou à un DCP adjacent le jour suivant

Ces résultats sont intéressants mais leur interprétation et leur généralisation en terme de comportement agrégatif sont difficiles (Holland, 1996), notamment du fait de la faible durée des pistages acoustiques (moins de 6 jours). Les schémas 1 et 4 peuvent cependant correspondre respectivement au départ et au passage d'un thon près d'un DCP dont l'environnement ne serait pas favorable.

L'étude de Ohta et Kakuma (2005) réalisée au moyen de stations d'écoute à une échelle spatiale beaucoup plus large (2.5 ans) dans un réseau dense de DCP ancrés (200) autour d'Okinawa a apporté des résultats intéressants sur les dynamiques temporelles des poissons lors de leur phase d'agrégation autour de DCP. Ces auteurs distinguent 5 types de dynamiques temporelles, à partir de l'analyse des taux de détections de 64 albacores et 11 patudos équipés de marques acoustiques autour de 7 DCP équipés de stations d'écoute (Figure 9).



**Figure 9. Exemples typiques de fluctuation du taux de détection horaire d'albacores (YFT) et de patudos (BET) autour de DCP ancrés à Okinawa (Japon). Les pourcentages indiquent le taux d'occurrence de chacun des types de dynamiques temporelles parmi les poissons marqués (tiré de Ohta et Kakuma, 2005).**

- Type A : les thons ont été détectés plus fréquemment de nuit que de jour autour des DCP et effectuaient des excursions de courte durée (moins de 3 heures) hors du rayon de détection des stations d'écoute (680 m) au coucher du soleil. Ce type de dynamique a été observé chez 42% des albacores et 43% des patudos marqués.
- Type B : 11% des albacores a été détecté plus fréquemment de jour que de nuit autour des DCP et effectuait des excursions de courte durée (moins de 3 heures) au coucher du soleil.
- Type C : 16% des albacores a été détecté aussi souvent de jour que de nuit autour des DCP et effectuait des excursions de courte durée (moins de 3 heures) au coucher du soleil.
- Type D : 57% des patudos ont été détectés aussi souvent de jour que de nuit autour des DCP et effectuait des excursions de durée plus longue (moins de 8 heures) dans l'après midi.

- Type E : 32% des albacores n'a montré aucune dynamique temporelle particulière, avec une agrégation plus étroite avec le DCP.

Les comportements individuels observés dans le cadre de cette étude sont **très hétérogènes**. Cependant, l'existence d'un **comportement cyclique des thons agrégés autour de DCP ancrés** ressort nettement : une analyse spectrale a mis en évidence une cyclicité de 24 h dans les taux de détection des albacores et des patudos dans respectivement 72 et 100% des cas. Ce comportement cyclique était corrélé avec le cycle nyctéméral dans 56% des cas (types A et B). Des excursions hors de la zone d'agrégation du DCP ont également été régulièrement enregistrées, sauf pour 32% des albacores. Des excursions de courte durée similaires ont été observées chez la dorade coryphène autour de DCP dérivants et ont été interprétées comme des excursions trophiques (Taquet, 2004). La dynamique B correspond au schéma de déplacements horizontaux de type 4 qui a été observé le plus fréquemment lors des pistages ultrasoniques (Fréon et Dagorn, 2000). La dynamique E correspond au schéma 2. La dynamique A est assez atypique autour de DCP ancrés où l'agrégation des thonidés avait jusqu'alors été décrite comme un phénomène essentiellement diurne (Cayré et Chabanne, 1986; Holland *et al.*, 1990; Cayré, 1991; Holland, 1996; Marsac et Cayré, 1998; Brill *et al.*, 1999; Dagorn *et al.*, 2000a). Cette dynamique d'agrégation majoritairement nocturne des albacores apparaît pourtant comme étant parmi les plus fréquentes chez les albacores et les listaos de l'étude de Ohta et Kakuma (2005).

Ceci nous amène à reposer la question de la **représentativité des échantillons utilisés lors des expériences de marquage** présentées précédemment. Dans le cas de l'étude de Ohta et Kakuma (2005), l'échantillon d'albacores étudié ne représente ainsi que 2% de la quantité moyenne de thons agrégée quotidiennement autour d'un DCP ancré d'après Josse *et al.* (2000). Ces poissons évoluent de plus dans un réseau de plus de 200 DCP autour d'Okinawa (Ohta et Kakuma, 2005), ce qui laisse penser que la population totale de thons fréquentant ces dispositifs est incommensurablement supérieure au nombre de poissons marqués. Malgré la durée importante de l'étude, les proportions des comportements observés ne sont manifestement pas représentatives des proportions des types de comportements effectivement adoptés par les thons autour d'un DCP.

Les techniques de marquage utilisées jusqu'alors à l'échelle d'un poisson permettent donc d'identifier des types de comportements individuels mais ne permettent pas de définir quels sont les comportements dominants, dont la combinaison aboutit à la formation d'une agrégation de plusieurs milliers d'individus autour d'un dispositif.

### 1.2.5. Dynamique des agrégations autour de DCP

Comme nous venons de le voir, de nombreuses études se sont intéressées aux déplacements et au comportement des individus composant une agrégation autour de DCP mais peu se sont attachées à décrire la dynamique de l'agrégation elle-même (Fréon et Dagorn, 2000; Josse *et al.*, 2000).

La mise en évidence de flux de poissons importants autour d'agrégations près de DCP a souligné la nature dynamique de ces concentrations de poissons. Des successions de coups de sennes positifs autour d'un même DCP dérivant ont ainsi été étudiées pendant des périodes allant jusqu'à 15 jours (Ariz *et al.*, 1991; Cayré et Marsac, 1991; Hallier et Parajua, 1999; Ariz *et al.*, 2000). Plusieurs études ont montré que les extra et circumnatanants agrégés autour d'un DCP ne sont pas des résidents permanents mais sont recrutés sur une base journalière autour du dispositif (Klima et Wickham, 1971; Wickham et Russell, 1974; Workman *et al.*, 1985).

La **grande variabilité du nombre total de poissons** a de plus été signalée par plusieurs auteurs autour de DCP ancrés (Cillauren, 1987; Depoutot, 1987; Roundtree, 1990; Josse *et al.*, 2000; Dempster, 2005) et dérivants (Gooding et Magnuson, 1967). **Le cycle nyctéméral semble jouer un rôle important dans l'évolution des agrégations de**

**poissons autour de DCP.** Josse *et al.* (2000) ont ainsi observé que la biomasse de thons (et particulièrement celle des thons agrégés en surface) évaluée à l'aide d'un échosondeur autour de DCP ancrés en Polynésie Française était maximale au lever du soleil et décroissait ensuite pendant la journée. La nuit, ces auteurs ont observé des situations variables allant de la présence de nombreux poissons à l'absence totale. La biomasse nocturne était cependant toujours inférieure à la biomasse diurne (Josse *et al.*, 2000). Schaefer et Fuller (2005) ont observé des modifications nettes de la position et de la distribution spatiale d'une agrégation de listao et patudo autour d'un DCP ancré hauturier à l'aide d'un sonar latéral au cours de plusieurs cycles nyctéméraux. Des analyses de contenus stomacaux (Batalyants, 1992; Schaefer et Fuller, 2005) suggèrent que les thons agrégés autour de DCP ancrés se nourriraient essentiellement de nuit, vraisemblablement en tirant profit de la remontée nocturne des couches diffusantes profondes (DSL). Le courant est le seul paramètre de l'environnement abiotique ayant été cité comme pouvant avoir une influence sur la dynamique des agrégations autour de DCP ancrés (Kakuma, 2000a; Dempster et Kingsford, 2003). L'effet du courant sur les infra et extranatants est inconnu (Taquet, 2004).

Les senneurs industriels réalisent traditionnellement leurs coups de senne autour de DCP dérivants avant le lever du soleil (Fonteneau *et al.*, 2000). L'idée communément admise est en effet que les thons se concentrent autour des DCP dérivants pendant la nuit et se dispersent ensuite pendant la journée pour aller se nourrir (Fréon et Dagorn, 2000). La tendance récente est cependant à une augmentation du nombre de coups de senne diurnes (Fonteneau *et al.*, 2000), ce qui tend à remettre en cause l'idée d'une agrégation essentiellement nocturne autour des DCP dérivants (Fréon et Dagorn, 2000).

### 1.2.6. Déterminisme de l'agrégation autour de DCP

Les principales hypothèses quant à la fonction de l'agrégation des poissons autour de DCP ont été discutées en détail par Fréon et Dagorn (2000) et Castro *et al.* (2002).

D'après Fréon et Dagorn (2000), les hypothèses les plus plausibles pour expliquer la fonction remplie par les DCP sont l'hypothèse du point de rencontre (« meeting point ») et l'hypothèse du DCP indicateur trophique (« log indicator »).

**L'hypothèse du point de rencontre** repose sur 2 hypothèses : 1) un DCP est une inhomogénéité dans le biotope pélagique qui est plus facilement détectable qu'une agrégation ou un poisson pélagique isolé 2) le nombre de DCP dans le milieu est inférieur au nombre d'agrégations de poissons pélagiques. Le DCP est vu comme un point de rencontre qui attire des individus ou de petites agrégations d'espèces grégaires dans le but de former des agrégations de taille suffisante pour bénéficier des avantages évolutifs conférés par l'organisation en banc (Fréon et Dagorn, 2000) : réduction du risque de prédation, avantages pour prospecter le milieu, localiser et exploiter les ressources trophiques, facilitation des transferts d'information et possibilité d'apprentissage (Pitcher et Parrish, 1993).

**L'hypothèse du DCP indicateur trophique** suppose qu'un DCP est plus facilement détectable qu'une agrégation de proies. Un DCP étant à l'origine un débris naturel qui était rejeté dans des zones très productives (estuaires de fleuves...) ou s'accumulait dans des zones de fronts, il constituerait un indicateur qui renseignerait les poissons sur la richesse trophique de la zone où il est rencontré (Hall, 1992; Fréon et Dagorn, 2000).

Ces hypothèses semblent bien adaptées aux extra et circumnatants pour lesquels le DCP ne constitue pas un habitat. La survie des juvéniles d'intranatants dépend au contraire directement du DCP et d'autres hypothèses semblent alors plus appropriées pour expliquer leur agrégation autour du DCP (Castro *et al.*, 2002). Les juvéniles intranatants utiliseraient ainsi largement le DCP comme **abri contre les prédateurs** (Gooding et Magnuson, 1967; Mitchell et Hunter, 1970), comme véhicule ou **habitat transitoire** pour la colonisation de nouvelles zones par des larves ou des juvéniles (Kingsford et Choat, 1986; Kingsford, 1995), **source de nourriture** éventuellement directe ou indirectement en tirant avantage du fait que

les DCP se trouvent généralement dans des zones très productives (Castro *et al.*, 2002; Taquet, 2004).

### **1.3. Les pêcheries pélagiques et la pêche associée aux DCP ancrés aux Petites Antilles**

Nous avons présenté les grandes lignes de l'écosystème pélagique des Petites Antilles, le comportement agrégatif des grands poissons pélagiques et la biologie des espèces exploitées autour des DCP en Martinique. Nous allons maintenant présenter la façon dont l'Homme exploite ce trait comportemental particulier. Nous présenterons d'abord un bref aperçu du développement des pêcheries associées aux DCP dans le monde et décrirons ensuite le développement de la pêche associée aux DCP aux Petites Antilles dans le contexte des pêcheries pélagiques régionales.

#### **1.3.1. Exploitation halieutique des agrégations de poissons pélagiques autour d'objets flottants**

Comme nous le mentionnions dans l'introduction, le comportement d'agrégation d'espèces pélagiques autour de DCP est utilisée par l'Homme à des fins halieutiques depuis plus de 2 200 ans. Du fait du faible rayon d'action des pêcheurs artisans, les premiers DCP étaient ancrés près des côtes. Ils ont été utilisés depuis l'Antiquité en Méditerranée (Morales-Nin *et al.*, 2000; Castro *et al.*, 2002) et au Japon depuis le 17<sup>ième</sup> siècle (Nakamae, 1991) pour capturer près de la surface des dorades coryphènes et des sérioles. Des DCP ancrés côtiers sont utilisés en Indonésie, en Malaisie et aux Philippines depuis le début du 20<sup>ième</sup> siècle pour capturer de petits poissons pélagiques (Bergstrom, 1983). L'exploitation des thonidés autour de DCP ancrés (ou « payaos ») aux Philippines débuta dans les années 1930 et connu un essor important après 1974 suite à l'introduction par la FAO de la pêche à la senne autour de ces dispositifs (Dickson et Natividad, 2000).

Les premiers DCP « modernes » ont été déployés par grands fonds à Hawaii en 1977 avec pour objectif de développer la pêche des thonidés (Matsumoto *et al.*, 1981). A la suite de cette expérience, des DCP ancrés similaires ont été introduits dans les îles du Pacifique Sud (Désurmont et Chapman, 2000), dans la Caraïbe (en Martinique en 1982 (Reynal *et al.*, 2000)) et dans l'Océan Indien. Taquet (2004) a réalisé un historique détaillé des expériences d'implantation de DCP dans le monde.

Les DCP dérivants artificiels ont été utilisés pour la première fois à des fins halieutiques dans le Pacifique Est par la flottille de senneurs étasunienne à la fin des années 1980 (Lennert-Cody et Hall, 2000). Ce type de pêche nouveau se développa rapidement dans cette zone, la proportion des coups de senne sous DCP dérivants progressant ainsi de 10% en 1987-90 à 80% en 1998 (Lennert-Cody et Hall, 2000). Le développement de la pêche sous DCP dérivants équipés de dispositifs de localisation débuta également au début des années 1990 chez les senneurs opérant en Atlantique Est (Fonteneau *et al.*, 2000). La proportion des coups de senne sous DCP est restée relativement constante dans cette zone de 1991 à 2002 : 34% en moyenne (Ariz *et al.*, 2004; Pianet *et al.*, 2005). Dans l'océan Indien, le développement de la flottille de thoniers senneurs a réellement commencé en 1984 (Stéquert et Marsac, 1991). Le développement de la pêche sous DCP dans cette région a été marqué par des fluctuations importantes du nombre de coups de senne sous objets flottants. La proportion de ces coups de sennes est passée de 27% en 1984 à 59% en 2002, avec une tendance récente à la baisse (Pallarés *et al.*, 2003).

Le nombre de DCP dérivants actuellement utilisé par les flottilles de senneurs industriels est évalué à plusieurs dizaines de milliers (Fonteneau *et al.*, 2000). **Les captures de thon réalisées autour de DCP dérivants dans l'océan mondial ont atteint 1 million de tonnes en 1998, soit environ la moitié des captures de thon mondiales** (Fonteneau *et al.*, 2000).

Les DCP ancrés sont utilisés dans le Pacifique (Désurmont et Chapman, 2000; Holland *et al.*, 2000), l'Océan Indien (Tessier *et al.*, 2000), dans l'Atlantique (Doray *et al.*, 2002b) et en Méditerranée (Morales-Nin *et al.*, 2000). Les dispositifs ancrés sont généralement exploités par des flottilles de pêcheurs artisans mais également par des pêcheurs plaisanciers (Holland *et al.*, 2000). Les pêcheurs artisans prospectent essentiellement les couches de surface autour des DCP ancrés à l'aide de lignes de traîne (Cillauren, 1987; Désurmont et Chapman, 2000; Holland *et al.*, 2000; Doray *et al.*, 2002b) ou de sennes aux Philippines (Dickson et Natividad, 2000) mais utilisent également des palangres pour prospecter les couches de sub-surface (Désurmont et Chapman, 2000; Doray *et al.*, 2002b). L'exploitation halieutique des DCP ancrés est très mal connue en l'absence de systèmes de collecte de données statistiques dans la majorité de ces petites pêcheries artisanales (Sibert et Fonteneau, 2000).

## **1.3.2. Le développement de la pêche associée aux DCP ancrés en Martinique**

### **1.3.2.1. Le contexte des pêcheries pélagiques aux Petites Antilles**

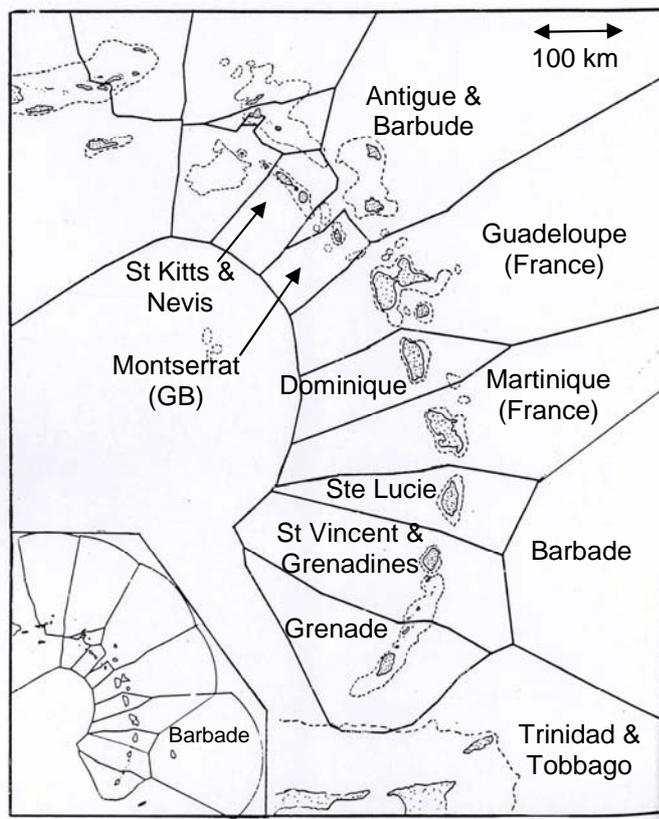
- **Des pêcheries artisanales développées autour de divers « agrégateurs »**

Le secteur halieutique est un secteur important aux Petites Antilles en termes d'emplois (plus de 25 000 pêcheurs impliqués dans les pêcheries pélagiques (Doray *et al.*, 2002b)), d'autosuffisance alimentaire et de développement du tourisme via les activités de pêche récréatives (Singh-Renton *et al.*, 2003). Les pêcheries pélagiques se sont développées dans les petites îles de cette zone depuis deux décennies (Singh-Renton *et al.*, 2003) suite aux progrès technologiques qui ont permis d'augmenter le rayon d'action des flottilles artisanales et en réaction à la surexploitation des ressources benthiques et démersales des plateaux insulaires (Mohammed, 2004). Le développement des pêcheries pélagiques a été néanmoins limité par :

- 1) la taille généralement réduite des embarcations des pêcheurs artisans de la zone (Doray *et al.*, 2002b) ;
- 2) l'abondance relativement faible des ressources pélagiques dans le Nord de la zone des Petites Antilles (Marcille, 1985) et l'absence d'upwelling ou de fronts thermiques marqués concentrant suffisamment les ressources pour permettre une exploitation avec les techniques de pêche traditionnelles des flottilles artisanales de surface (Reynal *et al.*, 2000). Diverses campagnes de pêches expérimentales à la canne et à la senne ont ainsi conclu que les bancs de thonidés rencontrés dans la région étaient « instables et de faible densité » (Sacchi et Modicom, 1976) ;
- 3) la faible superficie des Zones Economiques Exclusives (ZEE) découlant de la proximité géographique des états insulaires de la zone (Mahon, 1993) (Figure 10). Seules les îles de Barbade et Trinidad et Tobago disposent ainsi de ZEE relativement étendues dans des eaux assez productives.

Ceci explique le fait que les pêcheries pélagiques artisanales des Petites Antilles se soient essentiellement développées en tirant profit de différents types d'« agrégateurs » (monts sous marins, épaves dérivantes, DCP ancrés et dérivants) qui permettent de concentrer et fixer près des côtes les ressources pélagiques qui seraient autrement trop dispersées et/ou trop mobiles (Gomes *et al.*, 1994; Doray et Reynal, 2003). L'essentiel des captures de poissons pélagiques a ainsi longtemps été réalisé aux Petites Antilles autour de monts sous-marins (thons noirs, thazards), d'épaves dérivantes (dorades coryphènes) (Diaz

*et al.*, 2002; Doray *et al.*, 2002c) ou de DCP artificiels utilisés pour la pêche aux poissons volants (Gomes *et al.*, 1994; Anon., 2002).



**Figure 10. Limites des Zones Economiques Exclusives aux Petites Antilles (adapté de Mahon, 1993).**

- **Flottes et captures**

Doray *et al.* (2002b) ont analysé les données fournies par les participants à la 1<sup>ère</sup> réunion du groupe de travail FAO pour le développement durable de la pêche associée aux DCP aux Petites Antilles, ce qui a permis de dresser un état synoptique des pêcheries pélagiques aux Petites Antilles en 2001. Ces auteurs ont distingué divers types de flottes exploitant les pélagiques :

- la première flotte en termes d'effectifs (1705 navires) est composée de ligneurs polyvalents. Ces navires utilisent essentiellement des lignes de traîne pour capturer les thons, dorades et thazards autour de monts sous marins ou de DCP et des filets pour capturer les poissons volants autour de DCP. Ces bateaux sont généralement de petite taille (7 m en moyenne), non pontés et équipés de moteurs hors-bords. Barbade et Curaçao ont cependant développé des flottes de ligneurs pontés de plus grande taille (10 m) et équipés de moteurs in-board ;
- le deuxième type de flotte est constitué de 200 palangriers de 12 à 19 m qui opèrent essentiellement dans la partie Sud de la zone (St Vincent, Grenade, Barbade, Trinidad et Tobago) et ciblent l'albacore au moyen de palangres de surface. Ces flottes ont été développées depuis le milieu des années 80 et sont les seules à ne pas exploiter les poissons pélagiques hauturiers autour de DCP dans la zone en tirant partie des eaux plus riches du Sud des Petites Antilles ;
- des palangriers industriels vénézuéliens, étasuniens, coréens et taiwanais de plus grande taille opèrent également dans la région (Marcille, 1985; Mahon, 1993;

Doray *et al.*, 2002b; Marcano *et al.*, 2002; Arocha *et al.*, 2004) avec comme espèces cibles l'albacore et le germon.

Les captures annuelles moyennes de grands poissons déclarées à l'ICCAT pendant la décennie 90 s'élevaient à environ 5 600 tonnes (Doray *et al.*, 2002b). Ces faibles captures sont soumises à caution du fait du faible niveau de développement des systèmes de collecte de statistiques de pêche dans la zone. La principale espèce cible est la dorade coryphène qui est également majoritaire dans les débarquements avec les thazards. Les thonidés représentent également une part importante des captures mais il est difficile de distinguer la contribution des différentes espèces aux captures totales, du fait du faible niveau de détail des déclarations (Doray *et al.*, 2002b).

Des expériences d'implantation de DCP ancrés ont été réalisées dans toutes les îles des Petites Antilles depuis le début des années 80. Le développement de pêcheries commerciales associées à des DCP ancrés ne s'est cependant produit qu'en Guadeloupe, Martinique et à une échelle plus réduite à Curaçao (Antilles néerlandaises) à partir du milieu des années 1990 (Doray *et al.*, 2002b). Les pêcheries DCP représentent actuellement une activité majeure des filières halieutiques de ces 3 îles. L'exemple des Antilles françaises a commencé à se diffuser dans les îles voisines de Ste Lucie, la Dominique et St Kitts qui voient se développer des pêcheries commerciales associées à des DCP ancrés. Le développement de la pêche associée aux DCP ancrés dans les autres îles des Petites Antilles est encore très limité mais tous les pays de la zone manifestent un intérêt croissant pour cette méthode de pêche. (Doray *et al.*, 2002b).

### **1.3.2.2. Historique du développement de la pêche associée aux DCP ancrés en Martinique**

Les DCP ancrés ont été introduits en Martinique dans le but de favoriser un redéploiement de la pêche vers les ressources pélagiques du large. Les objectifs de ce redéploiement étaient de réduire l'effort de pêche sur les ressources du plateau insulaire fortement exploitées (Gobert, 1991) en évitant l'extension des zones de pêche en particulier dans les ZEE voisines, de préserver le plus haut niveau d'emploi dans le secteur pêche et de tenter d'améliorer les revenus des professionnels de la pêche (Reynal *et al.*, 2000).

Entre 1982 et 1989, une quinzaine de DCP ont été ancrés par l'Ifremer entre 320 et 600 m de fond tout autour de l'île. En 1993, après analyse des résultats de cette première expérience et de ceux obtenus lors de l'introduction de DCP dans l'île française voisine de Guadeloupe à la même époque, 16 nouveaux DCP ont été mouillés en Martinique par l'Ifremer et le Comité des Pêches. Ces dispositifs ont été mouillés à des profondeurs plus importantes (>1000 m) que les précédents, majoritairement près de la côte sous le vent (Caraïbe) de l'île.

La pêche au « bidon », une technique de pêche de sub-surface utilisée traditionnellement en Guadeloupe pour pêcher de gros albacores sur des hauts fonds et qui avait été adaptée avec succès dans cette île autour des DCP ancrés a également été présentée aux pêcheurs martiniquais à cette époque. **C'est l'adoption par les pêcheurs professionnels martiniquais de cette nouvelle technique de pêche qui marqua le début du développement de la pêche associée aux DCP en Martinique.**

Le déploiement et la gestion des parcs de DCP ont été à l'origine assumés en Martinique par les collectivités locales. Les DCP étaient donc des dispositifs collectifs auxquels tous les pêcheurs professionnels déclarés ont accès (DCP « publics »). Le Comité des Pêches a pris en charge la gestion des DCP pour la première fois en 1996. Plusieurs déploiements de dispositifs ont été financés sur fonds publics (44 en 1996 et 1997, 10 en 2000, 44 en 2001 et 2003). Depuis la fin des années 90, certains pêcheurs posent et entretiennent leurs DCP eux-mêmes, s'associant parfois à plusieurs pêcheurs d'une même commune ou de communes voisines. Quelques uns posent des DCP très au large (jusqu'à 100 km) pour s'assurer d'une utilisation exclusive du dispositif.

La généralisation de l'usage de ces DCP « privés » a été suscitée par la faible longévité des dispositifs employés. Ceux-ci étaient de type « léger », afin de permettre une fabrication à moindre coût et des déplacements aisés lors de la phase expérimentale d'implantation (Guillou *et al.*, 2000) (Figure 11). Cependant, ils étaient saisonnièrement immergés lors d'épisodes de forts courants, ce qui entraînait un taux élevé de disparition de ces dispositifs (Doray *et al.*, 2002d). Du fait de la faible longévité des DCP, de l'absence de suivi des DCP publics et de la non-déclaration des DCP privés, il est difficile d'estimer le nombre et la localisation des DCP autour de la Martinique. On peut cependant considérer que 30 DCP est une moyenne assez conservative du nombre de DCP présents autour de l'île depuis le début des années 2000. D'après des enquêtes non exhaustives réalisées par l'Ifremer entre 1998 et 2002, 42% des DCP seraient situés à moins de 10 MN de la côte, 42% entre 10 et 20 MN et 16% à plus de 20 MN (Reynal *et al.*, sous presse-a).

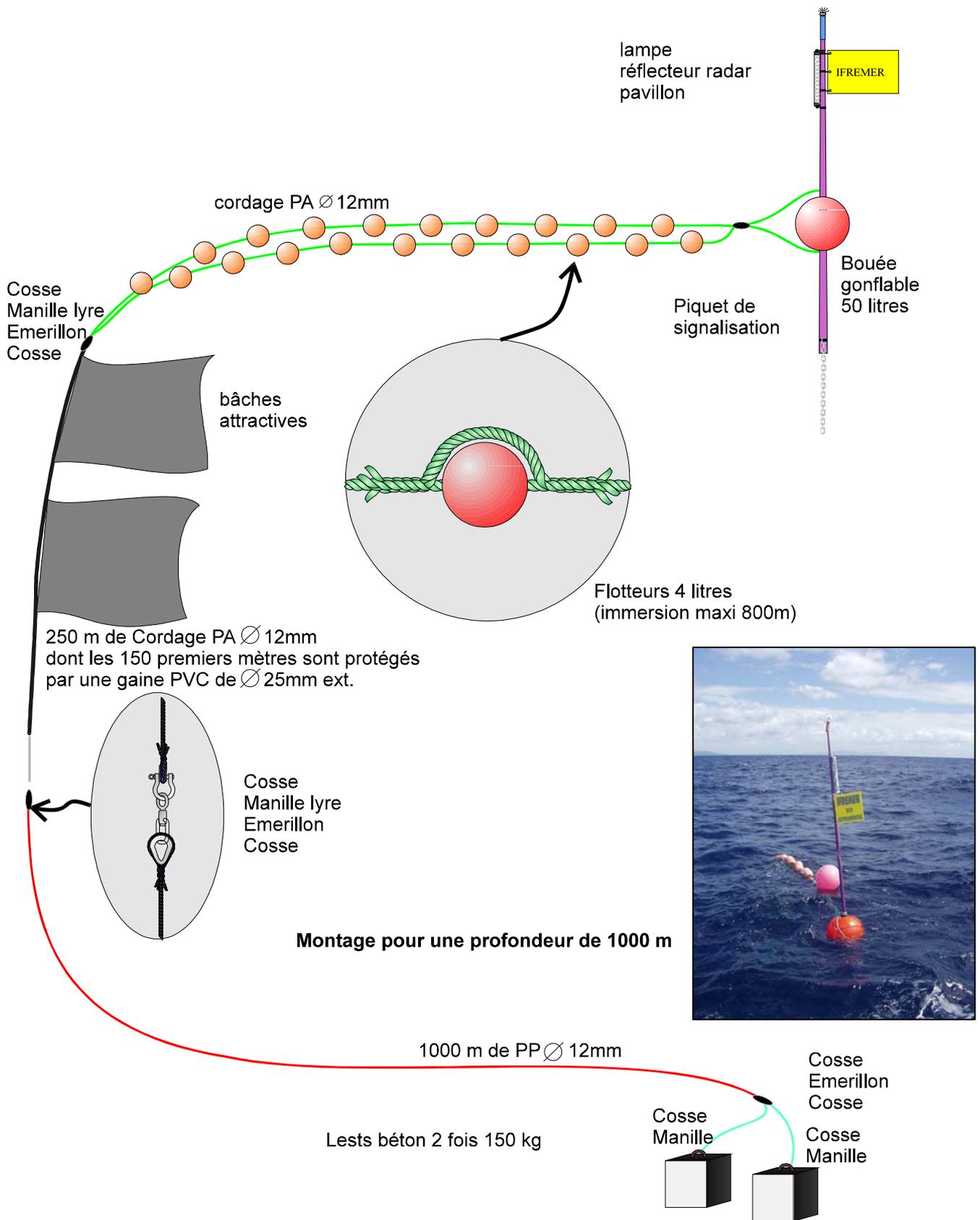


Figure 11. Plan du type de DCP léger développé en Martinique (tiré de Guillou et al., 2000). En médaillon, un DCP ancré côtier en Martinique.

### 1.3.2.3. *L'exploitation halieutique des DCP ancrés en Martinique*

- **Origine des données**

Il n'existe pas aux Antilles Françaises de système de collecte de données statistiques permettant d'évaluer dans sa globalité l'activité halieutique autour des DCP ancrés. Les données utilisées ici ont été récoltées par l'Ifremer lors d'enquêtes réalisées de mai 1998 à mai 2002, sur quelques points de débarquement (Doray *et al.*, 2002a). Ces données ont été récoltées de façon opportuniste et ne sont pas représentatives de la pêche associée aux DCP ancrés en Martinique au sens statistique du terme. Elles ne fournissent que des tendances générales sur cette activité.

- **Techniques et stratégies de pêche**

Les pêcheurs artisans martiniquais utilisent traditionnellement des « yoles », embarcations non pontées de 7 m équipées d'un moteur hors-bord de 110 CV en moyenne (Figure 12) embarquant généralement 2 pêcheurs (Doray *et al.*, 2002d).



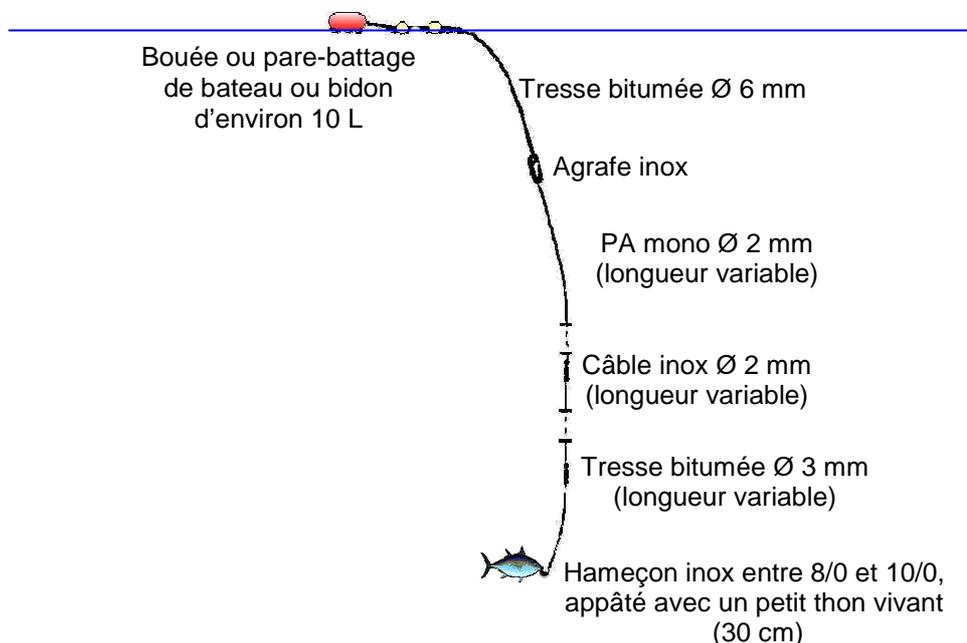
**Figure 12. Yoles martiniquaises autour d'un DCP ancré.**

Les sorties de pêche débutent généralement très tôt le matin, peu avant le lever du soleil (5h10 en moyenne) et durent en moyenne 6h.

Les pêcheurs martiniquais utilisent deux types d'engin autour des DCP ancrés : des lignes de traîne (de surface et de sub-surface) et des « bidons » (Reynal *et al.*, sous presse-b).

La traîne de surface est généralement constituée d'une ligne de 60 à 130 m en monofilament fin lestée ou non au moyen de câble. Cette ligne est en général munie d'un hameçon (parfois 2) et est utilisée pour capturer les petits thonidés en surface, les dorades coryphènes et certaines carangues. La traîne de fond est constituée d'une ligne plus longue (entre 80 et 250 m) lestée par l'emploi de câble ou du fil de fer (50 à 150 m) et/ou de plombs (500 g). Il est fréquent que ces lignes aient plusieurs hameçons (jusqu'à 6). La traîne profonde est utilisée pour la pêche des thonidés de taille plus importante (>2kg). Les lignes de traîne de fond ou de surface sont appâtées avec un leurre artificiel. Chaque embarcation peut traîner simultanément 1 à 3 lignes (en général 1 par pêcheur embarqué).

La « pêche au bidon » consiste à lâcher en dérive en amont du courant une ligne de 20 à 200 m de long accrochée à un flotteur (à l'origine un bidon, d'où le nom) équipée d'un hameçon unique appâté en général avec un petit thon vivant (30 cm LF) (Figure 13). Cette technique permet de capturer des albacores et marlins bleus de grande taille (>100 cm LF) (Taquet *et al.*, 2000b; Reynal *et al.*, sous presse-b).



**Figure 13. Exemple de montage de "bidon" (adapté de Taquet *et al.*, 2000).**

Les lignes de traîne sont mises en œuvre en arrivant à proximité du DCP. L'embarcation tourne autour du dispositif en traînant ses lignes dans une zone ellipsoïdale de 1.6 km<sup>2</sup> (ellipse de 2 100 m sur 1 400 m en moyenne) orientée dans le sens du courant (Reynal *et al.*, sous presse-b). Dès les premières prises de thonidés juvéniles, les « bidons » sont appâtés et placés en amont du DCP par rapport au courant. Ils sont récupérés en aval du DCP ou dès qu'une prise est observée (Doray *et al.*, 2002d). La zone prospectée par les bidons en dérive a une superficie de 2.6 km<sup>2</sup> (ellipse de 2 900 m sur 1 200 m orientée dans l'axe du courant) (Reynal *et al.*, sous presse-b). Une même embarcation met à l'eau en moyenne 1 à 14 bidons (moyenne : 4) simultanément, en fonction du nombre de pêcheurs présents autour du DCP (Doray *et al.*, 2002d) et surtout du nombre de petits thons capturés à la traîne pour servir d'appât vivant sur les bidons.

- **Effort de pêche et production**

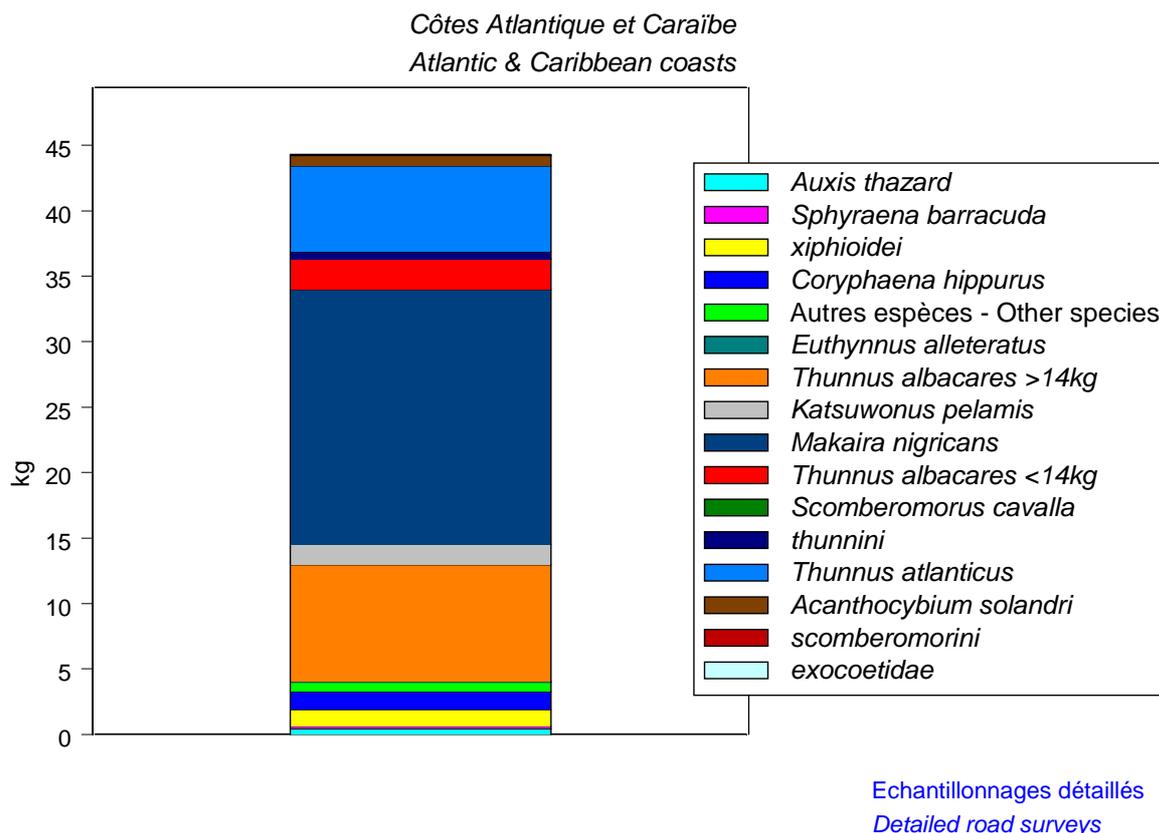
Doray et Reynal (2003) ont tenté de standardiser l'effort de pêche exercé autour de DCP ancrés en Martinique à l'aide de modèles linéaires généralisés (GLM). Il ressort de cette étude que le paramètre d'effort de pêche qui explique le plus de variabilité dans les captures est l'utilisation ou non de bidon. Dans cette étude, l'usage de bidon est corrélé positivement avec les captures par sortie. Cette analyse a également mis en évidence l'influence d'un effet saisonnier sur les captures par sortie. Le temps de sortie (6 heures en moyenne, écart type : 3 heures) ou le temps de pêche effectif obtenu en soustrayant le temps de transit vers le DCP (4h50, écart type : 2h30) n'ont pas d'effet significatif sur les captures par sortie.

Les fortes captures par sortie sont en effet liées à la capture au bidon d'albacores ou de marlins de grande taille, qui n'est pas nécessairement fonction du temps passé autour du DCP mais principalement de la disponibilité de l'appât, du montage des lignes, de la présence ou non de ces grands prédateurs et d'un facteur chance important. Le coefficient

de variation très fort des captures réalisées au bidon traduit la forte part d'aléatoire inhérent à ce type de pêche (Doray *et al.*, 2002a).

Les captures moyennes par sortie DCP s'élevaient à 44 kg pour les opérations de pêches échantillonnées entre mai 1998 et mai 2002.

Trois espèces constituent l'essentiel des débarquements échantillonnés : le marlin bleu (44 %), les gros albacores (plus de 14 kg) (20 %) et le thon noir (15 %). Viennent ensuite par ordre d'importance, les petits albacores (5% des débarquements), le listao (4 %), les autres istiophoridés (4%), la dorade coryphène (3 %) et le thazard bâtard *A. solandri* (2 %) (Figure 14).

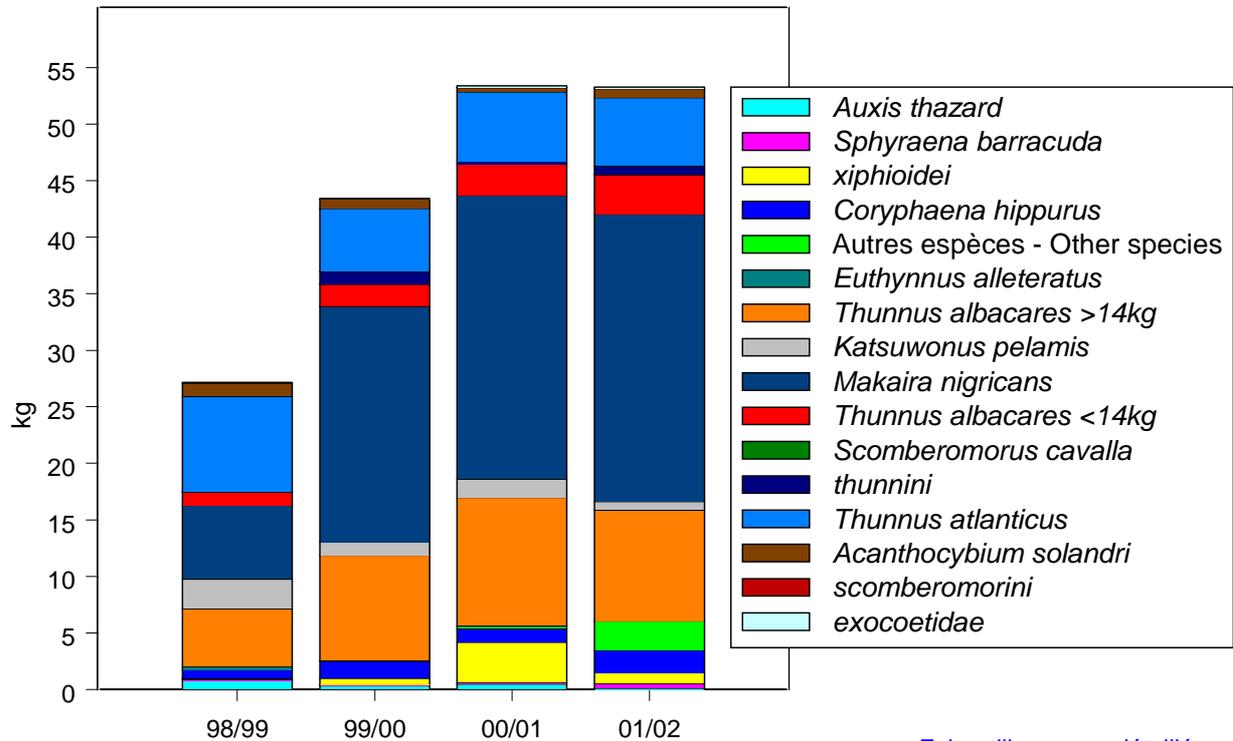


**Figure 14. Composition spécifique des captures moyennes par sortie autour de DCP ancrés en Martinique de mai 1998 à mai 2002.**

Les captures moyennes totales par sortie ont augmenté de 25 kg à 53 kg/sortie de 1995 à 2002 consécutivement à l'augmentation des prises au bidon de marlin bleu et d'albacores de grande taille (Figure 15). Ce changement de composition spécifique traduit le changement de stratégie de pêche qui s'est opéré à partir du milieu des années 90 en Martinique. Les pêcheurs se sont ainsi progressivement appropriés la pêche au bidon qui est maintenant devenue le type de pêche principal pratiqué autour des DCP ancrés.

**On peut estimer très grossièrement les captures annuelles réalisées autour de DCP ancrés en Martinique à environ 2 000 tonnes**, à partir des rendements moyens par sortie et d'une estimation du nombre moyen de sorties réalisées autour de DCP.

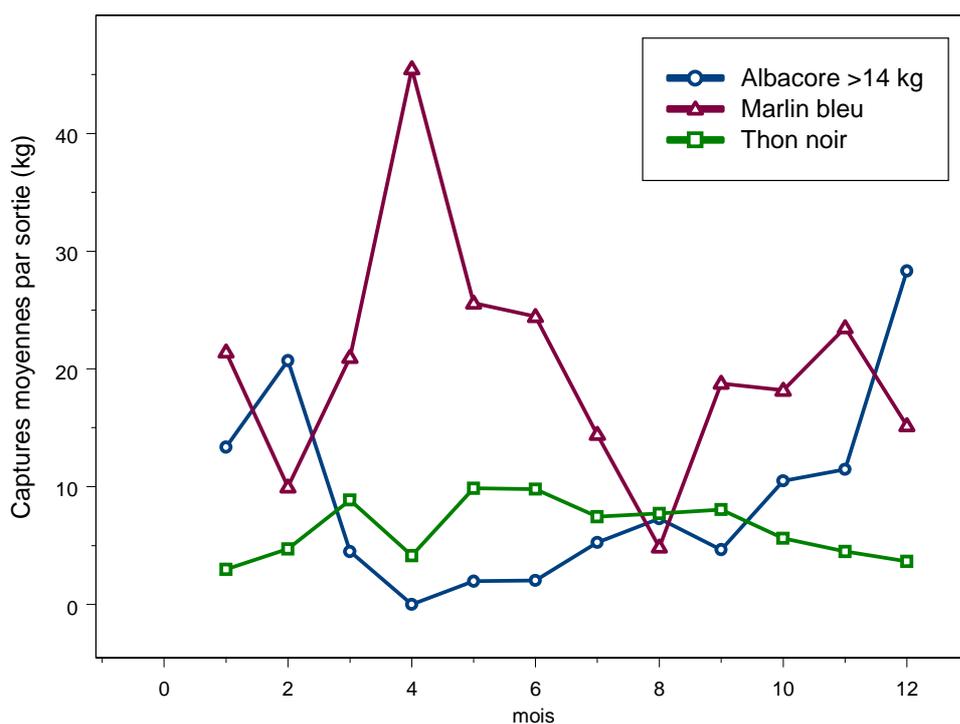
Côtes Atlantique et Caraïbe  
Atlantic & Caribbean coasts



Echantillonnages détaillés  
Detailed road surveys

**Figure 15. Evolution de la composition spécifique des captures moyennes autour de DCP ancrés en Martinique de 1998 à 2002.**

Parmi les 3 espèces les plus abondantes dans les captures, les captures de marlin bleu et de thon jaune présentent une saisonnalité assez marquée (Figure 16). Le pic des captures de gros albacores est observé entre décembre et février, suivi par un pic de captures de marlin bleu de mars à juin (Reynal *et al.*, sous presse-a). Les captures de thon noir semblent assez régulières toute l'année.



**Figure 16. Saisonnalité des 3 principales espèces dans les captures moyennes par sortie autour de DCP ancrés en Martinique.**

Comme dans la majorité des pêcheries DCP (Fréon et Dagorn, 2000), la structure en âge des captures réalisées autour des DCP ancrés en Martinique est caractérisée par une large proportion de juvéniles (79%) (Tableau 12) (Doray *et al.*, 2002d).

**Tableau 12. Proportion du nombre des juvéniles dans les captures de la pêche associée aux DCP ancrés. Martinique, 1998-2001.**

Espèces	Pêche associée aux DCP	
	Taille de l'échantillon	% de juvéniles
<i>Euthynnus alletteratus</i>	124	100%
<i>Katsuwonus pelamis</i>	1106	88%
<i>Thunnus albacares</i>	565	85%
<i>Thunnus atlanticus</i>	2661	75%
<i>Coryphaena hippurus</i>	88	74%
<i>Sphyraena barracuda</i>	36	42%
<i>Acanthocybium solandri</i>	71	38%
<i>Istiophoridae</i>	32	34%
<i>Scomberomorus cavalla</i>	4	25%
<i>Makaira nigricans</i>	74	8%
<i>thunnini</i>	2	0%
<b>TOTAL</b>	<b>4763</b>	<b>79%</b>

Ces juvéniles, dont l'effectif est constitué essentiellement d'albacores et de thons noirs de très petite taille (30 cm), sont capturés à la traîne pour appâter les bidons. Les poissons capturés avec les bidons sont en revanche majoritairement adultes, mais leur effectif est beaucoup moins élevé que celui des thons juvéniles capturés à la traîne.

- **Impact sur les stocks du développement de la pêche associée aux DCP ancrés en Martinique**

Il est difficile d'évaluer l'impact du développement de la pêche associée aux DCP ancrés en Martinique sur les stocks, du fait de l'absence de statistiques de pêche.

Les estimations des captures d'albacore réalisées par les pêcheurs artisans martiniquais sont très faibles comparées à la biomasse estimée du stock (Doray *et al.*, 2002b). L'absence d'évaluation du stock de thon noir et l'abondance des juvéniles dans les captures laisse planer un doute sur l'impact de la pêche associée aux DCP sur ce stock, particulièrement si des pêcheries DCP devaient se développer dans l'ensemble des îles exploitant ce stock partagé.

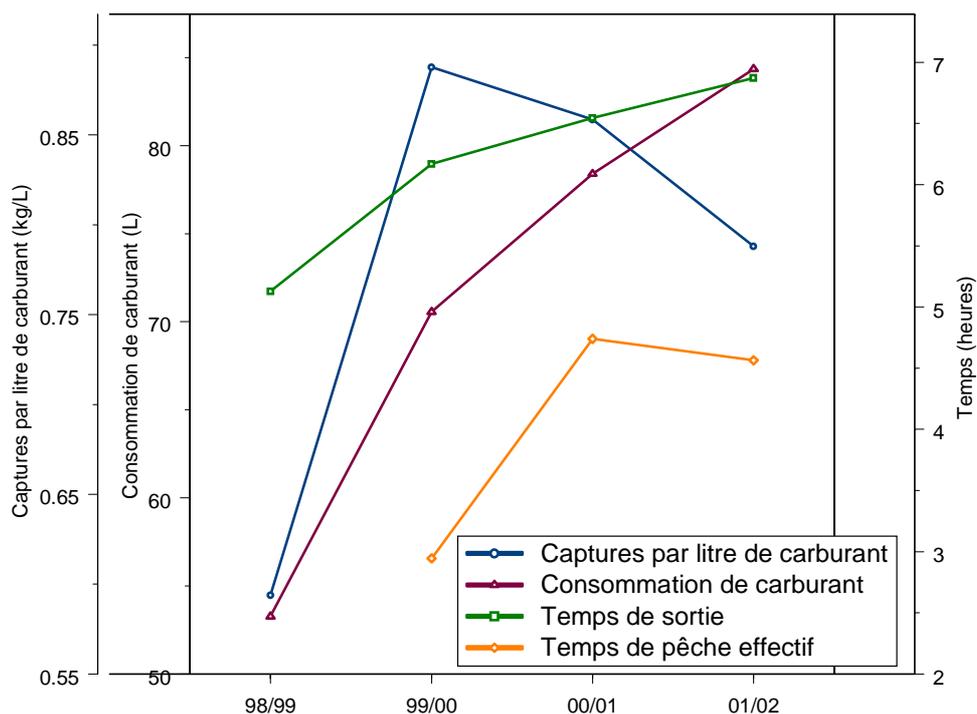
Le stock de marlin bleu est considéré par l'ICCAT comme largement surexploité, mais de nombreuses incertitudes, concernant le niveau réel des captures et l'écologie de l'espèce, pénalisent la précision de l'évaluation de ce stock (ICCAT, 2001). Les captures de marlin bleu enregistrées autour de DCP ancrés en Martinique par l'Ifremer sont significatives relativement à l'estimation de la Production Maximale Equilibrée (PME) du stock, mais ne sont pas prises en compte dans les évaluations du fait de l'absence de statistiques de pêche officielles. Les marlins bleus capturés autour de DCP ancrés en Martinique sont néanmoins majoritairement adultes.

#### **1.3.2.4. Impact socio-économique du développement de la pêche associée aux DCP ancrés**

Les captures réalisées autour de DCP ancrés sont généralement vendues directement par le pêcheur à des particuliers sur le marché local, très demandeur en produits de la mer (Doray *et al.*, 2002b).

La consommation en carburant est le premier poste de dépense des pêcheurs artisans antillais (P. Gervain, comm. pers.). Le rapport entre la production par sortie et la consommation de carburant peut ainsi être utilisé comme un indice de productivité économique de la pêche associée aux DCP ancrés en Martinique (Figure 17).

Le temps de pêche effectif, après avoir augmenté en 1999/2000 et 2000/2001, a diminué en 2001/2002, alors que la durée totale des sorties a augmenté sur toute la période. Ce résultat traduit probablement l'augmentation de la distance à la côte des DCP, qui entraîne une augmentation du temps de transit sans augmentation du temps de pêche effectif. Cette tendance induit une augmentation des consommations de carburant proportionnelle à l'augmentation de la durée des sorties. Cette consommation de carburant accrue n'est cependant pas compensée par l'augmentation des captures réalisées : le rendement par litre de carburant diminue donc depuis la saison 1999/2000. La rentabilité de la pêche associée aux DCP semble donc diminuer avec la généralisation des DCP privés et l'augmentation des temps de transit.



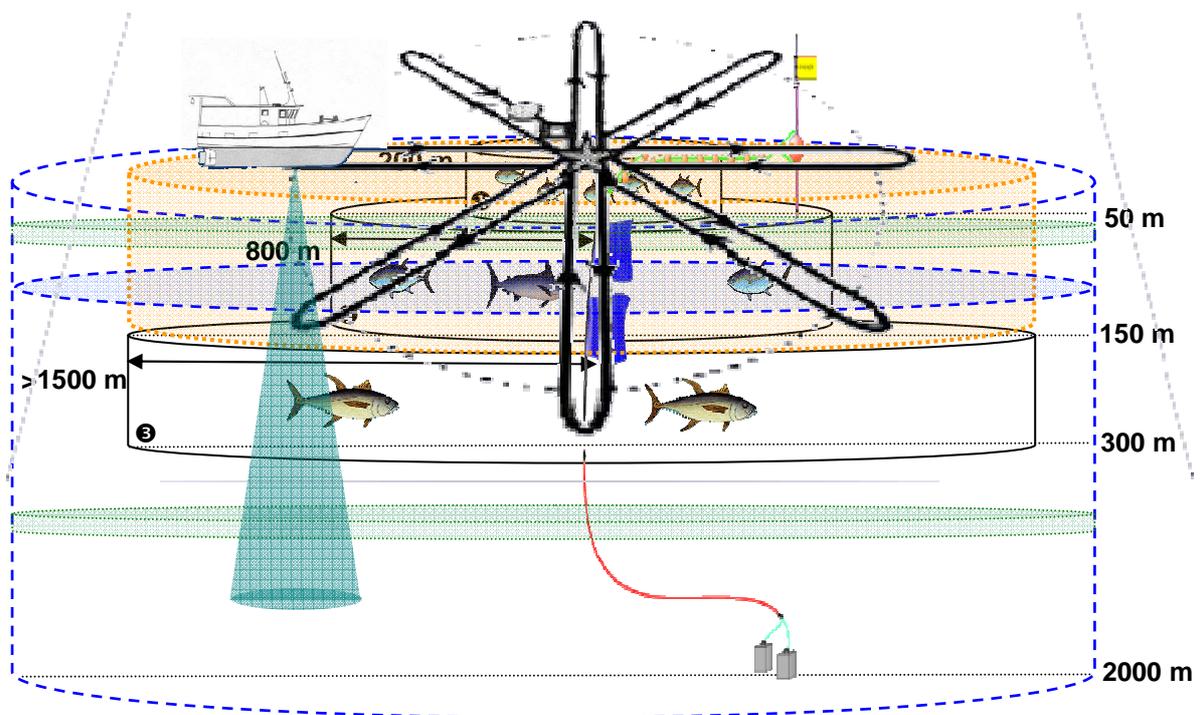
**Figure 17. Evolution des durées de sortie, temps de pêche, consommations de carburant et productivité économique de la pêche associée aux DCP ancrés en Martinique.**

L'impact socio-économique de la pêche associée aux DCP ancrés ne peut cependant pas être évalué de façon rigoureuse et chiffrée, faute de statistiques de pêche et d'étude économique récente de la filière. Il semble que cette nouvelle pêche ait permis l'émergence d'une nouvelle génération de jeunes pêcheurs qui exploitent essentiellement les DCP ancrés et une redynamisation du secteur pêche, notamment dans la zone Nord Caraïbe où elle était en déclin. Mais l'augmentation des consommations de carburant, que ne compense plus l'augmentation des captures depuis 2000, indique une baisse de productivité économique de cette activité.

### 1.3.2.5. Conclusions

- L'utilisation de DCP permet aux pêcheurs artisans des Petites Antilles de concentrer des poissons pélagiques peu abondants et dispersés dans des zones suffisamment proches des côtes pour permettre leur exploitation.
- Les techniques de pêche utilisées traditionnellement dans la zone exploitent les couches proches de la surface. L'adaptation ou l'introduction de nouvelles techniques de pêche de sub-surface (palangre à Grenade, bidon dans les pêcheries associées aux DCP ancrés) a permis le développement de pêcheries pélagiques nouvelles.
- La pêche associée aux DCP ancrés est actuellement bien développée en Guadeloupe, en Martinique et à Curaçao mais commence à se diffuser dans les îles voisines des Petites Antilles.
- Les captures par sortie de la pêcherie associée aux DCP ancrés en Martinique ont doublé de 1995 à 2002, avec le développement rapide de la pêche au bidon en sub-surface.
- Les principales espèces débarquées en tonnage sont les marlins bleus adultes, les albacores adultes et juvéniles et les thons noirs juvéniles.
- La proportion de juvéniles est importante dans les captures DCP en Martinique (79%) du fait de l'utilisation de petits thonidés pour appâter les engins de sub-surface destinés à capturer des grands poissons prédateurs adultes.
- Les captures importantes de marlin bleu relativement à la PME estimée pour le stock et la forte proportion de thons noirs juvéniles pourraient devenir préoccupantes en cas de généralisation du développement des DCP ancrés dans l'ensemble de la zone des Petites Antilles
- La rentabilité de la pêche associée aux DCP ancré en Martinique semble décroître avec l'augmentation de la distance des DCP à la côte

## CHAPITRE 2. Etude *in-situ* du système [DCP ancré - macronecton - environnement - pêche] : les campagnes DAUPHIN



## 2.1. Introduction

La première partie de ce chapitre présente les réflexions sur les questions d'échelles qui ont présidé à la conception des campagnes DAUPHIN. L'étude de systèmes complexes tel que le système [DCP ancré - macronecton -environnement- pêche] en Martinique nécessite une représentation conceptuelle du système. Cette représentation doit synthétiser les connaissances existantes sur la structure et la dynamique des différents éléments. C'est à partir de cette représentation théorique que sont définies les échelles et méthodes d'observation, en fonction des questions posées et des moyens disponibles. La théorie de la hiérarchie (Allen et Starr, 1982; O'Neill *et al.*, 1986; Ahl et Allen, 1996) offre un cadre conceptuel intéressant pour aborder l'étude des systèmes complexes et notamment leur représentation.

Nous présenterons dans un premier temps les fondements de cette théorie et l'appliquerons pour hiérarchiser le système étudié. A partir de cette représentation, nous présenterons les méthodes d'observation retenues pour étudier chacun des compartiments du système et discuterons de l'adéquation entre échelles conceptuelles et échelles d'observation. Nous présenterons enfin les outils employés pour observer le système et discuterons l'adéquation entre les échelles des phénomènes et les échelles d'observation.

Les méthodes employées et les résultats de la collecte de données lors des campagnes DAUPHIN seront présentés dans la deuxième partie de ce chapitre.

## 2.2. Hiérarchisation du système étudié et méthodes d'observation

### 2.2.1. La théorie de la hiérarchie

#### 2.2.1.1. L'observateur au cœur de la démarche scientifique

La théorie de la hiérarchie (Allen et Starr, 1982; Ahl et Allen, 1996) est un « dialecte » de la théorie des systèmes (von Bertalanffy, 1968) qui met l'accent sur l'importance de l'observateur dans la démarche scientifique. Cette théorie propose un cadre épistémologique intéressant : le monde réel est simplement ce qu'il est, un flot dynamique constant qui produit des dynamiques externes étrangères à toute notion de but, de fonction ou de description. L'observateur n'a pas accès au réel directement mais au travers du filtre de ses moyens d'observation (Haury *et al.*, 1978; Ahl et Allen, 1996). La description qu'il donne du réel est basée sur des observations filtrées et se développe au sein d'un paradigme scientifique dominant (Kuhn, 1962). Afin d'étudier le flot dynamique du réel, l'observateur adopte une démarche hiérarchique qui s'articule en cinq étapes successives (Ahl et Allen, 1996) :

1. formuler une **question** ;
2. découper le système étudié en **entités conceptuelles hiérarchisées** ;
3. observer le système, préciser les contours des entités empiriques et noter leur dynamique temporelle ou « **comportement** » ;
4. sélectionner un ou plusieurs « **phénomènes** » i.e. des comportements utiles pour répondre à la question posée ;
5. **modéliser le phénomène** i.e. les interactions entre les entités du système qui contribuent au phénomène étudié. La modélisation du phénomène permet de répondre à la question initiale en reproduisant non seulement les dynamiques déjà observées mais également en prédisant les évolutions futures du phénomène.

Le processus d'observation débute avec la formulation de la question initiale, qui oriente et structure le processus d'observation en imposant les entités conceptuelles et leur rôle (Ahl et Allen, 1996). Nous allons préciser dans la suite de ce chapitre les étapes de l'analyse hiérarchique initiées par la formulation de cette question.

### 2.2.1.2. Hiérarchisation d'un système

- **Hiérarchie et complexité**

Le fait que les systèmes complexes étudiés couramment dans de nombreuses disciplines scientifiques soient généralement utilement décrits sous la forme de structures hiérarchisées, voire imbriquées est à la base de la théorie de la hiérarchie. Dans ce contexte, tout système doit être hiérarchisé pour pouvoir évoluer vers plus de complexité : le système résout sa complexité en se structurant hiérarchiquement (Allen et Starr, 1982; O'Neill *et al.*, 1986; Auger, 1990a; Auger, 1990b; Auger, 1993). La hiérarchie entre les entités est établie par rapport au sujet principal de l'étude et donc à la question posée. La complexité de la représentation découlerait donc ici, non pas du monde extérieur, mais de la façon dont les problèmes ont été posés (Ahl et Allen, 1996).

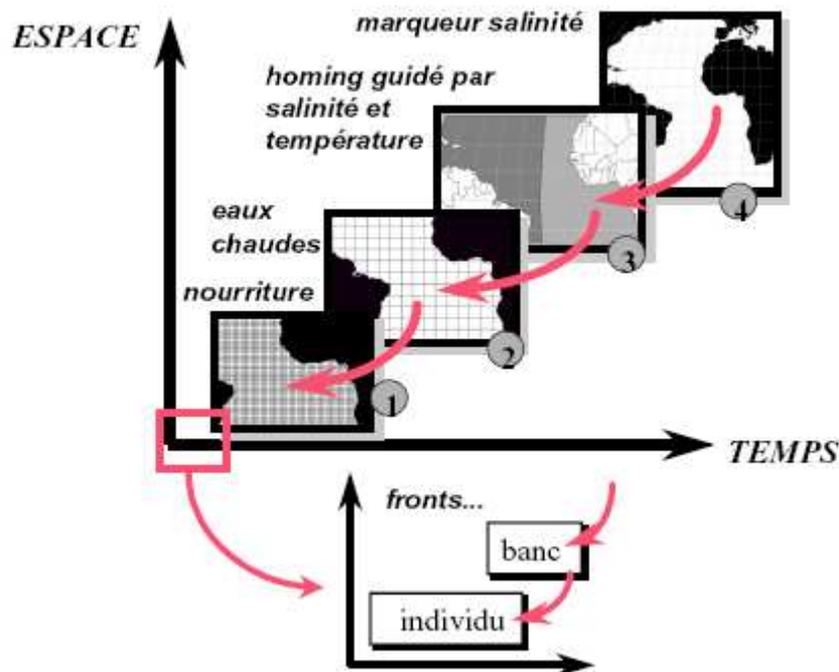
- **Définition des éléments du système : les holons**

**Chaque élément du système, appelé « holon » (Koestler, 1967), est à la fois un tout composé de holons de niveaux hiérarchiques inférieurs et une partie d'un holon de niveau supérieur.** Le comportement d'un holon est limité à la fois par les capacités des holons le composant et par les contraintes qui sont exercées à ses limites par les holons de niveau supérieur. Par exemple, un banc de thon ne pourra pas se déplacer plus vite que le plus lent des individus le composant et sera soumis dans le même temps aux contraintes physiques et trophiques des masses d'eaux qu'il traverse.

Pratiquement, le rôle de l'observateur est d'établir des limites entre les holons et de définir une hiérarchie entre eux. Les holons peuvent être définis de façon plus ou moins conceptuelle. Ahl et Allen (1996) distinguent ainsi **les holons « définitionnels » qui précèdent les observations et les holons « empiriques » qui procèdent des observations.** Le critère adopté par Ahl et Allen (1996) afin de définir les limites des holons au sein du flux continu du réel est le caractère récurrent du phénomène auquel l'entité se rapporte. En d'autres termes, même si presque tous les phénomènes biologiques sont stochastiques, on peut considérer qu'**en moyenne**, la majorité des individus impliqués dans un processus suit un même schéma déterministe (Okubo *et al.*, 2001). L'entité à laquelle se rapporte ce schéma déterministe moyen est généralement utilement définie comme un holon.

- **Hiérarchie et échelles des processus**

**L'échelle spatio-temporelle des holons est étroitement liée à leur position hiérarchique dans le système**, particulièrement dans le cas des systèmes imbriqués très souvent décrits en biologie (un banc composé de thons qui sont eux même composés de cellules, composées elles mêmes d'atomes etc... est un système imbriqué). Les holons occupant un espace réduit sont typiquement caractérisés par des dynamiques temporelles à fréquence élevée, au contraire des holons plus étendus spatialement, qui sont caractérisés par des dynamiques temporelles de fréquence plus basse (Ahl et Allen, 1996). Dans la même optique, les niveaux microscopiques sont caractérisés par des interactions fortes entre leurs éléments et les niveaux macroscopiques par des interactions faibles (Maury, 1998). Cette hiérarchisation des échelles spatio-temporelles au sein des systèmes biologiques complexes a été décrite et schématisée dans le cas de la population d'albacore de l'Atlantique par Maury (1998) (Figure 18).



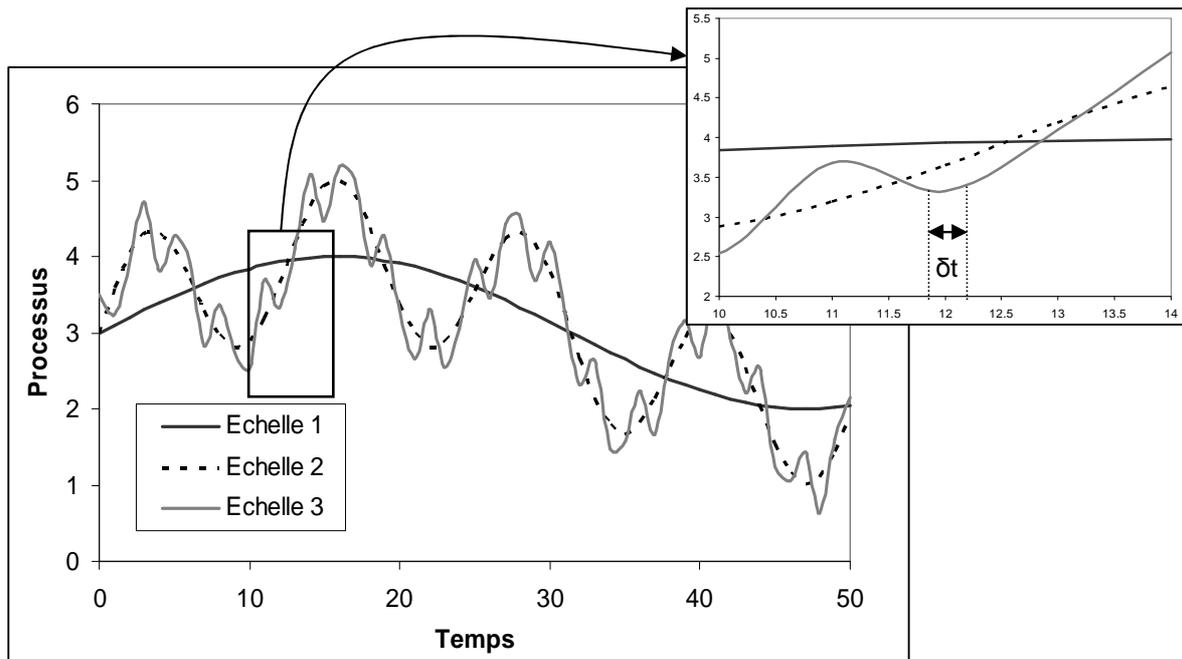
**Figure 18. Représentation schématique de l'organisation spatio-temporelle hiérarchique de la population d'albacores dans l'Océan Atlantique Tropical. Le niveau 4 correspond à l'aire de répartition maximale de la population ; le niveau 3 correspond aux migrations reproductives Ouest-Est ; le niveau 2 correspond aux déplacements saisonniers Nord-Sud de la population ; le niveau 1 correspond à la dynamique des concentrations ; les échelles plus locales concernent la dynamique des bancs et des individus (d'après Maury, 1998).**

Cette figure illustre la relation directe existant entre l'échelle spatiale d'un phénomène et son échelle temporelle, ou « temps caractéristique ». Elle permet également de situer notre échelle d'étude dans le cadre hiérarchique plus large d'une population de thon distribuée à l'échelle de l'Atlantique. **Notre étude à l'échelle des DCP se situe au niveau des « échelles locales », qui concernent la dynamique des bancs et des individus.**

- **Relations entre les échelles**

- **Les surfaces, interfaces inter-échelles**

Les zones où les interactions sont les plus variables i.e. où les gradients de matière, d'énergie ou d'information sont les plus forts, sont nommées « **surfaces** ». Elles isolent partiellement les holons de l'extérieur en jouant le rôle d'un filtre, qui amortit et ralentit les perturbations et laisse passer et intègre l'information utile. Les surfaces jouent ainsi un rôle crucial car elles permettent de préserver l'intégrité des unités de niveau inférieur (Ahl et Allen, 1996). Un holon particulier du système ne perçoit donc pas celui-ci dans toute sa complexité, mais seulement via un certain nombre de variables globales, produites par l'intégration de quelques sous-systèmes (Frontier *et al.*, 1993). **C'est l'existence de cette relative autonomie des niveaux d'organisation successifs qui permet l'étude quasiment autonome d'une dynamique se produisant à un niveau donné.** Les dynamiques se produisant à des échelles plus fines peuvent ainsi être lissées ou négligées et les dynamiques se produisant à des échelles plus larges peuvent être prises en compte comme de simples tendances (Auger, 1993) (Figure 19).



**Figure 19. Schématisation de l'imbrication des échelles et de leur relative indépendance. En se plaçant à une échelle large adaptée à l'étude de l'échelle 1, la dynamique de l'échelle 3 peut être lissée et négligée. En se plaçant à une échelle fine adaptée à l'étude de la dynamique 3 sur  $\delta t$ , la contribution de la dynamique 1 peut être réduite à une simple tendance (adapté de Maury, 1998).**

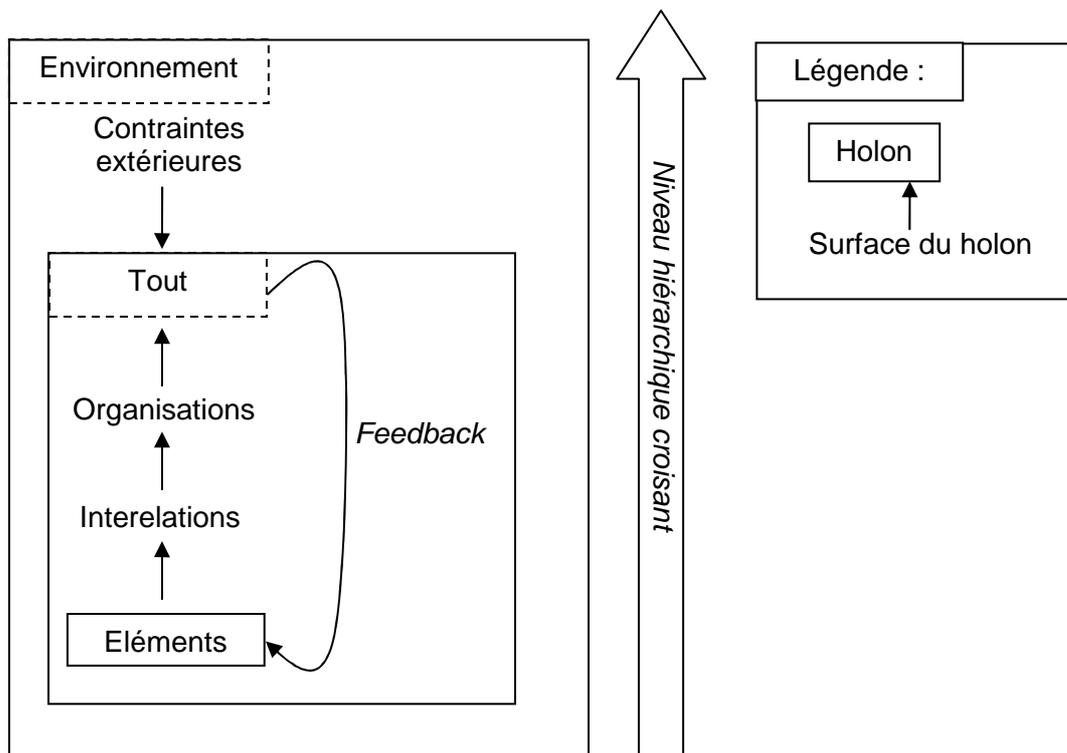
Une dynamique pourra ainsi être modélisée à une échelle donnée, mais le modèle obtenu ne pourra s'appliquer que dans le domaine spatio-temporel restreint pour lequel les approximations faites sur les dynamiques des niveaux inférieurs et supérieurs sont valables (Auger, 1993; Ahl et Allen, 1996).

### ➤ **La question de l'émergence**

L'assertion « **le tout est plus que la somme des parties** » (Morin, 1977) a souvent été exprimée dans l'histoire des idées. Elle traduit le fait qu'une propriété caractéristique d'un holon peut apparaître comme non déductible des propriétés connues des holons de niveaux hiérarchiques inférieurs qui le composent (Allen et Starr, 1982). Cette propriété nouvelle est qualifiée de **propriété émergente** (Allen et Starr, 1982; Auger, 1993). Par exemple, modéliser la dynamique d'une agrégation de thons autour d'un DCP à partir des comportements individuels qui ont été décrits par marquage paraît actuellement difficile (cf. § 1.2 et Holland, 1996). **L'agrégation des thonidés autour de DCP est donc un phénomène émergent.**

L'émergence d'un phénomène provient souvent d'un manque de données sur les holons de niveau inférieur (Allen et Starr, 1982) qui ne permet pas de « reconstruire » les **interrelations** (Morin, 1977) qui se sont établies entre ces holons et ont abouti à l'émergence d'une propriété nouvelle au niveau supérieur. C'est manifestement le cas du phénomène d'agrégation des thonidés autour de DCP, pour lequel les relations entre individus sont très peu connues. Cette absence de connaissances sur les relations inter-individuelles semble ainsi empêcher de reproduire les caractéristiques d'une agrégation à partir des comportements individuels observés depuis une vingtaine d'années.

Le tout exerce de plus un effet retour ou « feedback » sur ses parties constitutives, au travers duquel se font sentir notamment les contraintes extérieures qui sont filtrées par la surface du tout (Figure 20).



**Figure 20. Représentation schématique des relations entre parties, tout et environnement d'un système (adapté de Morin, 1977).**

Dans la figure ci-dessus, le système est hiérarchisé par rapport au point focal de l'étude : le tout. Le tout est soumis à deux effets opposés : un **effet « top down »** exercé sous forme de contraintes à sa surface par son environnement ou « **contexte** » (Allen et Hoekstra, 1992) et un **effet « bottom up »** exercé par les éléments qui le constituent via des interrelations et une organisation. Sans la contrainte exercée par les niveaux supérieurs, les interactions entre les parties du tout pourraient entraîner le système vers une infinité d'états. La trajectoire suivie par le tout ne serait pas prédictible. **C'est la contrainte exercée par le contexte et sa prise en compte dans le processus de modélisation qui rend le système prédictible (Allen et Hoekstra, 1992).** « *L'émergence sous-tend donc la notion de niveaux hiérarchiques différents, eux-mêmes liés à des échelles spatio-temporelles bien définies. L'analyse mathématique du transfert d'échelle passe par la prise en compte de deux niveaux d'échelle spatiale et/ou temporelle d'ordre de grandeur très différents (une échelle locale et une échelle globale)* » (Maury, 1998).

Une agrégation de thons autour d'un DCP est ainsi soumise à la résultante des interactions entre les thons qui la constituent et des contraintes de son environnement biotique et abiotique. Ces contraintes extérieures sont filtrées au travers de la surface de l'agrégation et influencent en retour les thons individuellement.

### **2.2.1.3. Etude du comportement du système hiérarchique et définition des phénomènes**

Jusqu'à présent, l'observateur a choisi et hiérarchisé le système étudié et défini les méthodes d'observations. Il est maintenant à même de mesurer certains paramètres décrivant le système et récolter ainsi la contribution du monde réel au processus d'observation. Cette contribution est évaluée en notant les changements structurels ou **comportement** des holons. L'observateur évalue ensuite les comportements observés en référence à son paradigme scientifique et à la question initiale, afin de sélectionner les comportements utiles dans le cadre de l'étude : **les phénomènes** (Ahl et Allen, 1996).

La caractérisation d'un phénomène dans un cadre hiérarchique nécessite deux ensembles de contraintes (Pattee, 1973).

Le premier ensemble est celui des « **lois** » (sensu Pattee, 1973) qui sont des contraintes régissant les **aspects dynamiques du phénomène** étudié. Elles sont imposées par le monde réel et restreignent le phénomène au domaine du possible. Elles sont donc inexorables, universelles et indépendantes des structures. Les lois sont indépendantes du protocole d'observation et définissent la fréquence du phénomène étudié (Ahl et Allen, 1996).

Le deuxième ensemble de contraintes est composé de « **règles** » (sensu Pattee, 1973) qui sont des contraintes locales décrivant les **aspects structuraux du phénomène** étudié. Les règles sont indépendantes de la fréquence du phénomène, dépendantes de sa structure, locales et arbitraires. Elles sont liées à l'observateur et au choix des protocoles d'observation. Elles restreignent le phénomène à ce que l'observateur est capable d'observer et à la manière dont il interprète l'observation du flot du réel (Ahl et Allen, 1996).

L'électron nous fournit un bon exemple de la nécessité d'employer une description duale afin de caractériser un phénomène. La prise en compte de toutes les propriétés empiriques de l'électron nécessite en effet de le décrire à la fois en termes de particule et d'onde. La description en terme d'onde témoigne de l'aspect dynamique de l'électron qui procède de lois. La description en terme de particule rend compte de la structure de l'électron, telle qu'observée empiriquement et procède de règles, liée à l'observateur et aux protocoles employés.

#### **2.2.1.4. Modélisation des phénomènes**

La nécessité d'une description duale des phénomènes apparaît lorsque différents niveaux d'organisation sont étudiés simultanément. La description duale répond à la nécessité contradictoire de décrire, d'une part, comment est survenue une réalisation particulière du phénomène et d'autre part quels sont les grands mécanismes qui sous-tendent le phénomène (Ahl et Allen, 1996).

La modélisation du phénomène tend à concilier ces deux approches en permettant de reproduire à la fois les structures observées et de prédire l'évolution de la structure du phénomène. Pour ce faire, **l'observateur choisit et modélise des interactions entre les holons du système, afin de reproduire et prédire le phénomène**. Dans ce cadre, la pertinence d'une définition ou d'un modèle est évaluée non pas à l'aune de sa « réalité » mais de son utilité, au sein du paradigme scientifique en vigueur (Ahl et Allen, 1996).

**La cohérence d'un système n'est ainsi que par les phénomènes d'interaction et ces phénomènes sont de toutes façons choisis par l'observateur en fonction de questions posées (Allen, 1987; Maury, 1998)**. Si le système étudié est une agrégation de thons par exemple, et que celle-ci vienne à se disloquer, les holons matériels qui composaient l'agrégation (i.e. les thons) vont subsister et ce sont les relations qui existaient entre eux qui vont disparaître en même temps que le système étudié.

Le modèle vise à reproduire les mécanismes d'agencement des holons de niveau inférieurs qui donnent naissance au phénomène. L'interprétation des structures prédictibles par le modèle fournit des informations sur les lois qui sous-tendent le phénomène et sur la fonction des holons de niveaux supérieurs. **La réponse à la question initiale sera donc également duale et traitera d'une part de la façon dont les niveaux hiérarchiques peuvent produire le phénomène observé et d'autre part de la fonction remplie par le phénomène en question au niveau hiérarchique supérieur** (Ahl et Allen, 1996).

Dans le même ordre d'idées, **l'étude dans un cadre hiérarchique de la dynamique des systèmes sous l'effet de perturbations extérieures** apporte un éclairage intéressant pour relier des changements structuraux à des dynamiques fonctionnelles. **Une perturbation extérieure forte entraîne le déclenchement de feedbacks positifs ou**

**négatifs au sein du système hiérarchique.** Les feedbacks négatifs tendent à stabiliser le système et à absorber la perturbation sans changement de structure. Les feedback positifs amplifient au contraire la perturbation jusqu'à mettre en cause la stabilité du système. Si l'action des feedbacks positifs l'emporte, le système passe d'abord par une phase d'excitation extrême, caractérisée par des phénomènes d'amplitude forte et de fréquence élevée (Ahl et Allen, 1996; Prigogine, 1996).

Le système peut alors suivre deux trajectoires distinctes : soit il s'effondre vers un niveau d'organisation plus faible (ex : le banc de thons qui se disperse), soit il s'effondre pour exhiber ensuite une nouvelle structure caractérisée par un niveau d'organisation supérieur. Cette nouvelle structure lui procure alors une plus grande capacité à faire face aux perturbations extérieures (Ahl et Allen, 1996).

La distinction entre effondrement vers un niveau hiérarchique inférieur ou supérieur repose en fait sur l'échelle à laquelle on considère le système. Un peuplement végétal fréquemment ravagé par des incendies semble effectivement retomber périodiquement à de très bas niveaux d'organisation après chaque incendie. Mais si l'on considère le système à une échelle temporelle plus large, le peuplement va en fait s'adapter, avec la sélection d'espèces résistantes au feu ou à très fort pouvoir colonisateur, qui tireront partie de chaque incendie pour se développer. Le système aura ainsi évolué vers un niveau d'organisation supérieur en internalisant la contrainte extérieure (le feu), qui sera incorporé au fonctionnement du système.

#### **2.2.1.5. Bilan**

L'observateur intervient de manière significative à chaque étape de la démarche d'analyse hiérarchique. Il établit une représentation conceptuelle hiérarchisée du système, définit la nature des observations à réaliser, sélectionne les phénomènes intéressants et les modélise. Cette démarche permet de répondre à la question initiale en termes de comportement des structures des niveaux hiérarchiques inférieurs et de fonction du phénomène au niveau hiérarchique supérieur.

Les principes de la théorie de la hiérarchie brièvement exposés ici seront utilisés dans la suite de cette thèse afin de :

- 1) conceptualiser de façon hiérarchique le système [DCP ancré - macronecton - environnement - pêche] sur la base des connaissances disponibles avant la réalisation des campagnes en mer. Cette représentation des holons définitionnels sera utilisée pour identifier les échelles d'observation pertinentes et donc les méthodes d'observation les plus efficaces pour atteindre nos objectifs ;
- 2) identifier les structures récurrentes au sein des données récoltées et établir une typologie des structures observées (holons empiriques) aux échelles pertinentes ;
- 3) étudier les relations entre les holons empiriques du système afin de proposer une nouvelle représentation du système [DCP ancré - macronecton - environnement - pêche] en Martinique et définir quel est le phénomène majeur au sein du système ;
- 4) modéliser le phénomène majeur au sein du système.

## 2.2.2. Description hiérarchique définitionnelle du système [DCP ancré - macronecton - environnement - pêche] et échelles d'observation

### 2.2.2.1. Point focal de l'étude et hiérarchisation du système

Nous allons présenter ici la décomposition du système [DCP ancré - macronecton - environnement - pêche] en Martinique en holons définitionnels. Le découpage d'un système en holons repose sur la définition du point focal de l'étude. Le premier objectif de l'étude est de définir les grands types de structures agrégatives macronectoniques observables autour de DCP ancrés en Martinique. Le processus naturel qui entre en jeu est l'agrégation du macronecton autour de DCP ancrés. Ce processus sera étudiée en observant la distribution de la densité de macronecton autour des DCP. L'ensemble des holons du système a donc été hiérarchisé par rapport aux agrégations de macronecton et à leur échelle caractéristique (Figure 21). La structure spatiale du système est caractérisée par la structure tridimensionnelle du domaine pélagique. La hiérarchisation du système est définie simplement par l'imbrication spatiale des holons. Les échelles temporelles étant en général proportionnelles aux échelles spatiales (Ahl et Allen, 1996), cette représentation spatiale rend aussi compte grossièrement des échelles temporelles relatives des holons.

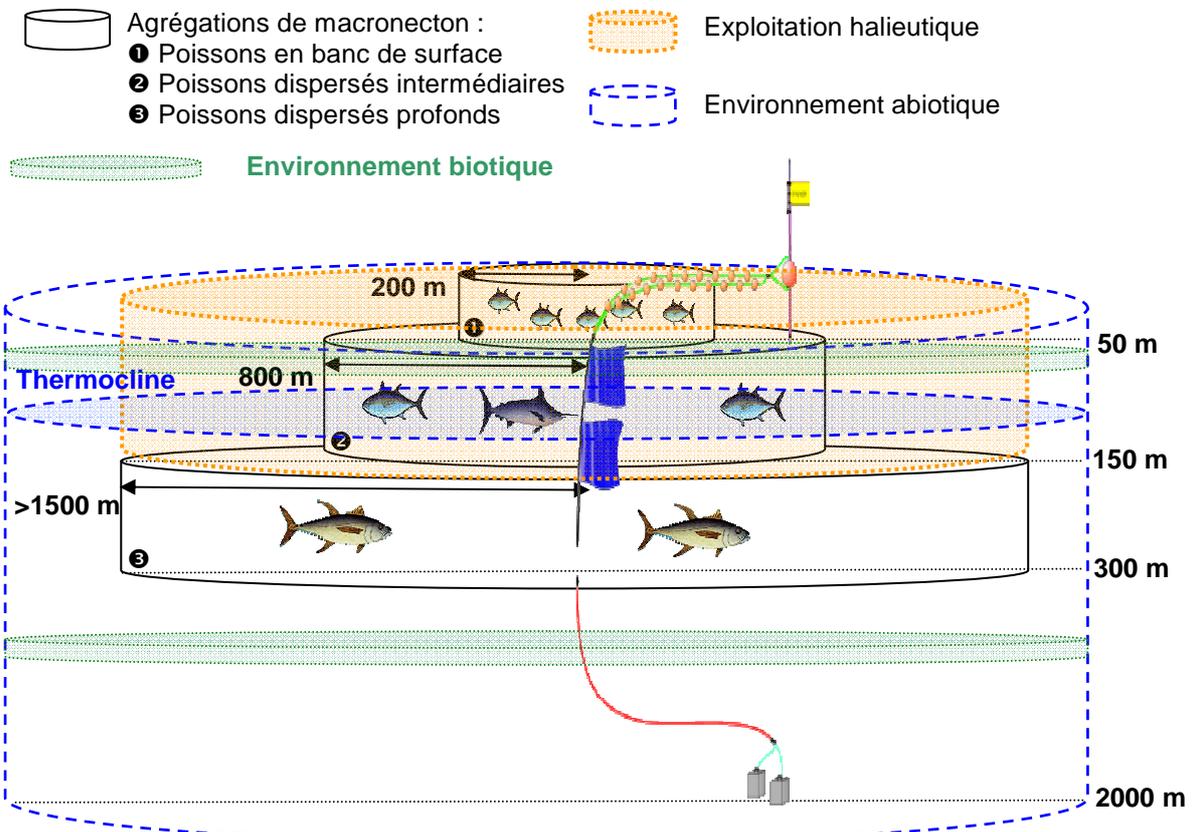


Figure 21 : Représentation hiérarchique définitionnelle du système [DCP ancré - macronecton - environnement - pêche] en Martinique.

### 2.2.2.2. Description et échelles des holons

Nous allons décrire chaque holon représenté dans la figure ci-dessus en termes de structure, de dynamique et d'interactions avec les agrégations de macronecton, à la lumière des informations disponibles au début de l'étude. Les holons du système interagissent en effet entre eux, mais ne perçoivent pas leurs partenaires aux mêmes échelles d'espace-

temps (Frontier, 1977). L'étude et la modélisation des interactions entre holons ne pourront donc se faire que du point de vue de l'un d'entre eux (Frontier *et al.*, 1993). Notre objet d'étude principal étant les agrégations de macronecton, les interactions au sein du système seront envisagées relativement à ce holon.

- **Agrégations de macronecton**

Nous emploierons le terme « macronecton » dans le reste du document pour désigner tous les organismes d'une taille supérieure à 10 cm et capable de nage active. Ce terme englobe à la fois les circum, infra et intranatants et permet ainsi de désigner tous les organismes d'une certaine taille qui se concentrent activement autour des DCP.

**Interactions au sein des agrégations de macronecton :** la structure et la dynamique des agrégations de macronecton dépendent des interactions entre les holons de niveaux inférieurs qui les constituent : les poissons pélagiques. L'étude du macronecton à l'échelle des agrégations ne permet pas de décrire explicitement les comportements individuels et les interactions entre les poissons individuels. **Cette échelle d'étude permet cependant d'intégrer l'ensemble des comportements individuels au sein d'une agrégation et étudier les propriétés qui ont émergé du passage de l'échelle du poisson individuel à celle de l'agrégation.**

Des interactions trophiques existent également entre holons de macronecton lorsque de grands prédateurs (marlins et gros albacores) viennent autour du DCP pour se nourrir de petits thonidés (Taquet *et al.*, 1998).

**Structure :** lors de la conception des campagnes à la mer, les informations disponibles sur la structure du macronecton agrégé autour des DCP ancrés en Martinique provenaient d'une campagne de pêche expérimentale (Taquet *et al.*, 1998) et de l'analyse de statistiques de pêche lacunaires (Doray *et al.*, 2002d). D'après ces études, les agrégations de macronecton étaient distribuées entre 0 et 150 m de profondeur et composée essentiellement de thon noir, d'albacore et de marlin bleu. Aucune donnée quantitative sur l'abondance ou la distribution des agrégations de macronecton autour de DCP ancrés n'était disponible.

Le rayon d'agrégation du macronecton autour du DCP retenu ici (1500 m) est issu de la littérature (Matsumoto *et al.*, 1981; Cillauren, 1987; Depoutot, 1987; Josse *et al.*, 2000). La distribution spatiale des agrégations de macronecton autour du DCP est tirée de celle observée par acoustique en Polynésie Française par Josse *et al.* (2000). Les poissons de surface en bancs situés entre 0 et 50m de profondeur étaient des albacores et des patudos de 50 cm LF en Polynésie et pourraient correspondre en Martinique aux thons noirs, albacores, listaos et bonites de 30 cm LF capturés à la traîne autour des DCP. Il faut également adjoindre des infra et extranatants à la composition de ces poissons en bancs de surface.

Les poissons dispersés intermédiaires distribués entre 50 et 150 m de profondeur étaient en Polynésie des thons de moins de 100 cm LF et pourraient correspondre en Martinique aux gros albacores capturés à la palangre verticale dérivante simple. Les marlins bleus, également capturés en nombre important dans cette gamme de profondeur (Reynal *et al.*, sous presse-b), pourraient également appartenir à ce type d'agrégation. Les poissons dispersés profonds étaient des albacores ou des germons de plus de 100 cm LF distribués entre 150 et 300 m de profondeur et jusqu'à plus de 1500 m du DCP en Polynésie. La présence de ce genre de gros thons en profondeur autour des DCP ancrés en Martinique n'est pas à exclure, car les pêcheurs artisans antillais n'exploitent que les 200 premiers mètres de profondeur autour des DCP.

**Dynamique :** d'après les vitesses moyennes horizontales enregistrées lors des marquages ultrasoniques de thons autour de DCP ancrés (Girard *et al.*, 2004), un thon partant du DCP parcourt 1 500 m et sort de la zone d'étude en 15 minutes environ. Du fait de

la grande mobilité individuelle des organismes macronectoniques composant les agrégations autour des DCP, des fluctuations de la structure de ces agrégations sont susceptibles de se produire à l'échelle horaire. Les travaux de Josse *et al.* (2000), montrent que l'échelle temporelle des agrégations de thons autour des DCP ancrés en Polynésie Française semble fortement influencée par le cycle nyctéméral : les agrégations se forment généralement au lever du soleil et disparaissent en milieu de journée. On peut donc considérer que l'échelle temporelle maximale d'une agrégation de macronecton est 12h. Des variations d'abondance, de composition moyenne ou de morphologie globale de ces agrégations doivent également se produire à l'échelle saisonnière (plusieurs mois) ou inter-annuelle.

- **DCP ancrés**

**Interactions avec le macronecton :** les DCP ancrés concentrent le macronecton.

**Structure :** le type de DCP léger utilisé en Martinique a été présenté au §1.3.2.2.

**Dynamique :** la position des DCP ancrés peut varier de façon assez importante à échelle spatiale fine, car la ligne de mouillage utilisée est en général un peu plus longue que la profondeur afin de mieux résister au courant. La tête du DCP peut donc dériver sur plusieurs centaines de mètres à l'échelle horaire, dans une zone délimitée par son rayon d'évitement. Ces DCP légers peuvent de plus se trouver immergés par l'effet de la traînée du courant sur la ligne de mouillage. La profondeur de la tête est donc susceptible de varier aussi lors des forts épisodes de courants saisonniers.

- **Environnement biotique**

**Interactions avec le macronecton :** l'environnement biotique des agrégations de macronecton autour des DCP ancrés est composé de phyto et zooplancton et de micronecton. Le micronecton est un constituant essentiel de l'alimentation des grands poissons pélagiques et notamment des thonidés (Alverson, 1963 ; Grandperrin, 1975 ; Sund *et al.*, 1981 ; Bertrand *et al.*, 2002; Ménard et Marchal, 2003). Il constitue donc la composante la plus importante de l'environnement biotique des agrégations de macronecton autour de DCP ancrés et pourrait influencer directement sur le comportement agrégatif du macronecton (Dagorn *et al.*, 2000b).

**Structure :** dans la zone tropicale, la majorité de la biomasse de micronecton est concentrée dans les 250 premiers mètres pendant la nuit et en dessous de 300 m le jour (Lebourges-Dhaussy *et al.*, 2000). Le zooplancton et le micronecton sont caractérisés par une distribution spatiale hétérogène discrète en agrégats à diverses échelles (Haury *et al.*, 1978; Bertrand *et al.*, 2002; Ménard et Marchal, 2003), analogue à une distribution fractale (Krause, 1998). Le micronecton est ainsi distribué sous la forme d'agrégats à micro-échelle (sensu Haury *et al.*, 1978), eux même structurés en clusters d'une dizaine de kilomètres de long à échelle « grossière » (Ménard et Marchal, 2003). Ces clusters sont appelés « couches diffusantes » en raison de leurs réflectivité acoustique. Ménard et Marchal (2003) ont estimé la taille moyenne d'agrégats de myctophidés dans l'Atlantique Est Equatorial à 38 m de long sur 8 m de haut le jour et 3 000 m de long sur une vingtaine de mètres de haut la nuit.

**Dynamique :** le micronecton est susceptible d'être distribué dans toute la colonne d'eau. Sa distribution est largement influencée par la structure thermique de l'environnement physique et les courants (Marchal *et al.*, 1993) mais les organismes du micronecton réalisent des migrations verticales journalières très importantes (Lebourges-Dhaussy *et al.*, 2000) qui démontrent leur capacité à survivre dans des environnements hydrologiques très contrastés. Le micronecton épipélagique diurne est mélangé de nuit en surface à du micronecton plus profond qui effectue une migration nocturne vers la surface (Bertrand, 1998). De plus, la distribution du micronecton ne dépend pas toujours directement de l'abondance en zooplancton mais également de contraintes physiologiques comme le taux d'oxygène dissous (Bertrand, 1998).

La distribution spatio-temporelle du micronecton autour des DCP ancrés en Martinique était inconnue avant les campagnes DAUPHIN.

- **Environnement abiotique**

**Interactions avec le macronecton** : l'environnement abiotique inclut les holons biotiques et exerce donc des contraintes à leur surface. L'environnement doit vraisemblablement avoir un certain effet structurant à petite échelle sur les agrégations de macro et micronecton présentes autour du DCP, du fait des préférences physiologiques des différentes espèces et classes de taille (cf. § 1.1.3.3 pour les préférences des principales espèces de macronecton capturées autour des DCP). Les grandes variations saisonnières de l'environnement abiotique sont également susceptibles de modifier la structure et/ou la dynamique des holons biotiques.

**Structure** : L'environnement abiotique des agrégations de macronecton est le biotope pélagique tropical, caractérisé par des paramètres physiques (courant, température, lumière) et chimiques (salinité, oxygène dissous, sels nutritifs...). Nous avons vu que la principale caractéristique de ce biotope était une très forte stratification verticale avec la présence d'une couche de mélange permanente dont la limite inférieure est le haut de la thermocline (Longhurst, 1998).

**Dynamique** : l'environnement abiotique des DCP ancrés étudiés est vraisemblablement modifié saisonnièrement par l'enfoncement de la thermocline en hiver jusqu'à environ 100 m et sa remontée en été vers 50 m. L'hydrologie particulière de la zone des Petites Antilles laisse également supposer que des incursions d'eau dessalée et riches en CDOM et chlorophylle-a se produisent dans les 40 premiers mètres de profondeur entre mai et octobre autour des DCP ancrés. La présence de ces lentilles d'eau dessalée peut se faire sentir sur une période assez longue (8-20 jours) et est accompagnée de forts courants locaux (Paris *et al.*, 2002). La présence d'eau de surface à très faible salinité a ainsi été observée autour de DCP ancrés en Martinique par Taquet *et al.* (1998) entre mai et novembre sur la côte Caraïbe de la Martinique. Ces fluctuations à méso-échelle s'ajoutent à une courantologie et une hydrologie locale déjà très dynamique à faible échelle, du fait des effets d'îles. Des variations de courant à l'échelle horaire sont ainsi susceptibles d'être observées dans le sillage de la Martinique autour des DCP ancrés étudiés (Harlan *et al.*, 2002).

Les fluctuations temporelles de lumière sont essentiellement liées dans la zone tropicale au cycle nyctéméral (12h), les fluctuations saisonnières de la durée du jour étant faibles. La lumière solaire est généralement sensible dans les 200 premiers mètres de profondeur dans le cas des eaux océaniques claires tropicales (Brêthes, 1998).

- **Activité halieutique**

**Interactions avec le macronecton** : les pêcheurs artisans capturent une proportion inconnue du macronecton agrégé autour d'un DCP.

**Structure** : comme nous l'avons vu précédemment, les pêcheurs artisans martiniquais prospectent une zone d'environ 3 km<sup>2</sup> autour des DCP ancrés jusqu'à une profondeur maximale estimée de 150-200 m.

**Dynamique** : l'activité des pêcheurs autour des DCP est essentiellement diurne. L'effort de pêche exercé autour d'un DCP ancré peut varier à l'échelle horaire en fonction des arrivées et départs des embarcations de pêche. La pêche associée aux DCP est rythmée par des phénomènes saisonniers : périodes de forts courants qui immergent les DCP ou alizés forts qui interdisent la pêche autour de certains dispositifs. L'engorgement chronique du marché en période de forte production et des changements saisonniers de types de pêche entraînent également des baisses momentanées de l'effort de pêche autour des DCP.

### 2.2.3. Conclusions

- Le système [DCP ancré - macronecton - environnement - pêche] en Martinique peut être découpé en **différents holons hiérarchisés par rapport aux agrégations de macronecton**.
- Les interactions au sein du système sont également étudiées par rapport aux agrégations de macronecton.
- Les agrégations de macronecton intègrent les comportements individuels et les interactions entre les poissons individuels qui les constituent. Elles sont susceptibles d'exhiber des **propriétés émergentes** qui résultent des interactions entre individus et du transfert d'échelle entre le poisson individuel et l'agrégation.
- Les agrégations de macronecton sont à l'inverse incluses dans l'environnement hydro-biologique autour du DCP qui exerce des **contraintes physiologiques et trophiques** à la surface des agrégations. Ces contraintes peuvent modifier la structure et la dynamique des holons du macronecton.
- **Les dynamiques des différents holons s'exercent à trois échelles principales décroissantes : 1) l'échelle saisonnière 2) l'échelle nyctémérale 3) l'échelle horaire.**

## 2.3. *Déroulement des campagnes DAUPHIN*

### 2.3.1. Introduction

Nous décrivons ici le déroulement des campagnes à la mer DAUPHIN qui ont fourni les données utilisées dans cette thèse. Ces campagnes ont été conçues par l'Ifremer et l'IRD et réalisées en Martinique par l'Ifremer. Elles ont pu se dérouler grâce au soutien financier de l'Union Européenne, du Conseil Régional et de la Préfecture de Martinique. Ces campagnes avaient pour objectifs principaux :

- 1) la description et la quantification de la biomasse des agrégations de macronecton présentes autour de DCP ancrés en Martinique ;
- 2) la quantification de l'impact de la pêche artisanale martiniquaise sur les agrégations de macronecton observées ;
- 3) l'étude de l'influence de l'environnement abiotique sur les agrégations de macronecton observées ;
- 4) l'étude des relations trophiques autour des DCP ancrés et leur influence sur l'exploitation halieutique.

Les objectifs de la présente thèse incluent les trois premiers points. Nous allons présenter ici globalement les travaux réalisés en mer pour atteindre l'ensemble de ces objectifs et décrire de façon détaillée les protocoles utilisés pour aborder les 3 premiers points.

Nous présenterons tout d'abord les moyens et le cadre général des campagnes. Nous passerons ensuite en revue les méthodes et les échelles d'observation qui ont été utilisées et les données récoltées afin de caractériser chacun des holons du système [DCP ancré - macronecton - environnement - pêche] en Martinique.

L'observation des agrégations de macronecton étant l'objectif prioritaire de l'étude, les méthodes et échelles d'observation des autres holons ont été définies après avoir fixé celles du macronecton. Les échelles spatiales et temporelles d'observation sont définies par

l'étendue du jeu de donnée (ou portée) et la taille des échantillons (grain ou résolution) (Ahl et Allen, 1996). **Ces échelles d'observation ont été définies de manière à ce qu'elles soient les plus proches possibles des échelles conceptuelles des holons étudiés, en prenant en compte les contraintes matérielles des campagnes.**

## 2.3.2. Moyens et cadre généraux de l'étude

### 2.3.2.1. Navire de recherche

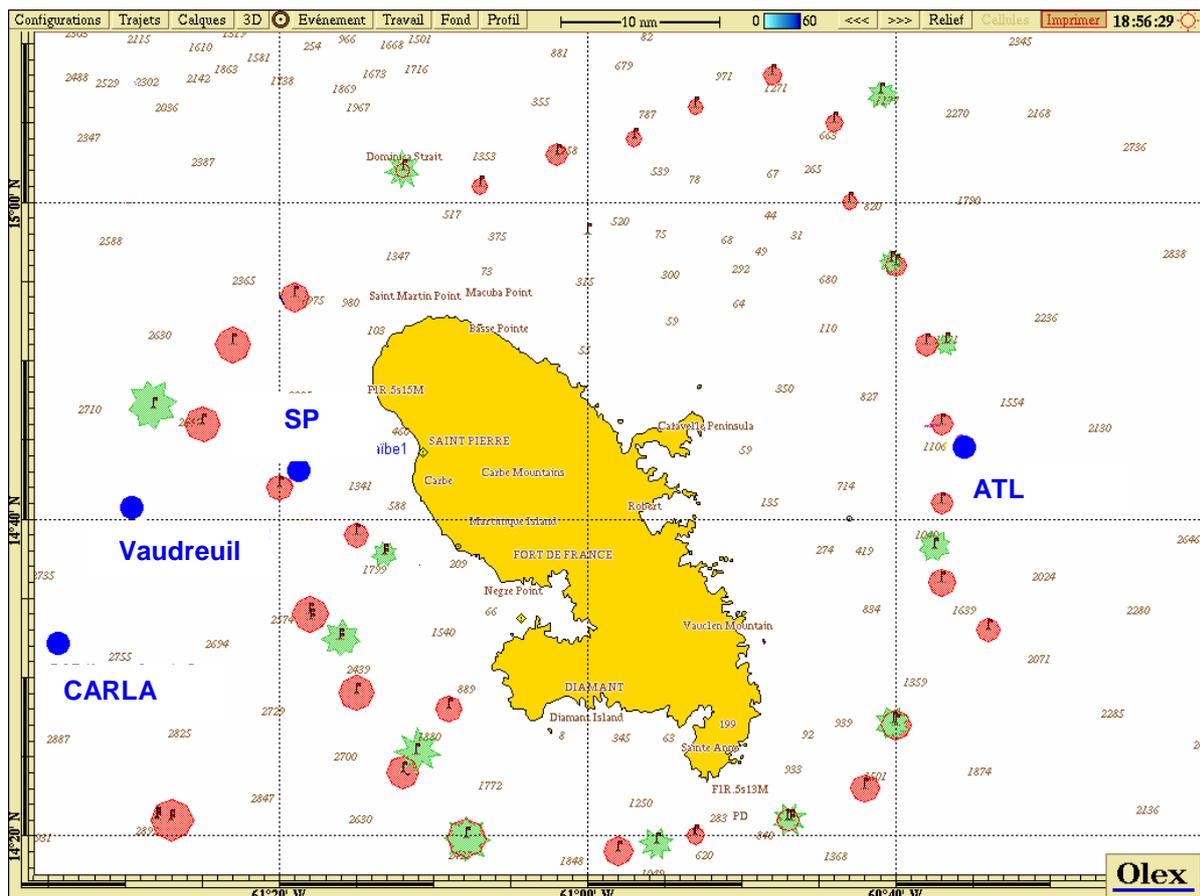
Les campagnes DAUPHIN ont été réalisées à bord du « Béryx », vedette rapide de pêche de 12 m basée en Guadeloupe qui a été louée pour la durée de chaque campagne (Figure 22). L'équipage du « Béryx » comprenait son propriétaire, armateur et patron, Paul Gervain et 2 matelots. L'équipe scientifique était composée de 2 agents Ifremer.



Figure 22. Notre navire de recherche, le Béryx.

### 2.3.2.2. DCP étudiés

Un total de 4 DCP de type Ifremer Martinique a initialement été déployés en décembre 2002 dans le cadre des campagnes DAUPHIN. Parmi ceux-ci, 3 ont été mouillés à respectivement 7, 10 et 25 MN de la côte Caraïbe et un DCP à 20 MN de la côte Atlantique. Immédiatement après leur déploiement, 3 de ces DCP ont disparu, manifestation du fait des forts courants observés de décembre 2002 à février 2003. Les 2 DCP situés à 20 MN en Atlantique et à 25 MN en Caraïbe ont été remplacés en mars 2003 par des DCP bicéphales i.e. disposant de 2 chapelets de bouées en surface. Ce nouveau type de DCP avait été développé par P. Gervain en Guadeloupe afin 1) d'augmenter la flottabilité du dispositif et d'améliorer ainsi sa résistance au courant 2) de limiter les risques de perte totale du dispositif en doublant la probabilité qu'il reste au moins une tête en surface en cas de forts courants ou de passage d'un cargo sur l'une des têtes (Gervain et Diaz, 2002; Reynal *et al.*, sous presse-c) (cf. plan du DCP bicéphale en annexe 1).



**Figure 23 : Positions et rayon d'évitement des DCP déployés dans le cadre du projet DAUPHIN (en bleu) et des DCP collectifs autour de la Martinique (en rouge et vert). Les DCP figurés en rouge ont disparu au cours de l'étude et on été remplacés par les DCP figurés en vert.**

Les DCP bicéphales ont montré une résistance bien supérieure au courant et ont permis de réaliser des observations autour de DCP hauturiers. Les prospections acoustiques ont été menées essentiellement autour du DCP côtier « SP » situé à 7 MN de la côte en face du village de St Pierre et autour du DCP hauturier « CARLA » situé à 25 MN au large de la côte Caraïbe (Figure 23). Quelques prospections ont également été réalisées autour du DCP « ATL » mouillé sur la côte Atlantique. L'emplacement du DCP SP a été choisi afin d'étudier un DCP côtier situé dans un réseau d'autres dispositifs. Le DCP CARLA a été déployé plus au large et le plus loin possible des DCP connus dans la zone afin de tenter d'étudier un DCP hauturier isolé. Le DCP CARLA se trouve ainsi hors des rayons d'attractions de 5 MN autour des autres DCP connus dans la zone (Figure 23).

### **2.3.2.3. Planning des campagnes**

Un total de 15 campagnes mensuelles de 6 jours en moyenne a été réalisé de janvier 2003 à avril 2004 à bord du « Béryx » dans le cadre du projet DAUPHIN, pour un total de 95 jours d'observations en mer. Le tableau ci-dessous présente un bilan des travaux réalisés lors des campagnes DAUPHIN (Tableau 13).

**Tableau 13. Synthèse des travaux réalisés lors des campagnes DAUPHIN.**

Campagne	Période	Nombre de jours de prospection / DCP				Acoustique		Vidéo		Hydrologie	Pêche expérimentale	
		ATL	CARLA	SP	Total	Heur es	Nb. étoiles	Heures	Nb. parcours	Nb. profils	Nb. palangres	Nb. chaluts
D00	24/01/2003			1	1	4	2					
D01	21-22/02/2003			2	2	17	8	2	2	1		
D02	26-30/03/2003	2		2	4	19	12	2	2	4	2	1
D03	29/04-07/05/03	2	2	2	6	42	37	5	5	22	2	3
D04	03-08/06/2003	2		4	6	20	18			10	1	4
D05	03-10/07/2003	1	2	6	9	42	32	3	3	8	3	6
D06	03-08/08/2003		3	3	6	41	40	6	6	5	2	4
D07	04-12/09/2003		6	3	9	45	51	9	9	9	10	4
D08	07-17/10/2003		8	3	11	50	50	2	2	8	3	8
D09	08-13/11/2003		3	3	6	22	21	4	4	6	6	5
D10	02-07/12/2003		3	3	6	40	37			6	5	3
D11	07-12/01/2004		3	3	6	40	41	7	5	4	3	2
D12	12-17/02/2004		3	3	6	29	36	5	5	5	4	3
D13	16-21/03/2004		3	3	6	50	45	8	5	5	3	4
D14	15-23/04/2004		6	3	11	68	53	7	6	6	3	22
<b>Total</b>		<b>7</b>	<b>42</b>	<b>44</b>	<b>95</b>	<b>527</b>	<b>483</b>	<b>66</b>	<b>54</b>	<b>55</b>	<b>47</b>	<b>69</b>
<b>Moyenne par campagne</b>		<b>2</b>	<b>4</b>	<b>3</b>	<b>6</b>	<b>35</b>	<b>32</b>	<b>7</b>	<b>7</b>	<b>5</b>	<b>3</b>	<b>5</b>

Le détail des travaux réalisés lors de chaque campagne et autour de chaque DCP est présenté en annexe 2. Les 3 premières campagnes (D00 à D02) ont été dévolues à l'installation du matériel et à la mise au point des protocoles. Les 12 campagnes suivantes ont permis de collecter en routine presque chaque mois des données sur les DCP suivis dans le cadre du projet.

Lors des 3 premières campagnes en routine (D03 à D05), l'objectif était d'étudier 3 DCP (SP, CARLA et ATL). Chacun de ces DCP devait être suivi durant 24 h (de midi à midi). Ce protocole a été perturbé par l'immersion des dispositifs CARLA et ATL lors des périodes de fort courant début 2003 et s'est avéré peu adapté par rapport à la dynamique nyctémérale des agrégations observées.

Le protocole de suivi a donc été modifié à partir d'août 2003 : l'étude a été restreinte spatialement aux 2 DCP situés sur la côte caraïbe (CARLA et SP), afin d'étudier chacun d'eux durant une période temporelle plus longue. Chacun des 2 DCP était étudié durant un « leg » de 50 h en moyenne chaque mois. Le leg débutait en général vers midi le premier jour et se terminait vers 14h deux jours après. Ce protocole de suivi permettait ainsi de suivre l'évolution des agrégations de macronecton durant 2 cycles nyctéméraux successifs.

Le nombre de campagnes de collecte de données a été fixé à 12 afin de couvrir un cycle annuel. La fréquence mensuelle des campagnes permettait de suivre les variations saisonnières des agrégations de macronecton autour des DCP ancrés. Pour ce faire, **nous avons supposé que les observations réalisées lors d'un leg autour d'un DCP étaient représentatives de la situation mensuelle moyenne autour du dispositif étudié.**

### 2.3.3. Echantillonnage des agrégations de macronecton

#### 2.3.3.1. Méthodes et échelles d'observation

- Echelles définitionnelles

L'étude des agrégations de macronecton nécessitait de couvrir des échelles allant de la « micro-scale » (Hauray *et al.*, 1978) i.e. celle d'un thon de 100 cm LF dispersé en profondeur, à l'échelle « grossière » (« coarse-scale » sensu Hauray *et al.* (1978)), i.e. une zone de 3 km de diamètre autour du DCP. D'un point de vue temporel, le processus d'agrégation du macronecton pouvait couvrir une variété d'échelles temporelles découlant de la variété des échelles spatiales identifiées (de quelques minutes à 12 h), mais également être influencé par des variations saisonnières ou annuelles de fréquence plus basse. La méthode utilisée pour observer les agrégations de macronecton devait donc disposer d'une portée (couverture) verticale importante, d'une cadence d'échantillonnage (résolution) élevée afin d'observer des phénomènes brefs et d'une taille d'échantillon réduite pour détecter des poissons isolés.

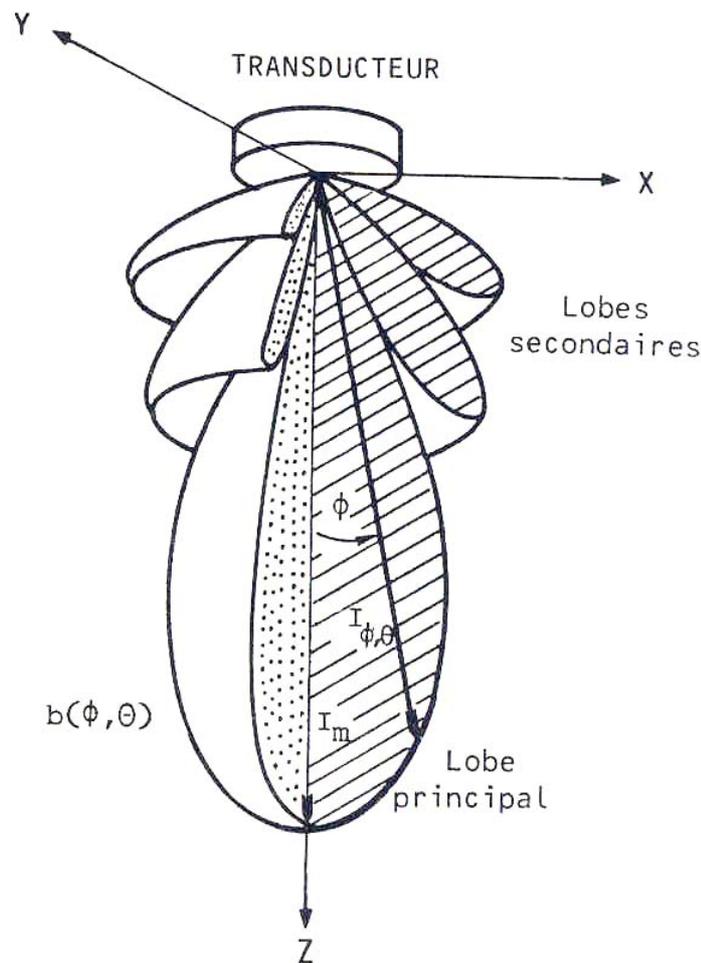
Seule l'**acoustique sous-marine** présente ces caractéristiques.

- Présentation de l'acoustique sous-marine

Nous présenterons ici brièvement l'acoustique halieutique afin de faciliter la compréhension des méthodes employées. Le lecteur intéressé par plus de détails se reportera aux ouvrages de Diner et Marchand (1995) pour une introduction francophone et de Simmonds et MacLennan (2005) pour une synthèse récente et très complète de l'état de l'art en matière d'acoustique halieutique.

L'acoustique sous-marine est basée sur les propriétés physiques des ondes sonores qui sont beaucoup moins atténuées dans le milieu marin que les ondes lumineuses. L'utilisation des ondes sonores permet donc de détecter des poissons ou d'autres objets bien au-delà de notre champ de vision (Simmonds et MacLennan, 2005).

**Le fonctionnement des appareils d'acoustique sous-marine actifs est basé sur l'émission dans le milieu marin d'une impulsion sonore au moyen d'une antenne ou transducteur.** Ces ondes sont des ultrasons, dont les fréquences sont généralement comprises entre quelques kiloHertz et quelques centaines de kiloHertz. Ces ultrasons se propagent dans le milieu marin à partir du transducteur, dans des directions privilégiées. Elles forment ainsi un faisceau acoustique, dont l'ouverture dépend de la taille du transducteur et de la fréquence. Le volume du faisceau acoustique augmente de plus avec la distance au transducteur, jusqu'à la limite de détection du système. La forme ou fonction de directivité d'un faisceau acoustique n'est pas homogène : la majorité de l'énergie acoustique est dirigée dans la partie centrale du faisceau ou **lobe principal** mais une partie beaucoup plus faible de l'énergie acoustique est également émise latéralement sous la forme de **lobes secondaires** (Figure 24).



**Figure 24. Schéma de la fonction de directivité d'un faisceau acoustique (d'après Diner et Marchand, 1995).**

**Les cibles contenues dans le faisceau acoustique sont « insonifiées »** par le signal, de la même façon qu'un objet est illuminé par le faisceau d'une lampe torche (Simmonds et MacLennan, 2005). Les cibles insonifiées réfléchissent l'énergie acoustique transmise et produisent des échos sonores. Ceux-ci sont détectés par l'échosondeur lors de la phase d'écoute passive qui suit l'émission active de l'onde sonore. La forme et l'intensité de l'écho reçu dépendent de nombreux paramètres, incluant la fréquence du signal acoustique, la taille, la densité et l'inclinaison de la cible insonifiée. Le temps entre l'émission et la réception du signal renseigne sur la distance de la cible au transducteur. Du fait de la

très grande étendue des valeurs des intensités des échos (supérieure à  $10^{18}$ ), l'intensité acoustique réfléchiée par une cible (ou Target Strength, TS) fait souvent l'objet d'une transformation logarithmique et est exprimée en décibel (dB) :

$$TS = 10\log(I_r / I_o)$$

équation 1

avec :

$TS$  : intensité acoustique exprimée en dB re 1 m<sup>2</sup> ;

$I_o$  : intensité acoustique de l'onde insonifiant la cible, en W.m<sup>-2</sup> ;

$I_r$  : intensité acoustique réfléchiée à 1 m de la cible, en W.m<sup>-2</sup>.

**L'échantillonnage obtenu avec un échosondeur scientifique est continu dans la direction du faisceau acoustique** (généralement dirigé verticalement) (Gerlotto *et al.*, 1999). Le signal acoustique continu reçu est découpé en échantillons de petite taille (10 cm de haut avec l'échosondeur utilisé dans le cadre de cette thèse). La **portée** de l'instrument dans cette direction dépend de la fréquence mais permet généralement d'échantillonner la masse d'eau sur une distance importante (jusqu'à 600 m du transducteur par exemple à une fréquence de 38 kHz).

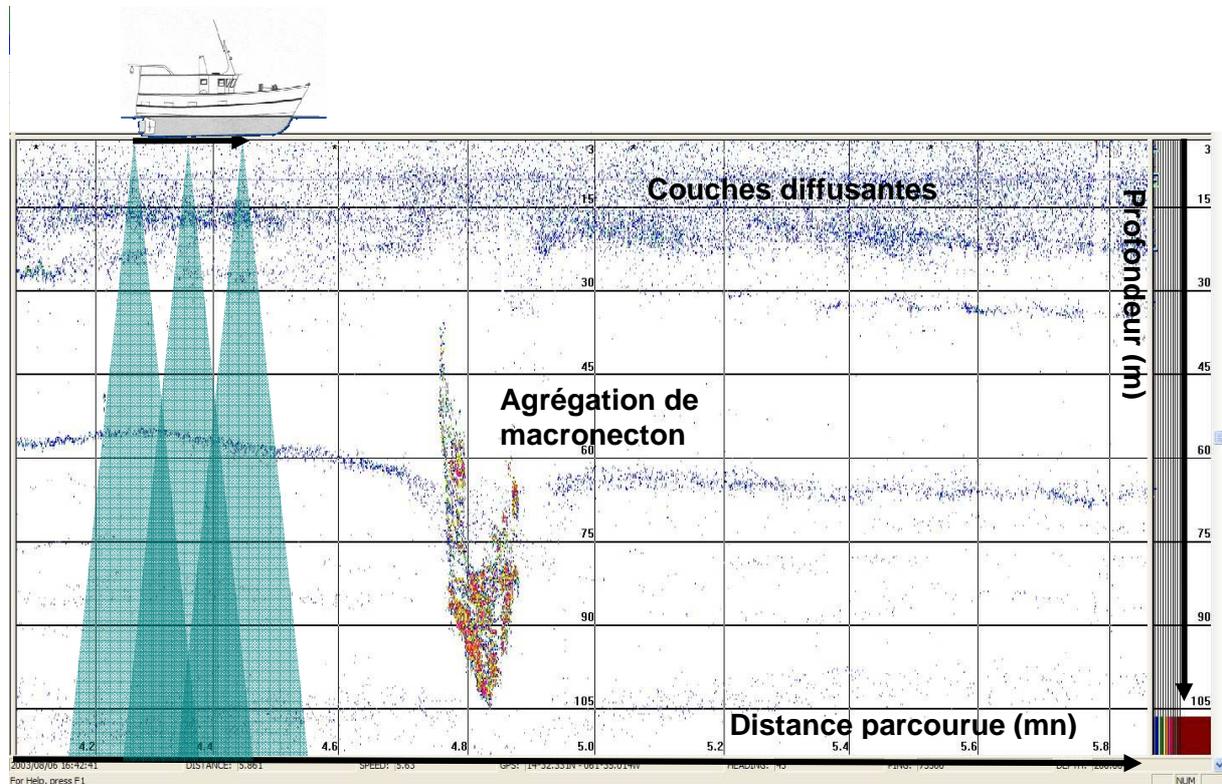
L'échosondeur peut être utilisé pour détecter des **cibles individuelles** et sa **résolution** est alors égale à la distance minimale devant séparer 2 cibles pour qu'elles soient détectées comme des cibles individuelles. Cette distance est généralement inférieure à 1 m avec les durées d'impulsion couramment utilisées en acoustique halieutique.

L'échosondeur peut également être utilisé pour estimer la **densité acoustique du milieu** et sa résolution est alors uniquement limitée par la fréquence de l'échantillonnage du signal acoustique continu. L'intensité acoustique reçue est sommée verticalement et rapportée au volume du faisceau acoustique, afin de fournir une estimation de la densité acoustique du milieu. Cette densité est généralement exprimée en m<sup>2</sup> de « surface équivalente » ou « backscattering cross-section », ( $\sigma_{bs}$ ) (MacLennan *et al.*, 2002). La surface équivalente est la surface plane qui produirait la même réponse acoustique que les cibles insonifiées dans l'échantillon vertical considéré.

**L'échantillonnage acoustique est discret dans le temps**, du fait de l'alternance des phases d'émission et de réception (Gerlotto *et al.*, 1999). La durée entre les débuts des phases d'émission et de réception est nommée « ping ». Si le navire se déplace alors que le sondeur fonctionne, une seconde dimension est échantillonnée en plus de la dimension définie par l'axe du faisceau acoustique. Cette dimension est à la fois temporelle et spatiale (Gerlotto *et al.*, 1999 ; Simard *et al.*, 2003) car elle est échantillonnée au cours du temps, selon les déplacements du navire. Pour atteindre par exemple une profondeur de 500 m, les échosondeurs scientifiques modernes émettent de l'ordre d'un ping par seconde et offrent ainsi **une fréquence d'échantillonnage élevée et une résolution horizontale relativement fine** dans la direction de la route du navire (3 m pour un navire se déplaçant à 6 nœuds avec un sondeur émettant 1 ping par seconde). La densité acoustique mesurée au cours de plusieurs pings successifs est généralement rapportée à un volume ou à une surface unitaire échantillonnée. On parle alors d'« indice de réverbération de volume » (ou « volume backscattering coefficient ») :  $s_v$  exprimé en m<sup>2</sup> de surface équivalente par m<sup>3</sup> prospecté et d'« indice de réflexion surfacique » :  $s_a$  exprimé en m<sup>2</sup> de surface équivalente par m<sup>2</sup> de surface prospectée (MacLennan *et al.*, 2002). Ces grandeurs arithmétiques peuvent également être exprimées en décibels et s'écrivent alors respectivement  $S_v$  et  $S_a$  (MacLennan *et al.*, 2002).

La vision acoustique du milieu marin obtenue au moyen d'un échosondeur est représentée graphiquement en 2 dimensions par des **échogrammes** (Figure 25). La

dimension verticale correspond en général à la direction de l'axe du faisceau acoustique et est donc échantillonnée de façon continue. La représentation le long de la dimension horizontale est obtenue par échantillonnage spatio-temporel discret du milieu le long de la route du navire (ou représente l'évolution temporelle du milieu à la verticale du sondeur si le navire est immobile). Chaque pixel représente un échantillon acoustique dont la couleur indique l'index de réverbération de volume,  $S_v$ .



**Figure 25. Exemple d'échogramme 120 kHz ( $S_v$ ) comprenant une agrégation de macronecton et des couches diffusantes autour d'un DCP ancré en Martinique. Sont également figurés 3 faisceaux acoustiques successifs.**

Du fait de la forme conique du faisceau, les volumes échantillonnés augmentent avec la distance au transducteur. Les densités des échantillons acoustiques successifs appartenant à un même ping sont donc calculées à partir de volumes échantillonnés différents (Figure 25). La forme conique du faisceau entraîne de plus un chevauchement des faisceaux acoustiques le long de la route du navire, à partir d'une certaine profondeur (Figure 25). La valeur de densité acoustique doit donc être considérée comme une estimation plus ou moins lissée de la densité de poissons effectivement présente dans le milieu.

- **Acoustique halieutique et grands poissons pélagiques**

- **Spécifications techniques**

Josse *et al.* (1999) ont démontré que la fréquence de récurrence, la résolution verticale et la portée d'un échosondeur scientifique permettaient d'étudier des agrégations de macronecton autour de DCP ancrés. Ils ont ainsi observé des poissons individuels de la taille d'un thon adulte à plus de 300 m de profondeur en utilisant une fréquence de 38 kHz.

Cependant, un échosondeur ne permet de détecter des poissons individuels qu'en dessous d'une certaine densité au sein des agrégations. Au delà de cette densité, l'unité

élémentaire d'échantillonnage de l'échosondeur devient le « banc acoustique », constitué de plusieurs cibles acoustiques non résolues (Kieser *et al.*, 1993).

L'acoustique sous-marine présente de plus l'intérêt d'être une **méthode d'observation non intrusive**. L'albacore et la bonite *Euthynnus affinis* (Cantor, 1849) perçoivent des sons ayant des fréquences comprises entre 0.1 et 1.1 kHz (Iversen, 1967; Iversen, 1969), alors que les fréquences employées couramment en acoustique halieutique sont supérieures à 10 kHz (Simmonds et MacLennan, 2005). Les ultrasons émis par un échosondeur sont donc d'une fréquence trop élevée pour être perçus par les poissons formant les agrégations de macronecton autour des DCP et ne devraient pas modifier leur comportement.

### ➤ **Parcours d'échantillonnage**

Malgré toutes ses capacités intéressantes, l'échosondeur scientifique présente des limites, notamment en ce qui concerne l'échantillonnage horizontal d'une zone. Dans le cas d'un sondeur vertical, l'échantillonnage horizontal est assuré par les déplacements du navire. Les échantillons acoustiques sont donc récoltés selon un parcours prédéfini, avec un décalage temporel plus ou moins grand en fonction de la vitesse du bateau et de la longueur du parcours. L'extrapolation des résultats de l'échantillonnage nécessite donc de faire des hypothèses sur l'isotropie et la stationnarité de la distribution de la ressource échantillonnée (Petitgas, 1993a). Une dérive temporelle dans la distribution des poissons échantillonnés entraîne en effet une erreur sur l'échantillonnage spatial horizontal de l'échosondeur (Fréon et Misund, 1999; Simmonds et MacLennan, 2005).

Différents parcours en « étoile » ont été utilisés autour de DCP ancrés par Depoutot (1987) et Josse *et al.* (1999) en Polynésie Française. Ils permettaient de couvrir la zone d'agrégation du macronecton (1 500 m autour du DCP) en 2h, ce qui reste une échelle spatio-temporelle acceptable au regard de la dynamique agrégative supposée du macronecton. **En supposant que la distribution du macronecton est stationnaire au cours d'une prospection acoustique**, la réalisation de parcours en étoile à une fréquence élevée permet de décrire finement la dynamique temporelle des agrégations de macronecton, dont la forte variabilité diurne a été mise en évidence par l'étude de Josse *et al.* (2000).

### • **Identification des détections acoustiques**

L'estimation de la densité d'une espèce donnée à partir de données acoustiques nécessite des informations sur les espèces et les tailles des poissons observés par acoustique. Ces informations complémentaires sont le plus souvent fournies par des pêches expérimentales (Richards *et al.*, 1991; Gimona et Fernandes, 2003; Petitgas *et al.*, 2003; Simmonds et MacLennan, 2005). Les agrégations de macronecton ont donc été échantillonnées au moyen de **pêches expérimentales et également en réalisant un suivi des pêches commerciales** autour des DCP. Une **caméra vidéo sous-marine** a de plus été utilisée pour identifier et observer le comportement des agrégations de macronecton détectées par acoustique.

### ➤ **Pêches expérimentales et commerciales**

Les dimensions réduites du « Béryx » et la présence de nombreuses embarcations de pêche autour des DCP ancrés prohibaient l'usage d'un engin de capture de grandes dimensions telle une senne ou un chalut pélagique. Taquet *et al.* (1998) avaient démontré la relative efficacité de la palangre de surface pour échantillonner la nuit le macronecton autour de DCP ancrés en Martinique. Bertrand (1998) avait prouvé l'efficacité des palangres scientifiques instrumentées pour échantillonner les thons profonds en Polynésie Française. Nous avons donc prévu l'utilisation d'une palangre instrumentée de 2 000 m qui, amarrée au DCP, pouvait échantillonner la zone dans la direction du courant, jusqu'à la limite théorique

d'agrégation du macronecton autour du DCP. La disponibilité et de la fraîcheur des appâts de la palangre pouvait ainsi laisser envisager un échantillonnage du milieu durant une douzaine d'heures.

Les lignes de traîne ont couramment été utilisées autour de DCP ancrés pour des besoins d'échantillonnage scientifique (Taquet *et al.*, 1998 ; Josse et Bertrand, 2000) et ont également été retenues pour l'échantillonnage diurne des couches de surface. L'échantillonnage du macronecton des couches de sub-surface devait être complété de jour par le suivi des captures au « bidon » des pêcheurs professionnels par des observateurs embarqués.

### ➤ Vidéo sous-marine

La vidéo sous-marine, même si elle ne présente pas une portée équivalente à celle d'un échosondeur, paraissait être une méthode intéressante pour l'identification directe des agrégations de macronecton détectées par acoustique autour des DCP ancrés, dans les eaux oligotrophiques transparentes de la zone. Une étude visuelle du comportement alimentaire et agrégatif d'albacores et de listaos avait été réalisée dans une chambre d'observation avec de bons résultats en terme d'identification spécifique (Yuen, 1962). Des observations d'agrégations de macronecton avaient de plus déjà été réalisées avec succès autour de DCP ancrés en Martinique (M. Taquet, comm. pers.). L'utilisation combinée de l'échosondeur avec la caméra vidéo paraissait intéressante car l'échosondeur permettait d'échantillonner un vaste volume d'eau en très peu de temps (Simmonds et MacLennan, 2005) et fournissait ainsi en temps réel une vue globale de l'écosystème pélagique. Cette représentation acoustique synoptique est une aide précieuse utilisée couramment pour décider de mettre le chalut en pêche sur des détectations acoustiques (Petitgas *et al.*, 2003) et nous avons prévu de l'utiliser afin de guider le déploiement de la caméra.

## 2.3.3.2. Observations acoustiques

### • L'échosondeur

Le Béryx était équipé d'un échosondeur scientifique Simrad EK60 (version 1.4.6.72) connecté à 2 transducteurs (ou bases) à faisceau conique scindé ou « split beam » (Simrad ES38-B et ES120-7G). Ces transducteurs émettaient un faisceau acoustique d'angle 7° à -3 dB selon 2 fréquences différentes : 38 et 120 kHz. Le transducteur 38 kHz était positionné juste devant le transducteur 120 kHz le long de la quille du navire. Les transducteurs avaient été inclus dans la quille de façon à ne pas présenter d'aspérités et nuire à l'hydrodynamisme de la coque semi planante du Béryx.

Un transducteur Simrad ES120-2.5x10 à faisceau ellipsoïdal scindé (2.5° d'ouverture verticale sur 10° d'ouverture horizontale) a été ajouté à l'équipement acoustique du navire lors de la campagne D08. Ce transducteur était monté sur un sabot inclinable au bout d'une perche télescopique métallique de diamètre 10 cm qui était fixée sur la lisse tribord du Béryx (Figure 26). Le sabot permettait d'incliner la base de 0 à 90° sous la surface de la mer, afin de réaliser des observations très près de la surface (autour de 0°) ou plus en profondeur avec un faisceau oblique. Le faisceau le plus fin du transducteur a été positionné dans la dimension verticale, afin de faciliter les observations proches de la surface. La perche pouvait coulisser verticalement le long de la lisse du navire. Elle était relevée en position haute (Figure 26a) lorsque le transducteur n'était pas utilisé et réglable de 0 à 3 m de profondeur lorsque le transducteur était actif (Figure 26c). La perche et le sabot ont été conçus par P. Gervain pour les besoins de l'étude.



**Figure 26. a. Perche télescopique en position haute ; b. Sabot et transducteur ellipsoïdal le long de la lisse du navire en position haute ; c. Perche en position basse ; d. Détail du sabot et du transducteur.**

Dans la suite du document, les observations en « acoustique verticale » désigneront les observations acoustiques réalisées avec un transducteur dont l'axe acoustique était dirigé verticalement sous le navire. Les observations en « acoustique horizontale » et en « acoustique oblique » désigneront les observations réalisées avec le transducteur ellipsoïdal ES120-2.5x10, dont l'axe acoustique était orienté respectivement horizontalement près de la surface et entre 10 et 80° sous la surface.

La durée d'impulsion des transducteurs avait été fixée à 0.512 ms, ce qui permettait de détecter 2 cibles individuelles distantes d'au moins 38 cm et de découper le signal en échantillons de 9.6 cm de haut (Simrad, 2004). La puissance acoustique émise était réglée sur la valeur maximale proposée (2000 W en 38 kHz et 1000 W en 120 kHz), afin de disposer de la plus grande portée possible.

Les données acoustiques issues de l'échosondeur étaient enregistrées au format Simrad sur le disque dur d'un ordinateur portable, via une connexion ETHERNET.

L'ordinateur portable était relié à un GPS Garmin 12 XL, équipé d'une antenne externe positionnée sur le toit du navire qui fournissait les données de navigation à l'échosondeur. Les données acoustiques ( $S_v$ ) ont ensuite été converties au format hydroacoustique international (HAC) (Simard *et al.*, 1997) à un seuil de -80 dB (re 1 m<sup>-1</sup>) à l'aide du logiciel Movies+ (Weill *et al.*, 1993).

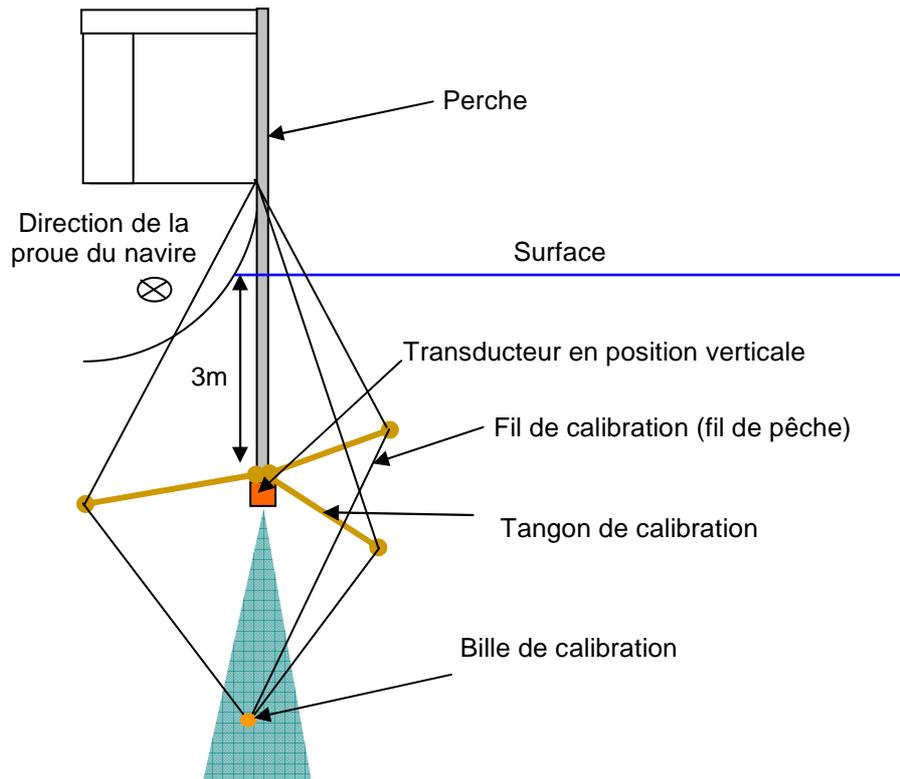
Les échos acoustiques de poissons individuels ont été sélectionnés en utilisant les algorithmes Simrad implémentés dans le logiciel EK60 version 1.4.6.72 (Andersen, 2005) lorsque leur intensité acoustique (ou Target Strength : TS) était supérieure à -60 dB. Cette valeur seuil avait été sélectionnée à partir des valeurs de TS de thonidés disponibles dans la littérature (Bertrand et Josse, 2000b). Les paramètres de détection des TS basés sur la forme du signal acoustique reçu sont présentés dans le tableau ci-dessous.

**Tableau 14. Principaux réglages et paramètres de calibration utilisés lors des campagnes DAUPHIN.**

Fréquence / forme du faisceau		38 kHz / sphérique	120kHz / sphérique	120kHz / ellipsoïdal
BI500 REGISTRY EDITOR	SampleSvRange	600 m	600 m	600 m
OPERATION MENU	Ping Interval	1.1 ping.s <sup>-1</sup> -1.2 ping.s <sup>-1</sup> (Max)	1.1 ping.s <sup>-1</sup> -1.2 ping.s <sup>-1</sup> (Max)	1.1 ping.s <sup>-1</sup> -1.2 ping.s <sup>-1</sup> (Max)
TRANSCIEVER SETTINGS MENU	Transmit power	2000 W	1000 W	1000 W
	Pulse length	0.512 ms	0.512 ms	0.512 ms
ADVANCED TRANSCIEVER SETTINGS	Gain	25.66 dB	25.95 dB	27.38 dB
	SaCorrection	-0.6	-0.42	-0.5
	Bandwidth	3275 Hz	5557 Hz	5557 Hz
	Two-way Beam Angle	-20.6	-20.8	-24
	Absorption	6.16 dB.km <sup>-1</sup>	45.9 dB.km <sup>-1</sup>	45.9 dB.km <sup>-1</sup>
	Athw. Angle Sens.	21.9	21	15
	Athw. Beam Angle	6.85°	7.2°	10°
	Athw. Offset Angle	-0.10°	0.05°	0.09°
	Along. Angle Sens.	21.9	21	61
	Along. Beam Angle	6.84°	7.21°	2.52°
	Along. Offset Angle	0.12°	-0.03°	0°
	Transducer Depth	0 m	0 m	0 m
TS DETECTION MENU	Min. Echo Length	0.8	0.8	0.8
	Max. Echo Length	1.8	1.8	1.8
	Max. Gain Comp.	6.0 dB	6.0 dB	6.0 dB
	Max. Phase Dev.	8	8	8
ENVIRONMENT MENU	Salinity	35 ppt	35 ppt	35 ppt
	Sound velocity	1540 m.s <sup>-1</sup>	1540 m. s <sup>-1</sup>	1540 m. s <sup>-1</sup>
	Temperature	28°C	28°C	28°C

- **Etalonnage**

L'échosondeur a été étalonné *in situ* dans l'axe (Foote, 1982b) et en dehors de l'axe du faisceau acoustique au début de chaque campagne à l'aide de sphères de cuivre standards de respectivement 60 et 23 mm de diamètre pour les fréquences 38 et 120 kHz,. Le transducteur ellipsoïdal a été calibré de la même façon grâce à des supports de calibration incorporés sur la perche (Figure 27).



**Figure 27. Schéma du système de calibration du transducteur ellipsoïdal sur la perche.**

Les paramètres de calibration retenus sont présentés dans le Tableau 14.

- **Mesure du bruit rayonné par le navire**

Des mesures de bruit rayonné (« Noise level » :  $NL$ ) par le navire ont été réalisées avec l'échosondeur selon la méthode préconisée par le constructeur (Simrad, 2004). L'EK60 permet de mesurer directement la puissance du bruit ( $P_N$ ) et le niveau de bruit  $NL$  peut ensuite être calculé avec l'équation :

$$NL = P_N - 20 \log \lambda - G + 192.8, \text{ avec } NL \text{ en dB re } 1\mu\text{Pa}$$

équation 2

avec :  $P_N$  : puissance du bruit en dB re 1 W

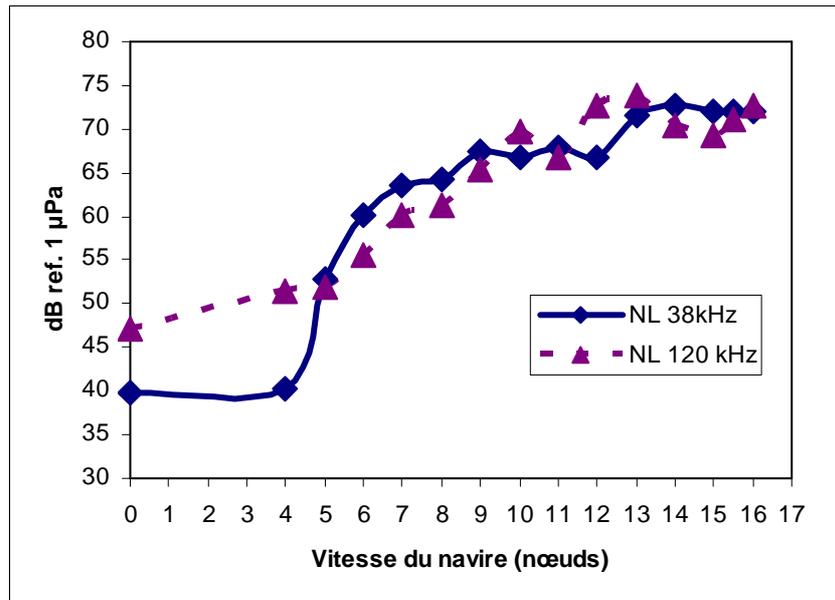
$\lambda$  : longueur d'onde =  $c/f$  en m

$c$  : célérité du son dans l'eau en  $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$

$f$  : fréquence en Hz

$G$  : « gain » (cf. Tableau 14) en dB re 1  $\text{m}^2$ .

Le niveau de bruit  $NL$  enregistré par les transducteurs verticaux a été calculé aux 2 fréquences 38 et 120 kHz pour différentes vitesses du navire (Figure 28).



**Figure 28. Niveau de bruit rayonné par le navire (NL) en fonction de la vitesse enregistré par les transducteurs verticaux en 38 et 120 kHz.**

La courbe présentée ci-dessus a permis de déterminer la vitesse optimale de prospection i.e. la vitesse au-delà de laquelle le niveau de bruit rayonné devenait trop important. Cette vitesse optimale de prospection a été fixée entre 6 et 7 nœuds. Elle résulte d'un compromis entre la qualité des données acoustiques récoltées (niveau de bruit faible) et l'étendue de l'échantillonnage horizontal réalisable à la vitesse considérée.

- **Limites de détection de l'échosondeur**

Une cible individuelle située dans l'axe du faisceau acoustique est détectée par l'échosondeur si son TS est supérieur ou égal à la valeur donnée par l'équation suivante (Josse *et al.*, 1999) :

$$TS \geq 2TL - SL + NL + SNR$$

équation 3

avec :

$$TL, \text{ pertes par transmission (dB)} = 20 \log R + \alpha R$$

équation 4

$R$  = distance au transducteur (en m)

$\alpha$  = le coefficient d'atténuation ( $\alpha = 0.0062 \text{ dB.m}^{-1}$  à 38 kHz et 0.046 à 120 kHz)

$$SL, \text{ puissance d'émission} = SL = Si + 20 \log I$$

équation 5

$Si$  = puissance de réponse du transducteur (*transmitting response*) ( $Si = 209.3 \text{ dB re } 1\mu\text{Pa.A}^{-1}$  pour la base ES38B et 209.6 dB pour la base ES120-7G, donnée constructeur)

$$I = \text{intensité (en A)} = (Pt.Z^1)^{0.5}$$

équation 6

$P_t$  = puissance transmise ( $P_t = 2000$  W en 38 kHz et 1000 W en 120 kHz)

$Z$  = impédance du transducteur ( $Z = 15$  ohms pour la base ES38B et 17 ohms pour la base ES120-7G)

$NL$ , bruit ambiant mesuré automatiquement par le système (en dB re 1 $\mu$ Pa)

$SNR$ , « Signal to Noise Ratio » (en dB) fixé à 20 dB pour la détection de cibles individuelles

Avec les valeurs de  $SNR$  et de  $\alpha$  définies précédemment et un  $NM$  nul, l'équation 3 s'écrit :

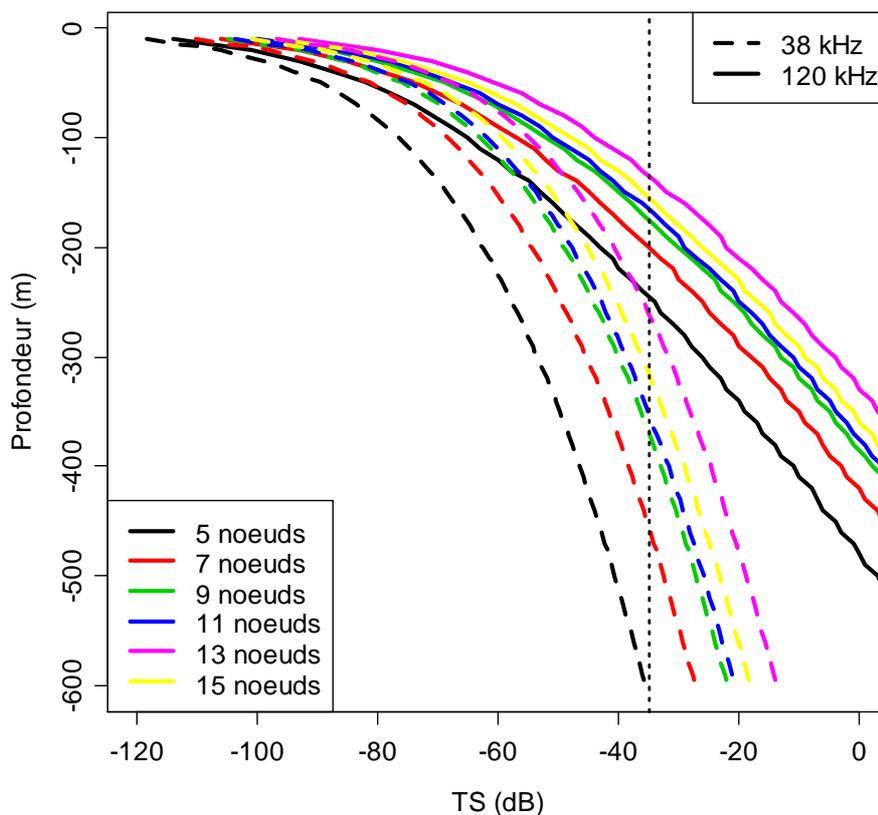
$$TS \geq 40 \log R + 0.02R + NL - 210.6 \quad \text{dans le cas de la base ES38-B}$$

équation 7

$$TS \geq 40 \log R + 0.1R + NL - 207.3 \quad \text{dans le cas de la base ES120-7G}$$

équation 8

On peut donc calculer la profondeur maximale de détection d'une cible d'un  $TS$  donné, en fonction de la profondeur et du niveau de bruit ambiant (et donc de la vitesse du navire) (Figure 29) :



**Figure 29. Profondeur maximale de détection d'une cible individuelle en fonction de la fréquence et de la vitesse du navire (38 kHz en pointillés, 120 kHz en trait plein). Ligne verticale en pointillés à -35 dB.**

L'absorption de l'énergie acoustique par le milieu marin lors de la propagation d'une onde sonore augmentant avec la fréquence, la profondeur maximale de détection est plus faible en 120 kHz qu'en 38 kHz.

Les TS de thonidés à vessie natatoire enregistrés autour de DCP ancrés en Polynésie Française étaient en moyenne supérieurs à -35 dB (Bertrand et Josse, 2000b). Les performances du sondeur au niveau de bruit généré par le navire à 7 nœuds permettaient donc théoriquement de détecter des TS thonidés de 0 à 200 m de profondeur en 120 kHz et de 0 à presque 500 m en 38 kHz.

- **Détermination de la portée de l'échosondeur**

Le choix de la portée jusqu'à laquelle l'échosondeur archivera des données doit s'effectuer en prenant en compte des paramètres biologiques (la distribution supposée des organismes étudiées) et des paramètres techniques incluant les performances de détection du sondeur (voir § précédent) et la cadence de tir de l'appareil. La cadence d'émission de l'échosondeur dépend en effet de l'ensemble des traitements effectués par l'appareil. Plus la portée est importante, plus l'intervalle de temps séparant deux émissions successives est grand. Ce phénomène limite le volume échantillonné dans la zone proche du transducteur lorsqu'il n'y a pas de recouvrement entre les émissions successives (Bertrand, 1998).

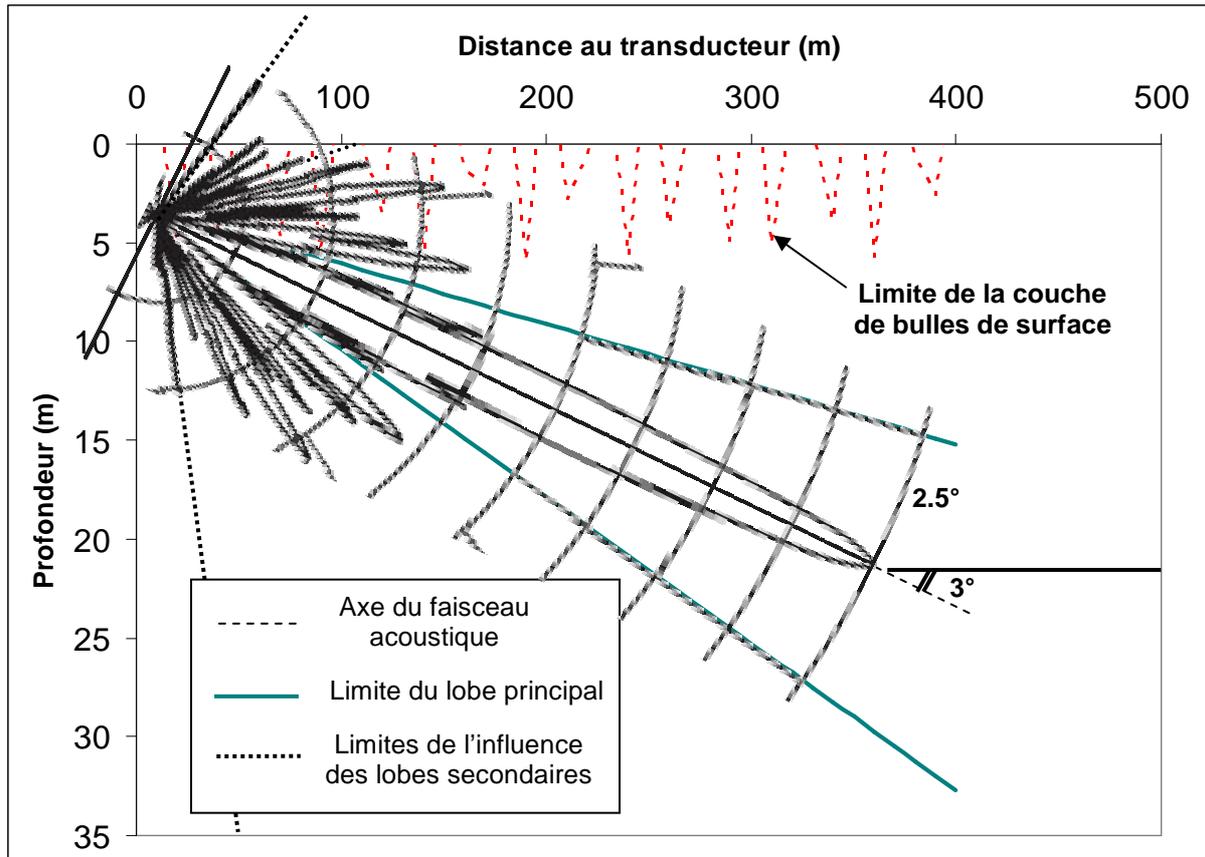
- **Portée verticale**

Dans notre système définitionnel, nous avons supposé que le macronecton devait être en général distribué entre 0 et 300 m de profondeur mais Josse *et al.* (2000) avaient observé des TS de poissons individuels jusqu'à 500 m de profondeur autour de DCP ancrés en Polynésie Française. De plus, des couches diffusantes profondes diurnes sont communément observées en dessous de 300 m (Lebourges-Dhaussy *et al.*, 2000). Une portée d'au moins 500 m semblait donc souhaitable d'un point de vue biologique.

L'analyse quantitative (écho-intégration) d'échantillons de densités acoustiques supérieures ou égales à -75 dB était possible jusqu'à 600 m en 38 kHz et 180 m en 120 kHz avec les transducteurs verticaux. La récurrence des émissions acoustiques était de l'ordre de 1.1 pings par seconde pour de telles portées. Cette cadence de tir permettait d'obtenir des valeurs de densité acoustique tous les 3 m lorsque le navire se déplaçait entre 6 et 7 nœuds et un recouvrement des faisceaux acoustiques à partir de 30 m de profondeur. La récurrence des tirs et la résolution horizontale étant suffisamment élevées, nous avons donc décidé d'enregistrer toutes les données acoustiques jusqu'à la portée maximum du sondeur en 38 kHz : 600 m.

- **Portée horizontale et oblique**

Les prospections horizontales et obliques ont été mises en œuvre avec le transducteur ellipsoïdal dont l'axe acoustique était incliné sous la surface. Cette inclinaison avait une influence importante sur la qualité des observations et la portée du sondeur. Les principales altérations de qualité et de portée du signal acoustique ont été observées lorsque le faisceau acoustique était proche de la surface. Dans cette situation, le lobe principal du faisceau pouvait intercepter la couche de bulles située en surface ou la surface elle-même et limiter drastiquement la portée du sondeur. La détection de la surface par les lobes secondaires du faisceau acoustique a également été observée et paraît inévitable en acoustique horizontale du fait de la géométrie du faisceau (Figure 30).



**Figure 30. Coupe latérale de la fonction de directivité d'un faisceau acoustique de 2.5° d'ouverture verticale dont l'axe est incliné de 3° sous la surface et qui est émis par un transducteur situé à 3 m (données constructeur).**

Le transducteur a été placé à 3 m, la profondeur maximale possible. Des marques angulaires (cf Figure 26d) ont été portées sur le support de la base à 0, 5, 10, 20, 30, 50, 70 et 90° sous l'horizontale. Le réglage de l'inclinaison de l'axe du faisceau acoustique restait cependant assez approximatif et les valeurs angulaires citées sont entachées d'une imprécision de quelques degrés. La figure ci-dessous illustre l'influence de l'inclinaison du transducteur sur le bruit et la portée acoustique (Figure 31).

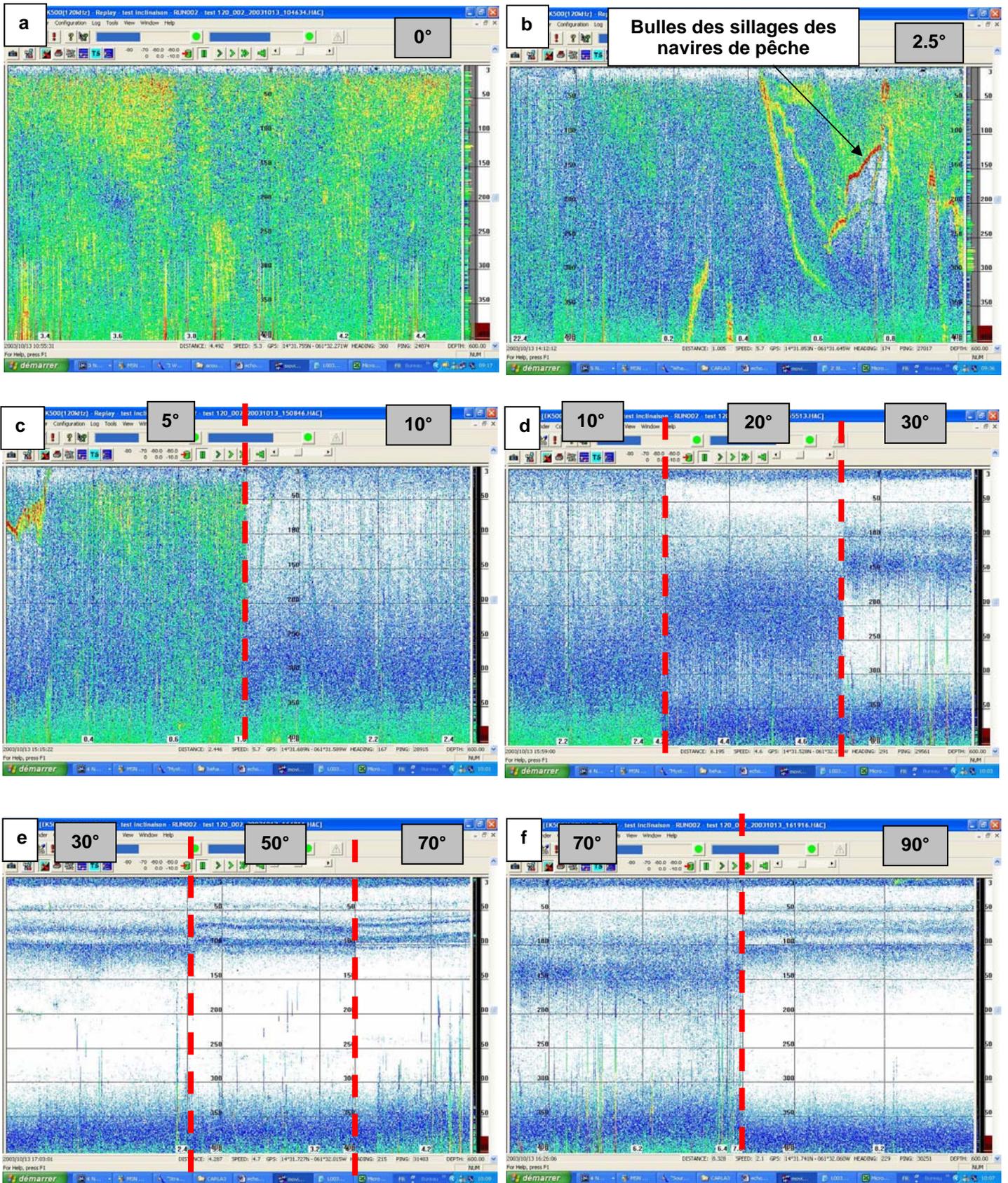
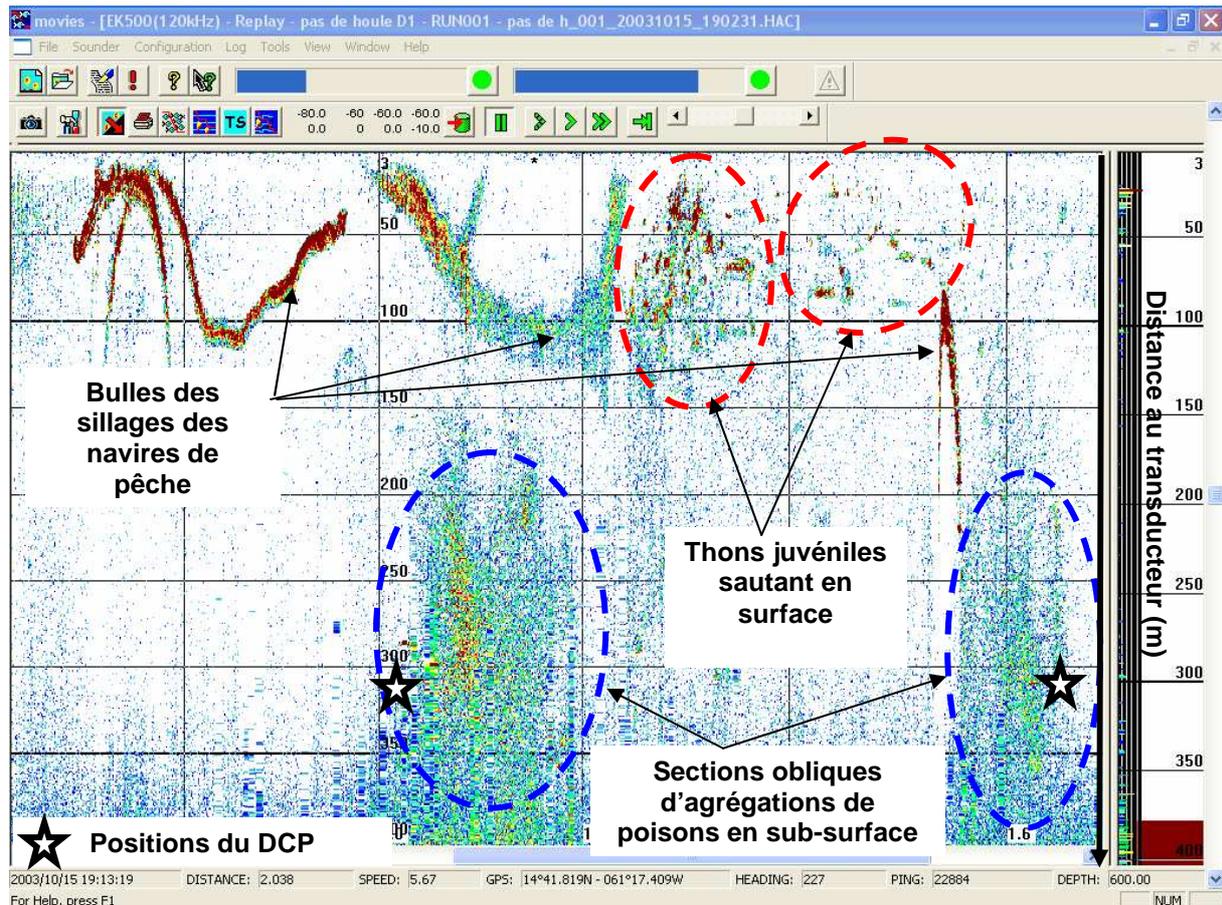


Figure 31. Echogrammes ( $S_v$ ) illustrant l'influence de l'inclinaison de l'axe du faisceau acoustique sous la surface (indiquée dans les cadres grisés) sur le bruit et la portée acoustique. Houle : 0.5m, seuil visualisation : -70dB.

La portée est réduite et le bruit acoustique important pour des inclinaisons du transducteur inférieure à 30°.

Dans le domaine angulaire de l'**acoustique horizontale** (0-2.5° sous la surface), le bruit acoustique est très important et la portée limitée par la couche de bulles d'air présente en surface (Figure 31a et b). Les bulles générées par les sillages des navires en pêche autour du DCP masquent de plus de grandes portions des échogrammes (Figure 31b). Les seules observations horizontales de bonne qualité ont été obtenues par temps extrêmement calme (Figure 32). Dans ce cas la portée horizontale était d'environ 350 m. **Du fait de l'influence de la couche de bulles de surface, les prospections en acoustique horizontale n'ont pas pu être exploitées quantitativement.**



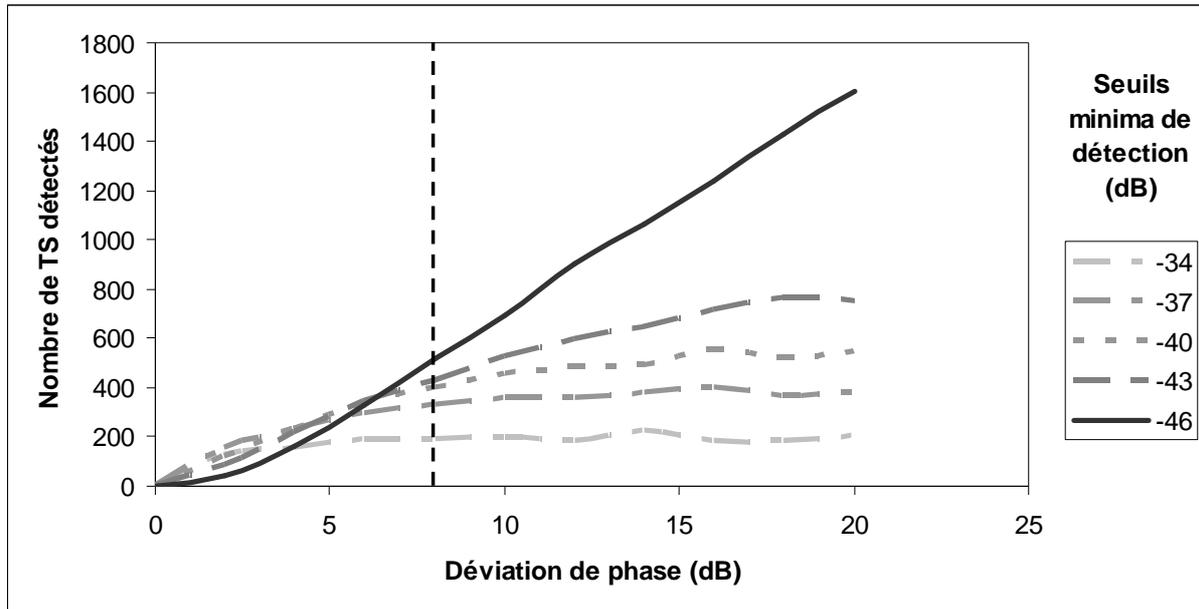
**Figure 32. Exemple d'échogramme ( $S_v$ ) obtenu en acoustique horizontale par temps très calme autour du DCP côtier. Base à 3m et axe acoustique incliné à 0° sous la surface. Pas de houle. Seuil de visualisation : -60dB.**

L'inclinaison du transducteur a été fixée à 30° en **acoustique oblique**, ce qui permettait de prospecter une couche de sub-surface allant de 0 à 200 m de profondeur en s'affranchissant de l'influence des bulles de surface. L'analyse quantitative (écho-intégration) des valeurs de densité acoustique ( $S_v$ ) supérieure ou égale à -75 dB était possible jusqu'à 350 m dans cette configuration. La portée du sondeur a donc été fixée à 350 m lors des prospections en acoustique oblique ce qui permettait d'obtenir une cadence de tir élevée (environ 1.5 pings par seconde).

- **Choix des paramètres de détection des cibles individuelles**

La déviation de phase (« phase deviation ») est un paramètre important pour filtrer les TS qui ne correspondent pas à un poisson individuel mais à plusieurs poissons séparés par une distance inférieure à la résolution verticale de l'échosondeur (Soule *et al.*, 1995;

Soule *et al.*, 1996). Nous avons testé la sensibilité du nombre de TS détectés à ce paramètre pour plusieurs seuils de TS sur plusieurs fichiers de données collectées *in situ*. La figure ci-dessous présente un exemple des résultats de ce test.



**Figure 33. Sensibilité du nombre de TS détectés au seuil minimum de détection et à la déviation de phase. La ligne verticale pointillée correspond à une déviation de phase égale à 8.**

Suite à ces tests, nous avons fixé la valeur de de la phase déviation à 8. Cette valeur correspond à la valeur de déviation de phase pour laquelle le nombre de TS détectés atteint un plateau dans les gammes de TS les plus fréquentes pour des thonidés (>-40 dB) (Bertrand et Josse, 2000b).

- **Influence des conditions météorologiques**

Le frottement du vent sur la surface de la mer et vraisemblablement les mouvements du navire, entraînent la formation d'une couche de bulles près de la surface qui réduit l'amplitude des échos reçus par l'échosondeur lorsque la profondeur de cette couche de bulles dépasse celle du transducteur (Simmonds et MacLennan, 2005). Il est difficile d'évaluer l'atténuation réelle du signal acoustique due à cette couche de bulles, dont l'épaisseur varie en fonction de l'intensité du vent et de l'état de la mer (Dalen et Løvik, 1981; Novarini et Bruno, 1982). Des calculs théoriques (Novarini et Bruno, 1982) et des observations *in situ* (Dalen et Løvik, 1981) ont cependant montré que cette atténuation pouvait atteindre plusieurs décibels et biaiser ainsi considérablement les estimations de densités acoustiques.

Ayant utilisé un navire de petite taille dans des mers parfois fortes, nous avons tenté d'obtenir une évaluation très grossière de l'ordre de grandeur de l'atténuation du signal acoustique engendrée par l'état de la mer lors de nos campagnes. Pour ce faire, nous avons relevé de jour à intervalles réguliers (toutes les 2 heures environ) la vitesse du vent et la hauteur de la houle. Une vitesse de vent moyenne a ensuite été calculée pour chacun des legs.

Une estimation de l'atténuation du signal acoustique causée par l'environnement (i.e. par la couche de bulles d'air générée par le vent et l'état de la mer)  $A_b$  (en dB) a été calculée pour chacun des legs à partir des équations de Novarini et Bruno (1982) présentées ci-dessous :

- pour les basses fréquences, 8-60 kHz :

$$A_b = 10^6 (0.9754 - 0.0895v_w + 0.002367v_w^2) f^{1.32} e^{(-1616.77zv_w^{-2.36})}$$

équation 9

- pour les hautes fréquences, 70-150 kHz :

$$A_b = 10^6 (5.98 - 0.551v_w + 0.0158v_w^2) f^{1.32} e^{(-2756.5zv_w^{-2.579})}$$

équation 10

avec :

$v_w$  = vitesse du vent en nœuds

$f$  = fréquence en kHz

$z$  = profondeur du transducteur en mètres ( $z=1$  dans notre cas)

Des valeurs de l'atténuation totale du signal acoustique (i.e. somme de l'atténuation due à l'environnement et de l'atténuation due aux mouvements du navire) observées *in situ* par Dalen et Løvik (1981) avec un transducteur situé à 5 m de profondeur et des forces de vent allant de 5 à 40 nœuds ont de plus été attribuée à chacun de nos legs, sur la base de la vitesse moyenne observée durant le leg.

Le tableau ci-dessous présente une synthèse de ces estimations d'atténuation :

**Tableau 15. Synthèse des estimations d'atténuations acoustiques dues aux conditions de mer durant les campagnes DAUPHIN.**

Fréquence – DCP	Estimation de l'atténuation causée par l'environnement (d'après Novarini et Bruno, 1982)		Estimation de l'atténuation totale (d'après Dalen et Løvik, 1981)	
	Moyenne (dB - %)	Ecart type (%)	Moyenne (dB-%)	Ecart type (%)
38 kHz – SP et CARLA	0.2 - 0.4	15	0.4 - 11	13
120 kHz – SP et CARLA	0.1 - 0.2	8	1.3 - 33	88
38 kHz – SP	0 – 0	0	0.3 – 7	4
120 kHz – SP	0 – 0	0	0.3 – 7	7
38 kHz – CARLA	0.4 – 10	21	0.6 - 15	19
120 kHz – CARLA	0.2 – 5	13	2.3 - 68	128

Les campagnes ont été réalisées avec des conditions de vent variant de 0 à 20 nœuds (1 nœud = 0.514 m.s<sup>-1</sup>) et à une vitesse moyenne de 7 nœuds (écart type : 3.6).

En 38 kHz, les estimations moyennes d'atténuation acoustique due aux conditions de mer allaient de 7 % (soit 0.3 dB) autour du DCP côtier SP à 15 % autour du DCP hauturier CARLA (0.6 dB) avec des écarts types relativement faibles. En 120 kHz, la moyenne et la variabilité de l'estimation d'atténuation étaient du même ordre de grandeur qu'en 38 kHz autour du DCP côtier mais étaient beaucoup plus importants autour du DCP hauturier. Cette large différence était due essentiellement à des estimations d'atténuation très fortes obtenues pour 3 campagnes (D11, D12 et D13) réalisées autour de CARLA, avec des vents supérieurs à 10 nœuds.

Les valeurs d'atténuation totale de Dalen et Løvik (1981) ont été mesurées avec un transducteur situé beaucoup plus profond (5 m) que dans le cas de notre étude, où les

transducteurs étaient situés à 1 m sous la surface. Les valeurs d'atténuation totale utilisées ici sont donc probablement sous estimées. Cependant, la comparaison d'estimations théoriques de valeurs d'atténuation dues à l'environnement avec des valeurs d'atténuation totale observées pour des fréquences allant jusqu'à 40 kHz a montré que l'atténuation totale observée était en général deux fois supérieur à l'atténuation théorique (Weston, 1989). L'ordre de grandeur des estimations de l'atténuation totale utilisées ici sont généralement plus de deux fois supérieures aux estimations de l'atténuation due à l'environnement, ce qui tend à prouver que les valeurs d'atténuations totales ne sont pas largement sous estimées et demeurent réalistes.

Les trois legs réalisés par vent fort autour de CARLA exceptés, nous avons considéré que l'ordre de grandeur des estimations d'atténuation totale était faible au regard des ordres de grandeur cités pour les autres sources d'erreur pouvant intervenir lors de campagnes acoustiques (cf. Simmonds et MacLennan (2005), p 376.). Nous avons donc considéré que, globalement, l'atténuation acoustique due aux conditions de mer n'avait pas induit un biais très important dans les densités acoustiques observées. Les résultats des 3 legs réalisés avec des forces de vent supérieures à 10 nœuds autour du DCP CARLA sont néanmoins à considérer en 120 kHz avec précaution, notamment lors de la phase de sélection visuelle des prospections à traiter.

- **Sélection et correction des données acoustiques**

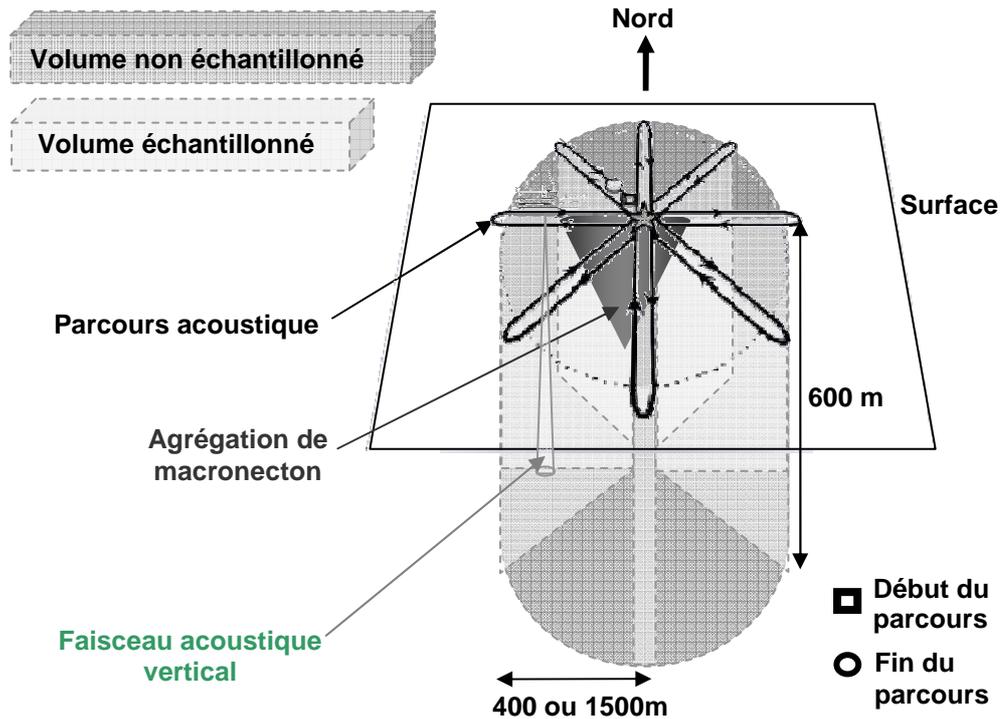
Chaque prospection acoustique analysée dans le cadre de cette thèse a été évaluée visuellement et corrigée manuellement à l'aide du logiciel Movies+ afin de corriger deux types d'artefact principaux :

- les **parasites électriques** causés par d'autres engins électriques connectés sur le même réseau que le sondeur ;
- le **bruit** apparaissant généralement au-delà de 200 m de profondeur lors des changements de cap du navire ou lorsque ce dernier suivait un cap moins favorable en terme de bruit rayonné par rapport à l'orientation du vent et de la houle.

- **Stratégie d'échantillonnage**

- **Acoustique verticale**

Les prospections en acoustique verticale ont été réalisées avec les deux transducteurs 38 et 120 kHz inclus dans la coque du Béryx. Le parcours acoustique utilisé est le parcours en étoile mis au point en Polynésie Française autour de DCP ancrés (Depoutot, 1987; Josse *et al.*, 1999) (Figure 34).



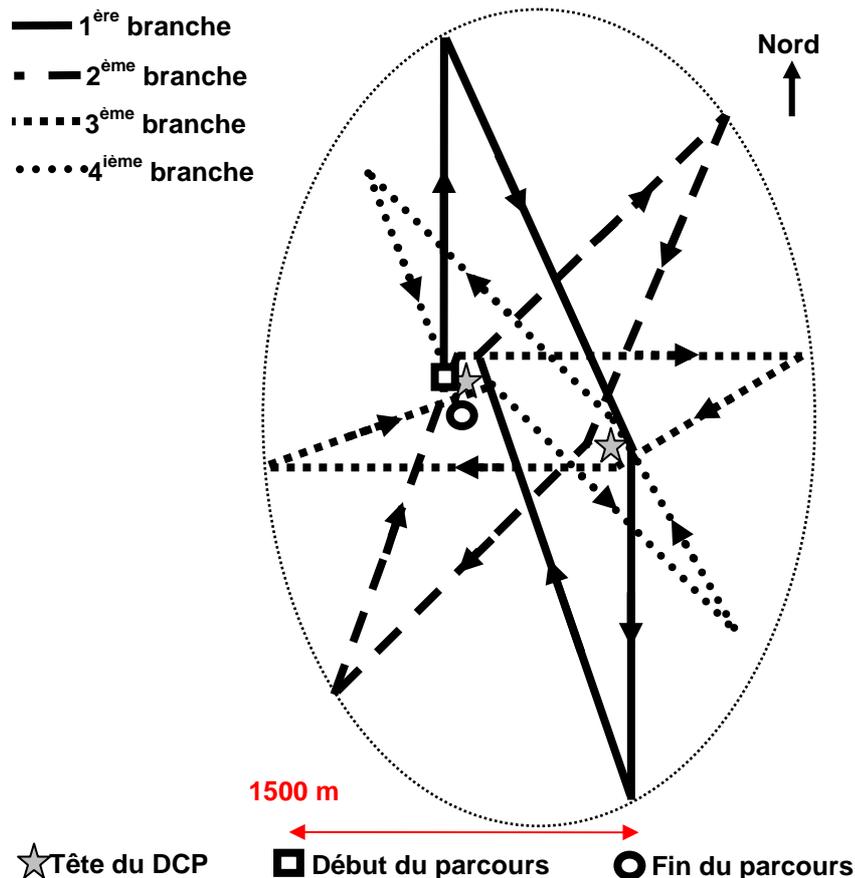
**Figure 34. Parcours en étoile utilisé en acoustique verticale autour de DCP ancrés en Martinique.**

Les parcours en étoile ont d'abord été réalisés comme en Polynésie dans un rayon de 1 500 m autour du DCP. La présence systématique des agrégations de macronecton dans un rayon de 400 m autour du dispositif lors des campagnes préparatoires nous a amené à réduire le rayon des parcours en étoile à 400 m.

Cette réduction du rayon du parcours a permis d'échantillonner les agrégations de macronecton à une échelle spatio-temporelle plus adaptée à leur distribution spatiale et à leur dynamique temporelle.

Un parcours en étoile élargi (i.e. dans un rayon de 1 500 m autour du DCP) a cependant été réalisé lors de chaque leg vers midi et minuit, afin de confirmer que les agrégations de macronecton étaient bien concentrées dans un rayon de 400 m autour du dispositif.

Autour du DCP bicéphale CARLA, le parcours en étoile élargi a été adapté afin d'échantillonner les 2 têtes du DCP de façon homogène (Figure 35).



**Figure 35. Parcours acoustique en étoile adapté pour échantillonner un DCP bicéphale.**

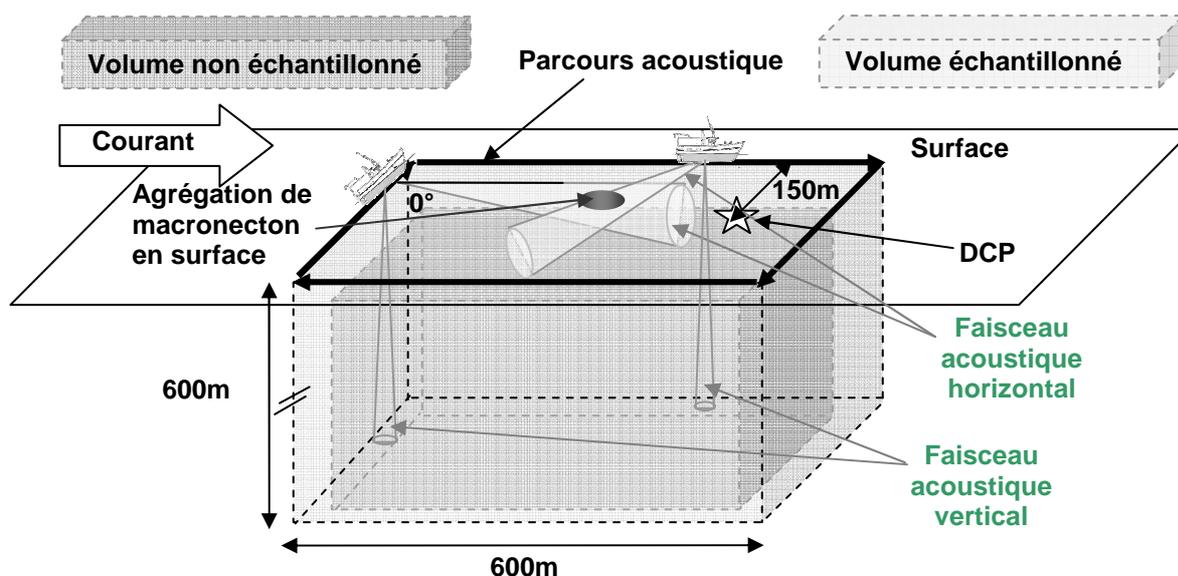
Les parcours en étoile étaient réalisés en 30 minutes environ à une vitesse de 6-7 nœuds, les parcours en étoile élargis en 2 heures. Les DCP n'étaient pas équipés d'un dispositif de positionnement actif, mais la position de leur tête était relevée à chaque passage lors des parcours en étoile. Le nombre de bouées en surface était relevé toutes les 2 heures au cours des campagnes, afin de reconstituer leur dérive et d'évaluer l'intensité du courant qui s'exerce sur les dispositifs.

Au cours des campagnes DAUPHIN, 144 parcours en étoile élargis et 339 parcours en étoile ont été réalisés, soit un total d'environ 460 heures d'acoustique verticale. De jour, les parcours en étoile étaient réalisés en moyenne toutes les 2 heures, avec un parcours en étoile élargi vers midi. De nuit, outre le parcours élargi vers minuit, un parcours en étoile était systématiquement réalisé avant le lever du jour. La dynamique des agrégations de macronecton était donc échantillonnée en moyenne par 5.5 parcours en étoile et 2 parcours en étoile élargis par période de 24 h, soit un total de 11 parcours étoile et 4 parcours élargis par mois autour de chaque DCP.

➤ **Acoustique horizontale**

Des observations acoustiques horizontales ont été réalisées afin de tenter d'échantillonner les couches très superficielles du système DCP (0-10 m).

Lors des prospections en acoustique horizontale, le Béryx réalisait des parcours rectangulaires de 600 m sur 300 m orientés dans la direction du courant (Figure 36).



**Figure 36. Parcours acoustique horizontal testé autour de DCP ancrés en Martinique.**

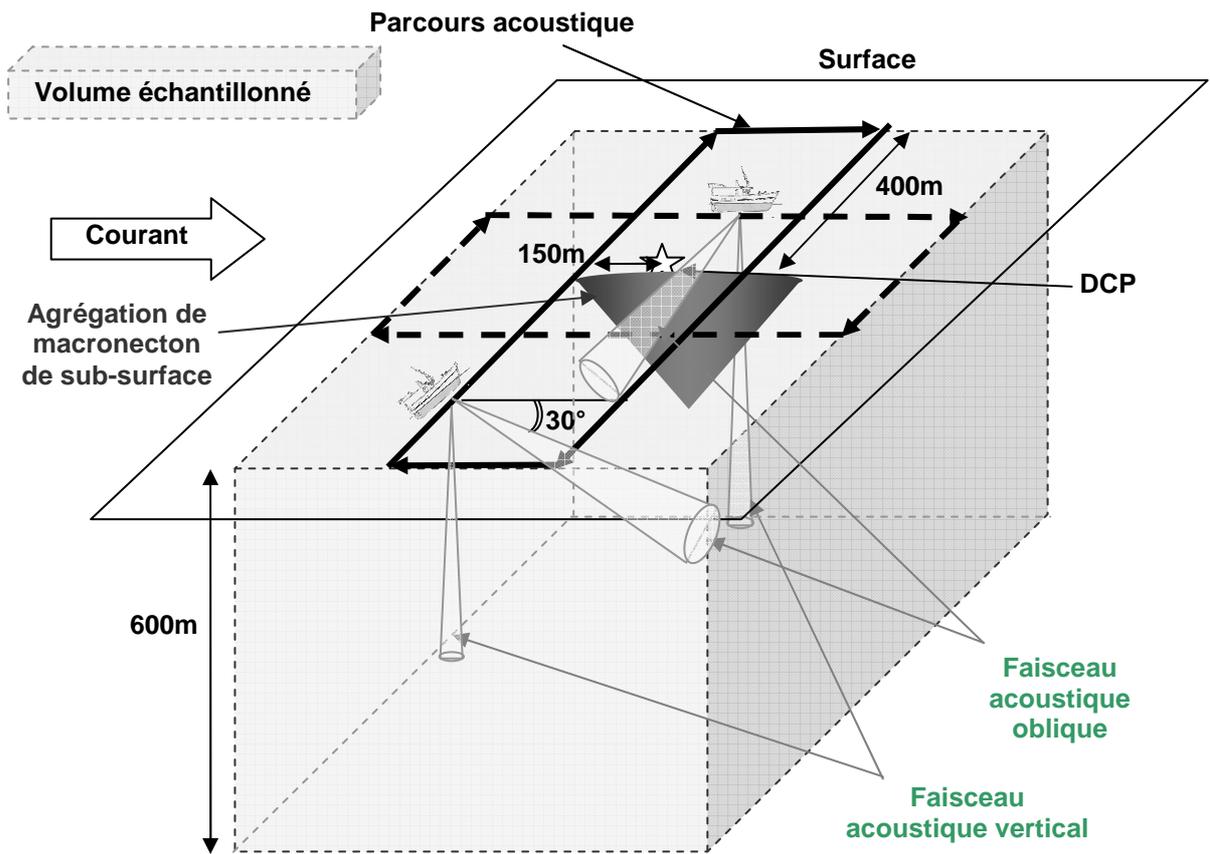
Ce parcours avait été conçu afin d'échantillonner principalement la zone située en amont du courant où les densités les plus importantes de macronecton avaient été observées. Le parcours était réalisé alternativement dans le sens des aiguilles d'une montre et dans le sens inverse, ce qui permettait d'échantillonner l'intérieur et l'extérieur de la zone rectangulaire incluant le DCP. Le transducteur 38 kHz vertical était actif durant ces prospections.

Un total de 18 prospections horizontales a été réalisé lors de la campagne d'essais technologiques d'octobre 2003 (D08) autour des DCP SP et CARLA, pour un total de 20 heures d'enregistrements acoustiques. **Du fait de l'influence des bulles de surface, les parcours acoustiques horizontaux n'ont pas été intégrés dans le protocole acoustique appliqué lors des campagnes suivantes.**

#### ➤ **Acoustique oblique**

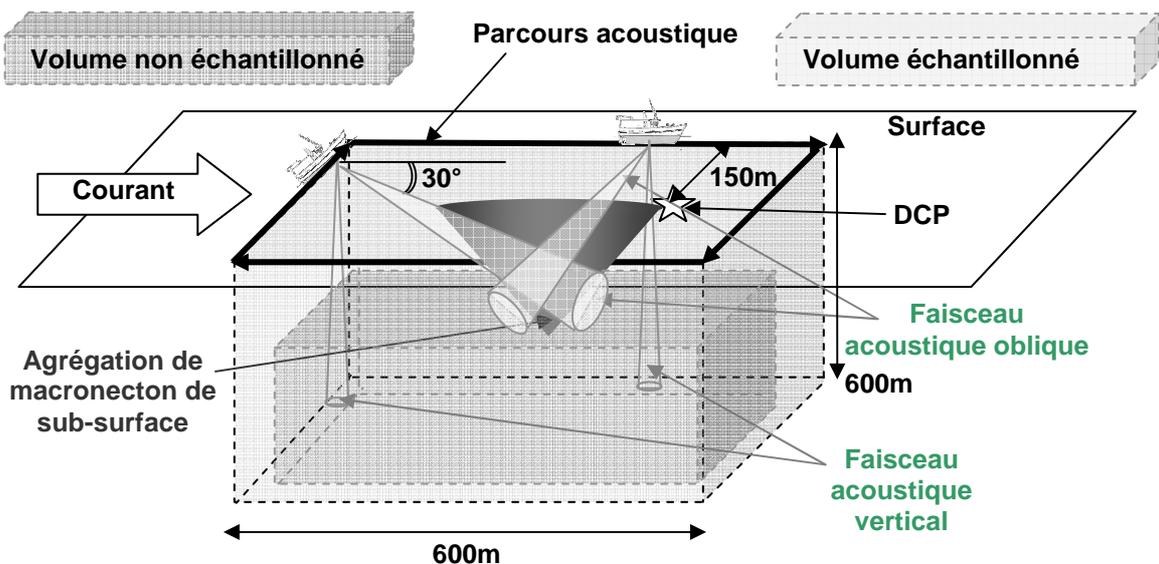
Des prospections acoustiques obliques ont été testées lors de la campagne d'essais technologiques d'octobre 2003 (D08), afin d'observer sous un angle différent les agrégations de macronecton de sub-surface détectées entre 30 et 150 m autour des DCP en acoustique verticale. Ce changement de point de vue devait permettre de valider le nombre et la morphologie des agrégations de macronecton présentes autour des DCP.

Des parcours acoustiques cruciformes furent d'abord réalisés jusqu'à 400 m de distance du DCP, afin de préciser la distribution horizontale des agrégations de macronecton de sub-surface. Ce genre de parcours acoustique permettait d'échantillonner l'ensemble du système DCP dans la limite de la portée de l'échosondeur (Figure 37). **Il a ainsi permis de déterminer qu'il n'existait qu'une seule agrégation de macronecton de sub-surface autour des DCP prospectés.**



**Figure 37. Parcours acoustique oblique cruciforme testé autour de DCP ancrés en Martinique.**

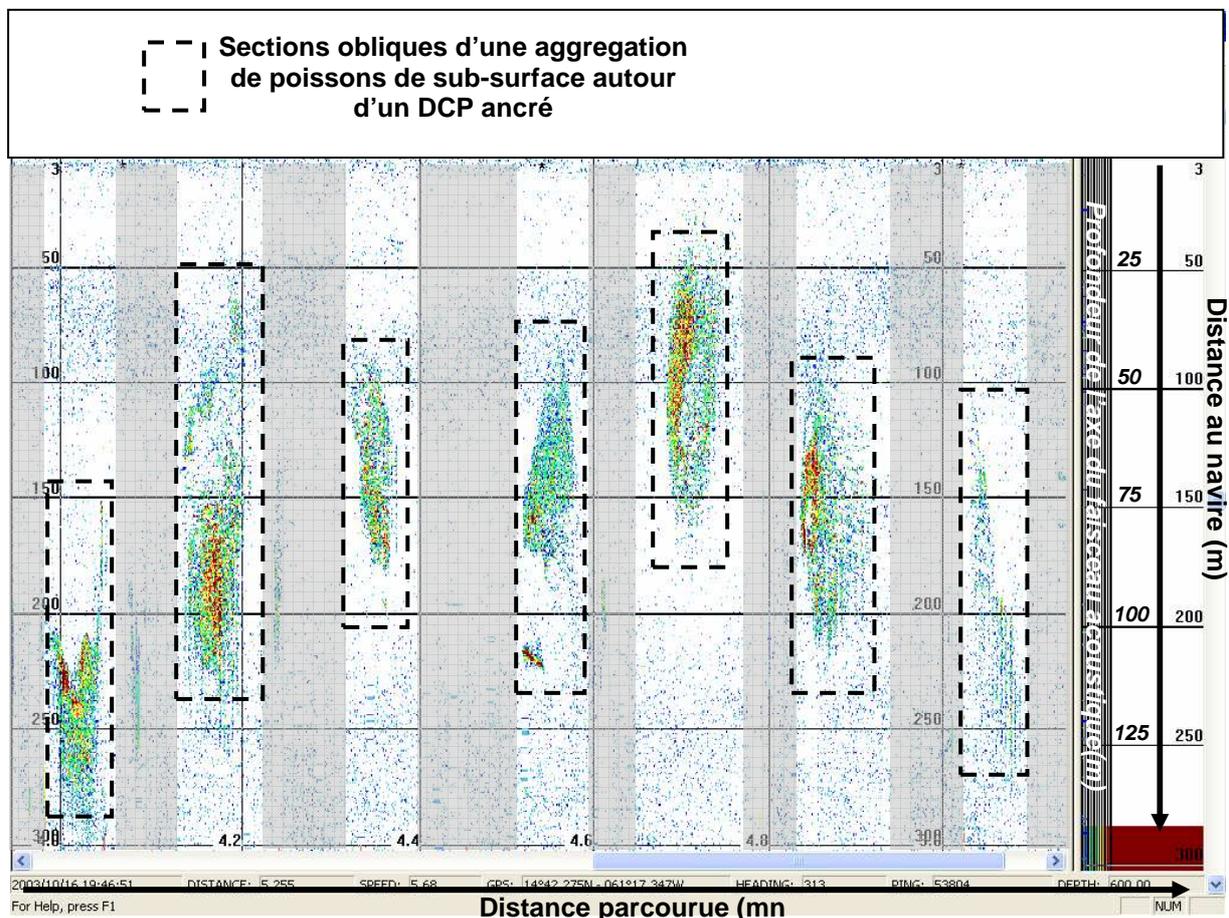
Un parcours rectangulaire centré sur cette agrégation de sub-surface et orienté par rapport au courant fut ensuite mis au point afin de l'échantillonner au mieux et préciser sa morphologie (Figure 38).



**Figure 38. Parcours acoustique oblique rectangulaire conçu pour observer les agrégations de macronecton de sub-surface autour des DCP ancrés en Martinique.**

Ce genre de parcours oblique fut ensuite utilisé en routine lors des campagnes suivantes (D09 à D14). Il était mis en œuvre après un parcours acoustique vertical en étoile, au cours duquel l'agrégation de macronecton de sub-surface apparaissait suffisamment dense et proche de la surface. L'inclinaison du transducteur oblique était alors réglée entre 20 et 30°, en fonction de la profondeur moyenne de l'agrégation évaluée en acoustique verticale et la perche était déployée.

Le Béryx effectuait un premier passage à environ 150 m de la tête du DCP pour détecter l'agrégation de sub-surface dans le faisceau du transducteur oblique. Lorsque l'agrégation était détectée, le navire gardait un cap constant et la position de l'agrégation était surveillée sur l'écran du sondeur. Lorsque le faisceau atteignait le bord de l'agrégation, le navire entamait un virement de 90° sur tribord. L'agrégation sortait alors du faisceau du sondeur oblique et ne réapparaissait que lorsque le navire suivait de nouveau un cap constant après le virement (Figure 39). Cette manœuvre répétée 4 fois permettait d'observer sous tous les angles l'agrégation de sub-surface en acoustique oblique au cours d'un intervalle de temps de 5 minutes. Ce genre de parcours rectangulaire était répété 3 ou 4 fois durant chaque prospection oblique qui durait en moyenne 15 minutes.



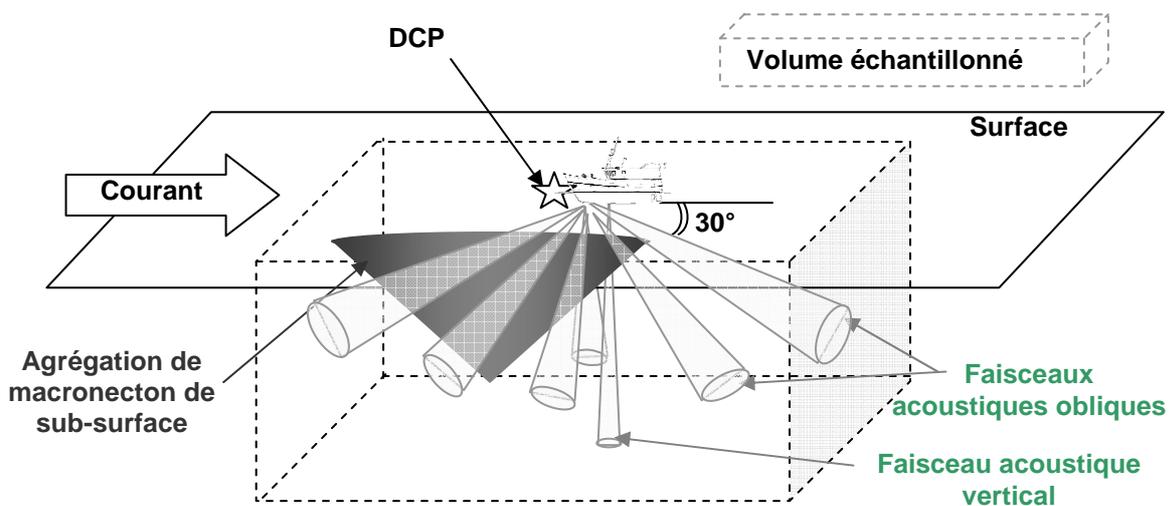
**Figure 39. Echogramme d'une prospection oblique rectangulaire autour d'un DCP ancré en Martinique. Les zones grisées correspondent aux portions du parcours pour lesquelles le cap du navire n'était pas constant.**

Les changements de cap et la forme des parcours acoustiques étaient contrôlés avec le logiciel de navigation Olex. L'heure de début et de fin de chaque virement étaient notées dans le journal du sondeur, afin de pouvoir exclure de l'analyse des données les portions d'échogramme où le cap du navire n'était pas constant (Figure 39).

Le transducteur vertical 38 kHz était actif durant les prospections obliques. La distance du navire au DCP pouvait ainsi être augmentée lorsque l'agrégation de sub-surface était détectée sur le sondeur vertical.

Entre octobre 2003 et avril 2004, 53 parcours rectangulaires en acoustique oblique ont été réalisés autour des DCP SP et CARLA au cours des campagnes D08 à D14.

Des observations en acoustique oblique furent également réalisées en point fixe, lorsque le Béryx était amarré au DCP ancré, afin de préciser la structure et la dynamique interne des agrégations de macronecton de sub-surface. Ces observations étaient mises en œuvre lorsque le courant était très faible ou lorsque le vent et le courant étaient orientés dans des directions opposées, afin de ne pas déplacer le DCP. Le transducteur ellipsoïdal était incliné entre 20 et 30° sous la surface et était orienté dans un premier temps en direction du DCP. Des enregistrements acoustiques de 15 minutes étaient ensuite réalisés en effectuant régulièrement une rotation de la perche de 45°, jusqu'à avoir couvert l'ensemble des secteurs angulaires autour du navire (Figure 40).



**Figure 40. Schéma des observations en acoustique verticale et oblique en point fixe amarré au DCP.**

Le transducteur vertical 38 kHz était actif durant ces observations acoustiques obliques au point fixe, ce qui permettait d'étudier simultanément la dynamique des agrégations de macronecton sous le navire et dans les secteurs angulaires observés en acoustique oblique.

En acoustique oblique en point fixe, 2 observations ont pu être réalisées en novembre 2003 autour du DCP CARLA.

### **2.3.3.3. Pêches expérimentales et commerciales**

- **Pêches expérimentales**

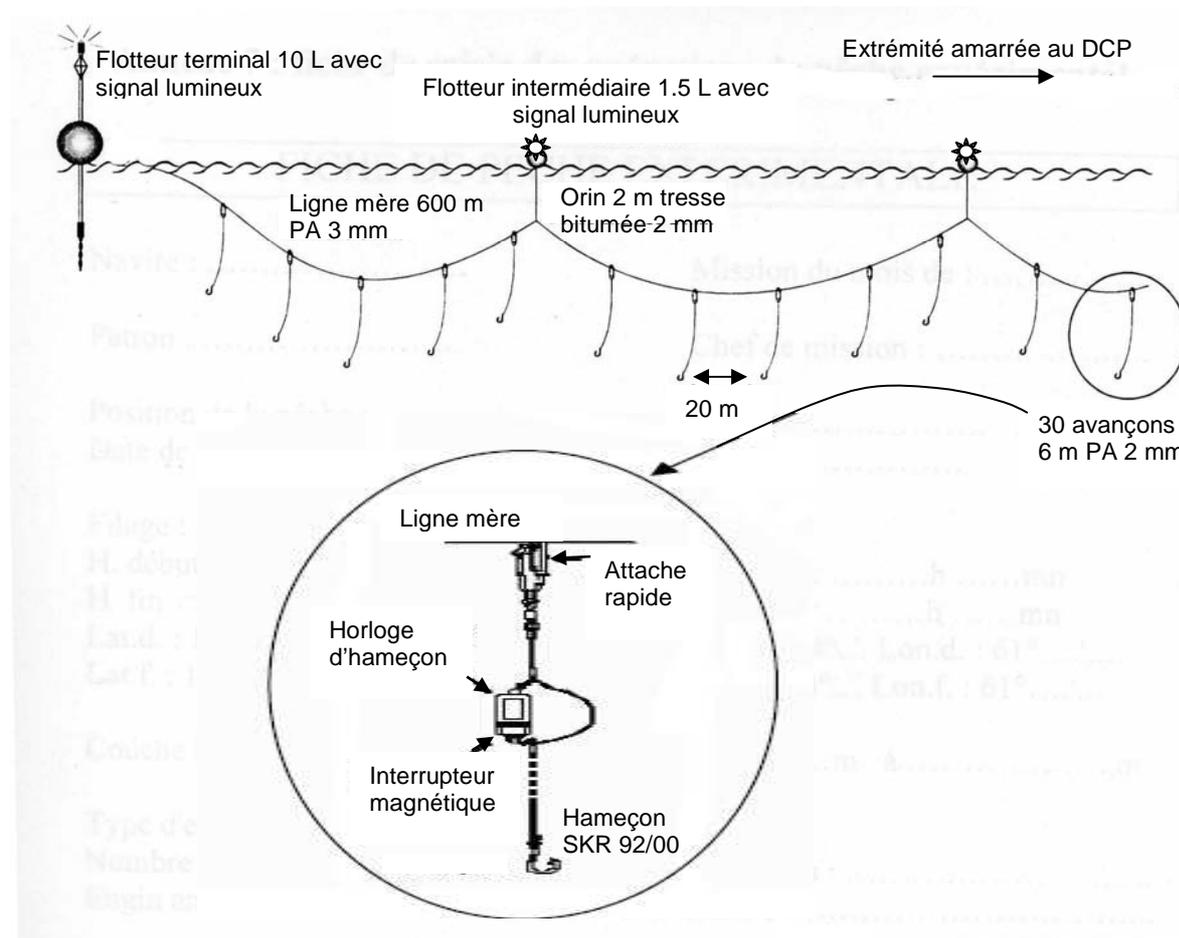
- **Palangre instrumentée**

Une palangre composée d'une ligne mère en nylon monofilament 3 mm de 2 000 m de long grée de 100 avançons en monofilament 2 mm de 6 m équipés d'hameçons SKR 92/02 a été utilisée durant les campagnes. Cette palangre a été équipée d'horloges d'hameçons (Micrel) se déclenchant lors de la capture d'un poisson, ce qui permettait de déterminer l'heure de la capture lors du relevage de l'engin. Les hameçons de cette palangre

étaient appâtés au calmar décongelé et les avançons équipés de leurres phosphorescents de type cyalume.

Durant les 4 premières campagnes en routine (D03 à D06), la totalité de la palangre était amarrée chaque soir vers 19 h au DCP avec un flotteur intermédiaire en son milieu et une bouée à son extrémité. Un capteur de profondeur/température (Micrel P2T) était fixé entre chaque bouée afin de déterminer la profondeur maximale atteinte. La gamme de profondeur prospectée par l'engin s'étendait en moyenne de 10 à 250 m. La palangre était relevée le lendemain matin vers 8 heures. La palangre a été calée 15 fois dans cette configuration de sub-surface.

Les captures enregistrées avec ce type de gréement étaient faibles et surtout composées de thons noirs de 50 cm de long ayant mordu sur les hameçons les plus superficiels et proches du DCP. La palangre a donc été modifiée afin de prospecter essentiellement la couche de surface proche du DCP. La longueur de la ligne mère de la palangre a été réduite à 600 m et le nombre des avançons à 30. La palangre était maintenue très près de la surface par une bouée terminale et des petites bouées intermédiaires (Figure 41).



**Figure 41. Schéma de la palangre de surface amarrée de nuit au DCP lors des campagnes DAUPHIN (adapté de Taquet *et al.*, 1998 et Bertrand, 1998).**

Ce nouveau gréement a permis d'équiper chacune des têtes du DCP bicéphale d'une palangre. La gamme de profondeur prospectée s'étendait alors de 0 à 30 m. Lors des 8 dernières campagnes en routine, 32 palangres ont été calées dans cette configuration.

Au total, 47 palangres ont été calées lors des campagnes DAUPHIN, représentant un effort total de 2 075 hameçons.

### ➤ **Autres techniques de pêche**

Des lignes de traîne de surface équipées de leurres artificiels ont été déployées lors des prospections acoustiques autour des DCP lorsque l'équipage était disponible et que le nombre d'embarcations de pêche autour du DCP le permettait. L'effort déployé a donc été très irrégulier et est difficilement quantifiable.

Un filet maillant dérivant de 300 m de long et 30 m de chute, du type de ceux utilisés dans le Golfe de Gascogne pour pêcher le germon, a été testé de nuit au début des campagnes. L'irrégularité des captures obtenues et la manutention importante que nécessitait cet engin nous ont amené à ne pas poursuivre cette expérience.

### ➤ **Résultats**

Un total de 398 poissons ont été échantillonnés de mai 2003 à avril 2004, soit une moyenne de 40 par campagne, mais avec de fortes fluctuations d'une campagne à l'autre (Tableau 16).

**Tableau 16. Bilan des effectifs des captures des pêches expérimentales réalisées lors des campagnes DAUPHIN.**

<b>Engin</b>	<i>mai-03</i>	<i>juin-03</i>	<i>juil-03</i>	<i>sept-03</i>	<i>oct-03</i>	<i>nov-03</i>	<i>déc-03</i>	<i>févr-04</i>	<i>mars-04</i>	<i>avr-04</i>	<b>Total</b>	<b>Moy.</b>
<i>Bidon</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	<b>1</b>	<b>0.1</b>
<i>Filet maillant</i>	147	2	66	0	0	0	1	0	0	0	<b>216</b>	<b>22</b>
<i>Ligne à main</i>	0	0	26	17	1	0	0	3	0	1	<b>48</b>	<b>5</b>
<i>Palangre</i>	3	0	2	4	0	9	11	3	0	0	<b>32</b>	<b>3</b>
<i>Traîne</i>	0	1	12	8	25	7	0	12	12	24	<b>101</b>	<b>10</b>
<b>Total</b>	<b>150</b>	<b>3</b>	<b>106</b>	<b>30</b>	<b>26</b>	<b>16</b>	<b>12</b>	<b>18</b>	<b>12</b>	<b>25</b>	<b>398</b>	<b>40</b>

Les nombres moyens mensuels de poissons échantillonnés par pêches commerciales et expérimentales étaient identiques autour des 2 DCP étudiés lors des campagnes.

Les CPUE moyennes de la palangre de surface de nuit, exprimées en nombre de poissons pour 100 hameçons, s'élèvent à 1.5.

### • **Echantillonnage des pêches commerciales**

Les captures des pêcheurs artisans réalisées autour des DCP ancrés étudiés lors des campagnes DAUPHIN ont été partiellement échantillonnées par des observateurs embarqués.

Les embarquements ont été réalisés de façon opportuniste, en fonction de la disponibilité des pêcheurs et ont permis d'échantillonner 49 sorties de février 2003 à avril 2004. Sur ces 49 sorties, 69 % ont été réalisées autour des DCP étudiés durant la période des campagnes et 31 % autour d'autres DCP et/ou hors de la période des campagnes. Les poissons capturés lors de 34 sorties ont ainsi été mesurés d'avril 2003 à avril 2004 au cours des 12 campagnes d'acquisition de données en routine, soit une moyenne de 0.6 sortie échantillonnée par leg (écart type = 0.6). Les observateurs embarqués ont échantillonné 1 248 poissons de février 2003 à avril 2004, dont 755 (60%) autour des 2 DCP étudiés et 599 (48%) au cours des campagnes DAUPHIN.

#### 2.3.3.4. Observations vidéo sous-marines

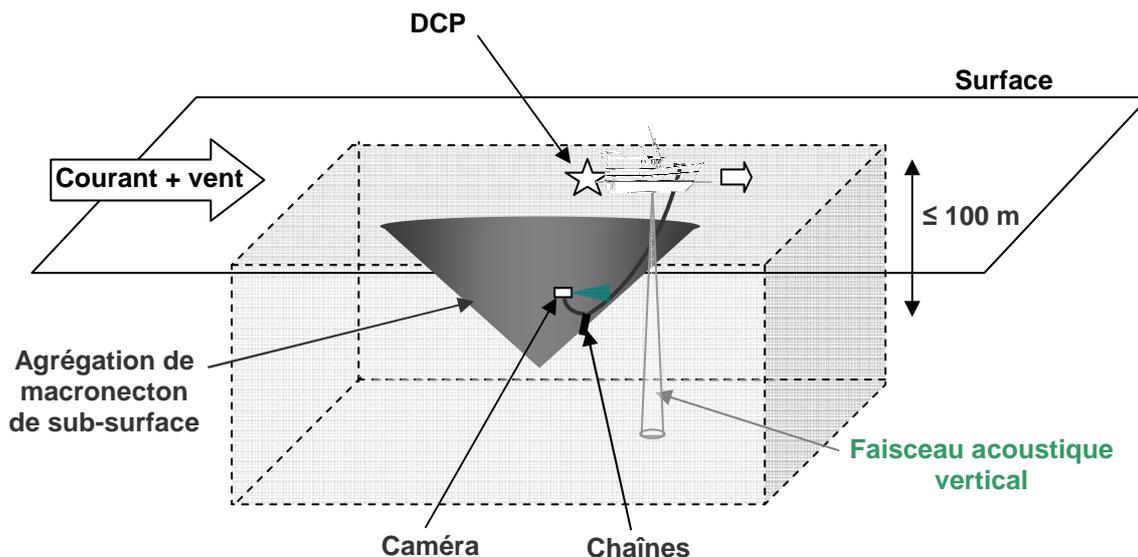
- Description du système vidéo

Le système vidéo utilisé lors des campagnes DAUPHIN était composé d'une caméra de vidéo surveillance couleur analogique (Sony SST DC 50 AP) incluse dans un caisson étanche conçu par P. Gervain pour réaliser des travaux sous-marins. La caméra était reliée au bateau par un câble coaxial de 150 m attaché le long d'un orin polypropylène de 12 mm. Le câble coaxial fournissait l'alimentation électrique à la caméra et assurait le transfert du flux vidéo. Des ailerons étaient fixés à l'arrière du caisson étanche, afin de maintenir la caméra orientée dans l'axe du courant. Une bouée de chalut et des petits flotteurs étaient amarrés sur le câble en arrière du caisson, afin de lui conférer une flottabilité nulle et de régler son assiette horizontale. La profondeur de la caméra était ajustée avec le vire filet du navire. Un profondimètre de plongée (Uwatec) avait été fixé sur le caisson au bout d'un bras dans le champ de la caméra afin de pouvoir contrôler sa profondeur d'immersion (Figure 42).



**Figure 42. Caméra vidéo sous-marine dans son caisson étanche prête à être immergée via le vire filet (photo ©Ifremer M. Doray).**

Le pilonnement de la camera induit par les mouvements du navire était limité par la fixation sur l'orin de chaînes 50 m en avant de la caméra (Figure 43).



**Figure 43. Schéma d'une prospection vidéo en dérive autour d'un DCP ancré.**

Le signal vidéo était visualisé en temps réel sur un moniteur dans la timonerie du « Béryx » et enregistré directement sur support DVD au moyen d'un graveur de DVD vidéo (Pioneer DVR-7000).

- **Stratégie d'échantillonnage**

Les observations vidéo ont été réalisées en dérive et en point fixe, lorsque le « Béryx » était amarré au DCP.

Les prospections en dérive étaient mises en œuvre après un parcours étoile, lorsque les agrégations détectées étaient suffisamment denses et proches de la surface. Les observations étant réalisées en lumière naturelle, la profondeur maximale d'observation était en effet limitée par la luminosité en surface et la turbidité. Les observations étaient communément réalisées entre 30 et 50 m de profondeur et jusqu'à 100 m lorsque la turbidité était particulièrement faible. La caméra était mise à l'eau en amont de l'agrégation de macronecton détectée au sondeur et le navire passait au dessus de celle-ci en dérivant (Figure 43). La profondeur de la caméra était modifiée en cours de dérive au moyen du vire filet ou en embrayant le moteur du navire, en fonction de la profondeur de l'agrégation détectée au sondeur. Durant les campagnes DAUPHIN, 45 prospections vidéo en dérive d'une heure en moyenne ont été réalisées.

Lorsque le courant le permettait, le « Béryx » était amarré au DCP et des observations vidéo étaient réalisées de la même manière au point fixe. Un total de 12 prospections de ce genre d'une durée moyenne d'1h 45 ont été conduites.

Les données acoustiques verticales étaient enregistrées durant les prospections vidéo afin de collecter des valeurs de TS de poissons individuels à faible vitesse et d'étudier la dynamique interne des agrégations. Un total de 66 h de données vidéo et acoustique en dérive ou au point fixe ont ainsi été archivées.

## 2.3.4. Echantillonnage de l'environnement biotique

### 2.3.4.1. Echelles et méthodes d'observation

- **Etude de la production primaire à méso-échelle**

L'abondance en consommateurs primaires micronectoniques n'est généralement pas proportionnelle à la production primaire phytoplanctonique. Les maxima de biomasse phytoplanctoniques et micronectoniques sont en général observés avec un décalage spatial (Bertrand *et al.*, 1999b) et/ou temporel (Maury, 1998) significatifs. Comme nous l'avons vu au paragraphe 1.1.2.2, la concentration en Chl-a de surface issue d'observations satellitaires de couleur d'eau est cependant corrélée dans une certaine mesure avec les incursions des panaches des fleuves amazoniens dans la zone de la Martinique. La concentration en Chl-a de surface peut à ce titre constituer un marqueur intéressant des changements importants induits par ces incursions d'eau dessalée sur l'environnement biotique des agrégations de macronecton autour de DCP ancrés. Des cartes de concentration de Chl-a en surface dans la zone des Petites Antilles ont ainsi été utilisées afin de déterminer l'influence des fleuves amazoniens à méso-échelle durant les campagnes.

- **Etude des couches diffusantes à échelle fine**

La caractérisation du micronecton a été entreprise afin d'estimer un indice de richesse trophique du milieu et de déterminer s'il existait une relation entre cet indice et la biomasse de macronecton agrégée autour du DCP. L'acoustique sous-marine a été le principal outil utilisé pour caractériser les couches diffusantes de plancton/micronecton autour des DCP ancrés lors des campagnes. Le point focal de l'étude étant les agrégations de macronecton, la structure du micronecton n'a été observée que lors des prospections acoustiques en étoile visant à caractériser les agrégations de macronecton. Le micronecton a donc été étudié à une échelle spatiale horizontale qui était manifestement trop fine pour observer les structures pouvant représenter une source de nourriture significative pour le macronecton agrégé autour du DCP. L'échelle spatiale horizontale des prospections acoustiques en étoile permettait a priori d'échantillonner à une échelle adaptée les plus petits agrégats diurnes de micronecton observés par Ménard et Marchal (2003) mais pas les clusters de plusieurs kilomètres de long au sein desquels se nourrissent les thons étudiés par ces auteurs. Les précédentes études acoustiques s'intéressant aux relations thons-micronecton ont ainsi été menées à méso-échelle spatiale (sensu Haury *et al.*, 1978) (Bertrand *et al.*, 1999b; Lebourges-Dhaussy *et al.*, 2000; Ménard et Marchal, 2003). **L'échelle spatiale horizontale très limitée de notre étude centrée sur les agrégations de macronecton introduit vraisemblablement un biais dans l'estimation de la structuration spatiale horizontale du micronecton.**

La portée verticale de l'échosondeur n'a permis l'observation de la faune micronectonique que dans les zones épi, méso et infra-pélagiques (0-600 m). La résolution fine des observations acoustiques était cependant adaptée pour observer de la dynamique temporelle verticale de ces peuplements. La distance minimale de résolution des cibles individuelles de l'échosondeur ne permettait pas d'étudier les organismes micronectoniques à l'échelle de l'individu mais de l'agrégat. Les observations globales de la structure du micronecton ont été complétées par des chalutages mésopélagiques afin de déterminer sa composition spécifique à échelle spatio-temporelle plus fine.

Les migrations verticales nocturnes du micronecton bathypélagique vers la surface augmentent considérablement la diversité des proies disponibles dans la zone épipélagique pendant la nuit (Bertrand *et al.*, 1999b; Watanabe *et al.*, 1999). Le chalut mésopélagique a donc été utilisé exclusivement de nuit pour limiter les phénomènes d'évitement visuel et obtenir une estimation la plus exhaustive possible de la diversité spécifique des proies potentielles du macronecton agrégé autour des DCP ancrés.

#### 2.3.4.2. Cartes de concentration en chlorophylle-a de surface

Les cartes de concentration en Chl-a de surface dans la zone des Petites Antilles issues du capteur Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer (MODIS) nous ont été fournies par D. Dagnone (IRD, US025) à partir de données obtenues pour toute la période des campagnes via le Distributed Active Archive Center (DAAC) du Goddard Space Flight Center de la NASA. Les concentrations en Chl-a ont été estimées en utilisant les algorithmes et les corrections les plus récentes suggérées par la NASA (Carder *et al.*, 2003). Les cartes utilisées ont été obtenues en moyennant avec une résolution de 4 km les observations réalisées tous les deux jours sur une période de huit jours, afin de lisser les effets de la présence de nuages, qui empêchent les observations. Les concentrations de Chl-a obtenues seraient représentative de la production primaire dans les 10 premiers mètres de profondeur (Aguirre-Hernandez *et al.*, 2004).

#### 2.3.4.3. Chalutages mésopélagiques

- **Le chalut mésopélagos Ifremer**

Un chalut mésopélagique développé par l'Ifremer (Meillat, 2002) a été utilisé pour échantillonner les organismes micronectoniques (entre 1 et 10 cm) autour des DCP ancrés en Martinique. Ce chalut est inspiré du modèle « Isaac Kidd » et a été modifié afin de permettre une mise en œuvre simplifiée (remorquage par une seule fune et absence de panneaux (plan en annexe 3)). La fune utilisée lors des campagnes DAUPHIN était un orin en polypropylène de 14 mm de diamètre. L'ouverture du chalut était assurée par des dispositifs spéciaux de mise en place rapide : aéroplanes fixés sur la corde de dos pour l'ouverture verticale et parachutes assurant l'ouverture latérale (Figure 44 et annexe 3).



**Figure 44. Chalut mésopélagos Ifremer (photo ©Ifremer M. Meillat).**

Une chaîne était également fixée sur la ralingue inférieure et le lestage était complété par des morceaux de chaîne accrochés sur la fune, en fonction de la profondeur à atteindre. L'engin disposait de 7 m<sup>2</sup> de surface d'ouverture, d'un cul à mailles fines (4 mm) et pouvait être remorqué à des vitesses relativement élevées (2 à 3 noeuds) avec une grande stabilité en pêche.

En l'absence d'un dispositif de contrôle de la profondeur d'immersion en temps réel, un capteur de profondeur (Micrel P2T) était fixé sur la corde de dos afin de déterminer a posteriori le profil bathymétrique suivi par le chalut et établir des relations entre la profondeur atteinte, la longueur de fune, le lestage et le régime moteur.

Sur ce genre de chalut, un échappement des grandes tailles de micronecton demeure inévitable, ainsi qu'une percolation des plus petits organismes à travers les mailles de la « chaussette » sous la pression de l'eau (Bertrand, 1998). Les quantités de micronecton capturées étaient en effet indépendantes de la durée du trait.

#### • **Protocoles et données récoltées**

Le chalut mésopélagique a été utilisé de nuit afin d'échantillonner les couches micronectoniques les plus denses détectées au sondeur entre 0 et 100 m de profondeur. La durée d'un trait était généralement de 60 minutes à 2-3 nœuds avec 15 minutes de filage/stabilisation du chalut, 30 minutes de pêche effective et 15 minutes de virage. La quantité de micronecton capturée lors de ces traits était généralement faible (moins d'un kilogramme). Le cul du chalut était rincé au dessus d'un tamis à mailles de 0,5 mm après chaque trait. Les organismes retenus par le tamis étaient congelés à bord du Béryx (Chantrel *et al.*, sous presse). Des traits plus longs (jusqu'à 4 heures) ont été réalisés sans augmentation significative du volume de micronecton capturé.

Les données d'acoustique verticale étaient archivées durant les chalutages afin de préciser la composition générale des couches micronectoniques observées au sondeur à partir des résultats des chaluts. Durant les campagnes DAUPHIN, 48 chalutages mésopélagiques ont été réalisés autour des DCP ancrés étudiés. Lors de la dernière campagne, 21 chalutages additionnels ont été réalisés afin d'étudier l'évolution de la structure et la composition des couches diffusantes de la côte vers le large (Chantrel *et al.*, sous presse).

Les échantillons de micronecton ont été décongelés, puis triés par grands groupes taxonomiques et conservés dans une solution d'eau de mer formolée à 5%. Les organismes gélatineux (siphonophores, méduses...) et les chaetognathes ont été éliminés durant la phase de tri, du fait des difficultés inhérentes à leur tri, comptage et identification, de même que les débris de végétaux et les éléments inorganiques. Les organismes ont ensuite été comptés et identifiés le plus précisément possible. La longueur standard de chaque poisson a été mesurée au millimètre inférieur et la moyenne calculée pour chaque taxon dans chaque coup de chalut (Chantrel *et al.*, sous presse). Les densités des organismes dans le milieu ont été calculées en divisant le nombre d'individus capturés par coup de chalut par le volume d'eau filtrée (Chantrel *et al.*, sous presse).

### **2.3.5. Echantillonnage de l'environnement abiotique**

#### **2.3.5.1. Méthodes et échelles d'observation**

Dans le biome pélagique tropical, les variations des paramètres de l'environnement abiotique sont beaucoup plus importantes et se manifestent à des échelles beaucoup plus fines dans le plan vertical que dans le plan horizontal (Longhurst, 1998). L'échelle à partir de laquelle l'hétérogénéité spatiale horizontale des paramètres de l'environnement abiotique pouvant influencer les agrégations de macronecton se fait sentir (échelles grossière à méso, sensu Hauray *et al.*, 1978) est ainsi très largement supérieure à l'échelle spatiale de notre étude. Nous n'avons donc pas mesuré l'hétérogénéité spatiale horizontale des paramètres de l'environnement abiotique et limité nos investigations à l'hétérogénéité spatiale verticale de ces paramètres en réalisant des profils verticaux.

Des profils verticaux de température, salinité, d'oxygène dissous et de courant ont ainsi été réalisés toutes les 24h dans la gamme de profondeur échantillonnée par

l'échosondeur (0-600 m), lors des campagnes autour des DCP ancrés. Cette fréquence a permis de vérifier la stabilité inter-journalière des principaux paramètres physiques influant sur la distribution du macro et micronecton mais n'a pas permis de saisir les variations de lumière et de courant ou la propagation des ondes internes qui interviennent à des échelles temporelles plus fines.

La fréquence d'échantillonnage élevée des appareils utilisés (1 seconde) permettait d'évaluer la variabilité des paramètres hydrologiques à une échelle spatiale verticale fine (couches de 10 m de haut), bien adaptée à l'étude de l'influence de l'environnement biotique sur les agrégations de macronecton.

### **2.3.5.2. Matériel utilisé**

La température, la salinité, l'oxygène dissous et l'irradiance ou intensité de lumière photosynthétisable (PAR) ont été mesurés de façon simultanée autour des DCP ancrés étudiés au moyen d'une bathysonde Seabird SBE 19 (Sea-Bird Electronics, Inc.).

L'intensité et la direction du courant ont été mesurées autour des DCP ancrés au moyen d'un courantomètre acoustique à effet doppler (ADCP) Workhorse Monitor 300 (Teledyne RD Instruments Inc.). L'intensité lumineuse en surface était mesurée toutes les secondes par un capteur de lumière QSR 2000 (Biospherical Inc.) situé sur le toit du navire.

### **2.3.5.3. Protocoles et données récoltées**

La bathysonde et le courantomètre étaient montés sur le même châssis métallique ce qui permettait un déploiement simultané. Le châssis était filé et viré à vitesse constante ( $1 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ ) de 0 à 600 m. Le courantomètre ADCP réalisait des mesures de courant successives dans les limites de sa portée acoustique (140 m) au cours du filage et du virage (mode LADCP). Un algorithme permettait ensuite de reconstituer la direction et l'intensité du courant dans toute la colonne d'eau à partir des mesures successives de l'appareil (Fischer et Visbeck, 1993). Un total de 55 profils hydrologiques a été réalisé durant les campagnes DAUPHIN.

## **2.3.6. Echantillonnage de l'activité halieutique**

### **2.3.6.1. Méthodes et échelles d'observation**

L'absence de système de collecte de statistiques de pêche aux Antilles Françaises a constitué un sérieux handicap pour évaluer l'effort de pêche et les captures autour des DCP ancrés étudiés

L'activité halieutique a été suivie directement par des observateurs embarqués et indirectement au travers d'enquêtes. L'échelle spatio-temporelle des observations était donc très variable en fonction de la méthode d'échantillonnage employée.

Les observateurs embarqués ont fourni un échantillonnage des captures (cf. 2.3.3.3) et une description des stratégies de pêche à échelle temporelle très fine (1 sortie de 8h avec surveillance de la mise à l'eau des engins, heure des prises) dans une zone très réduite (1 embarcation autour d'1 DCP).

L'effort de pêche a été évalué directement à échelle plus large en notant depuis le Béryx toutes les 2 heures le nom de toutes les embarcations présentes autour des DCP étudiés. Ce suivi direct de l'effort de pêche nominal a été réalisé durant respectivement 39 et 40 périodes diurnes autour des DCP SP et CARLA.

## **2.4. Bilan : échelles des holons empiriques du système [DCP ancré - macronecton - environnement - pêche]**

Après avoir défini les objectifs de l'étude, défini les holons définitionnels hiérarchisés au sein du système [DCP ancré - macronecton - environnement - pêche] et choisi leur échelle d'observation, nous pouvons préciser les échelles des holons empiriques du système, i.e. les échelles auxquels ont effectivement été observés les holons définitionnels (Ahl et Allen, 1996) (Tableau 17).

**Tableau 17. Synthèse des échelles d'observations des holons du système [DCP ancré - macronecton - environnement - pêche] en Martinique.**

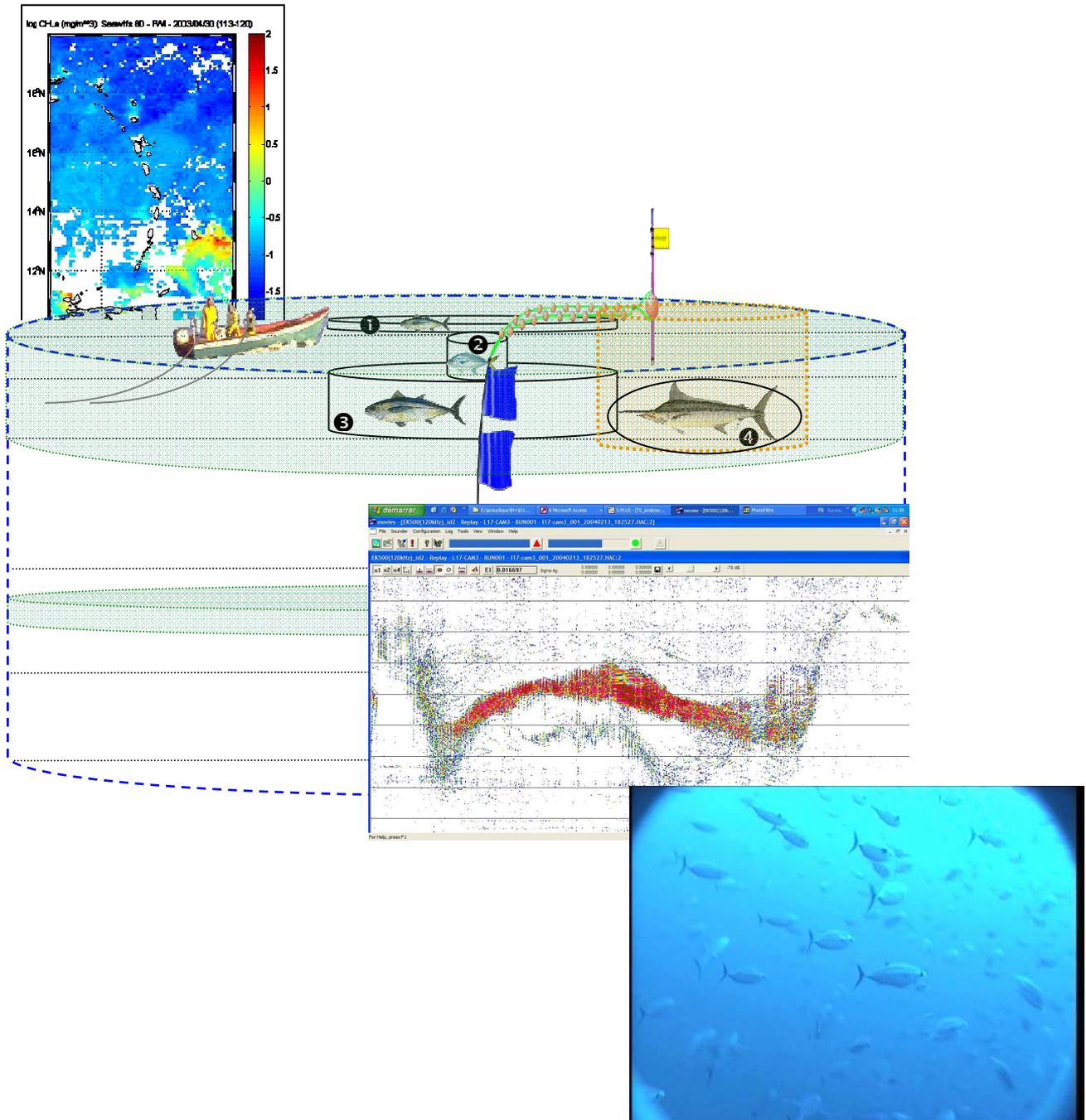
Holon	Méthode d'observation	Fréquence d'observation	Echelle temporelle min-max des phénomènes observés	Etendue spatiale max. horizontale / verticale	Résolution spatiale min. horizontale / verticale
Environnement abiotique	Profils bathysonde / courantomètre	1 fois par jour pendant 3 jours par mois pendant 1 an	jour-saison	0 / 600 m	NA / 1 m
Environnement biotique : production primaire	Cartes satellitaires de Chl-a	1 fois par semaine pendant 1 an	semaine-saison	1000 km / 10 m	10 m / 4 km
Environnement biotique : micronecton	Acoustique	2 fois par jour pendant 3 jours par mois pendant 1 an	jour-saison	3 km / 600 m	3 m / 10 cm
	Chalut mésopélagique	1 fois par jour pendant 3 jours par mois pendant 1 an		2 km / 1 m	2 km / 1 m
Macronecton : agrégations	Acoustique	7 fois par jour pendant 3 jours par mois pendant 1 an	heure-saison	3 km / 600 m	3 m / 10 cm
Macronecton : agrégations	Vidéo sous-marine	1 fois par jour pendant 3 jours par mois pendant 1 an	heure-saison	3 km / 600 m	10 cm / 10 cm
Macronecton : poissons individuels	Acoustique	1 fois par jour pendant 3 jours par mois pendant 1 an	minute-saison	500 m / 100 m	3 m / 10 cm
Macronecton : poissons individuels	Palangre	1 fois par jour pendant 3 jours par mois pendant 1 an	jour-saison	100 m / 10 m	20 m / 10 m

En se basant sur la classification des échelles spatiales de Haury *et al.* (1978), les échelles spatiales d'observation s'étendent de la macro (1000 km) à la micro-échelle (1 cm - 10 m). La majorité des observations a cependant été réalisée à échelle spatiale fine, comprise entre 1 m et 1 km (Haury *et al.*, 1978). Les échelles temporelles d'observation varient en fonction des holons :

- 1) l'échelle temporelle d'observation la plus fine était celle de la prospection acoustique en étoile, soit généralement 30 minutes ou 2 h dans le cas des prospections en étoile élargies. C'est cette échelle qui a fourni les observations de base des agrégations de macro et micronecton. Ces observations ont ensuite été agrégées pour conduire les analyses aux échelles temporelles supérieures. **L'une des hypothèses principales de l'étude était que la structure des agrégations de necton restait globalement stationnaire à l'échelle d'une prospection acoustique en étoile.** En ce qui concerne le contexte des agrégations de necton, i.e. le holon environnement abiotique, l'intensité lumineuse et les variations de courant ont également été évaluées à cette échelle fine ;
- 2) une mesure des paramètres hydrologiques de l'environnement abiotique était réalisée en moyenne par cycle de 24 h. L'échelle temporelle principale d'observation de l'environnement abiotique hydrologique était donc le cycle nyctéméral. Cette échelle est également importante pour les holons biotiques car la lumière ou le biorythme défini en référence à l'alternance jour/nuit joue un rôle majeur dans la dynamique du necton pélagique. Durant un cycle nyctéméral 5 prospections acoustiques en étoile diurnes et 2 prospections nocturnes étaient réalisées en moyenne. **La fréquence d'échantillonnage était moins élevée pendant les phases nocturnes où la variabilité des processus était supposée plus faible.** Le suivi de l'activité halieutique, essentiellement diurne, et les pêches expérimentales ont également été conduits à cette échelle ;
- 3) le choix de réaliser des observations tous les mois durant un leg de 48 h autour d'un DCP a permis de moyenniser les observations obtenues sur 2 cycles jour/nuit successifs autour d'un même DCP, afin d'évaluer la variabilité à court terme des phénomènes d'agrégation autour d'un DCP. **Une autre hypothèse forte de notre étude était que la description moyenne du système DCP obtenue autour d'un DCP à l'échelle temporelle du leg était représentative de l'état du système DCP au cours de l'ensemble du mois considéré ;**
- 4) la réalisation de l'étude autour de 2 DCP à l'échelle annuelle a permis d'étudier la dynamique nyctémérale moyenne et la dynamique saisonnière des différents holons autour de chacun des DCP et d'appréhender la variabilité pouvant exister entre les 2 systèmes DCP différents. **En revanche, le fait de ne récolter des observations que sur une seule année, ne nous a pas permis d'aborder la variabilité interannuelle.**



# CHAPITRE 3. Description hiérarchique du système [DCP ancré - macronecton - environnement - pêche] en Martinique dans le plan vertical



### 3.1. Introduction

L'objectif de ce chapitre est de décrire de façon hiérarchique le système [DCP ancré - macronecton - environnement - pêche] en Martinique à partir des données collectées lors des campagnes DAUPHIN. Les échelles caractéristiques des holons et les échelles d'observation du système sont multiples et la quantité de données récoltées au cours des campagnes DAUPHIN est importante.

**La description hiérarchique du système présentée ici résulte donc d'un compromis entre les différentes échelles temporelles abordées, la quantité de données récoltées et le temps disponible pour l'analyse des données.**

Le système [DCP ancré - macronecton - environnement - pêche] est un espace tridimensionnel. La distribution spatiale horizontale du macronecton est cependant apparue isotropique et très concentrée autour de la tête du DCP lors des campagnes. Comme la dimension verticale était échantillonnée de façon continue en acoustique et que nous ne disposons pas de données en 3 dimensions pour l'ensemble des holons, la description hiérarchique du système a été entreprise uniquement dans le plan vertical, défini par la profondeur et la distance à la tête du DCP.

Le système [DCP ancré - macronecton - environnement - pêche] en Martinique est décrit dans ce chapitre à deux échelles temporelles principales. Nous présentons dans un premier temps une typologie de la structure et de la dynamique des holons empiriques du système à l'échelle annuelle des 12 campagnes. Une analyse des relations identifiables entre les différents holons à cette échelle est également réalisée. Le système est ensuite décrit à une échelle temporelle d'analyse plus fine (4 campagnes), afin de fournir une description quantitative des types de structures qualitatives identifiées à l'échelle supérieure et valider les relations entre holons.

Le tableau ci-dessous présente la stratégie d'analyse des holons qui a été adoptée afin de décrire le système :

**Tableau 18. Stratégie d'analyse des holons du système [DCP ancré - macronecton - environnement - pêche] en Martinique.**

Echelle temporelle d'analyse	Holons			
	<i>Environnement abiotique</i>	<i>Environnement biotique</i>	<i>Macronecton</i>	<i>Activité halieutique</i>
1 an (12 campagnes)	Typologie quantitative et dynamique des structures	Typologie qualitative visuelle et dynamique de la production primaire de surface	Typologie qualitative visuelle et dynamique de la structure des agrégations Typologie quantitative et dynamique des structures de poissons individuels	Typologie quantitative et dynamique de la structure des captures et de l'effort de pêche
4 mois (4 campagnes)		Typologie quantitative et dynamique de la structure des couches diffusantes	Typologie quantitative et dynamique de la structure des agrégations	

“*We make measurements to find differences*” (Ahl et Allen, 1996). Les différences que nous observons permettent de définir les limites entre les holons du système. Ces différences seront considérées comme significatives si elles apparaissent de façon récurrente (Ahl et Allen, 1996). Les limites identifiées pour chacun des holons dépendent de plus des moyens d'observation utilisés. La robustesse du découpage des limites des holons sera testée en utilisant différents critères ou filtres d'observation (Allen et Hoekstra, 1992). Lorsque les limites des holons auront été identifiées, leur structure pourra être décrite.

**Les holons empiriques seront donc définis comme les structures récurrentes identifiables en multipliant les observations successives du système au moyen de chacune des méthodes d'observation.** La dynamique structurelle des holons a été abordée en étudiant l'enchaînement temporel des types de structures identifiées.

L'acoustique sous-marine, les observations satellitaires de couleur d'eau et les images de vidéo sous-marine fournissent une représentation graphique de paramètres du système. Nous utilisons ces représentations graphiques pour réaliser des classifications qualitatives visuelles des structures observées. Cette méthode d'analyse qualitative permet de traiter rapidement une grande quantité de données. Elle est utilisée à l'échelle temporelle annuelle, afin d'isoler des grands types d'agrégation de macronecton et préciser l'influence du panache des fleuves amazoniens dans la zone d'étude.

**A l'issue de ces analyses, un nouveau découpage du système [DCP ancré - macronecton - environnement - pêche] en Martinique est proposé,** sur la base de la description de la structure et de la dynamique des holons empiriques aux différentes échelles. Les interactions entre les holons sont décrites à partir des résultats obtenus à cette étape de l'analyse. Les phénomènes les plus significatifs dans la nouvelle représentation du système, et pour lesquels un nombre suffisant d'observations a été récolté au cours des campagnes, sont enfin identifiés. Leur modélisation fera l'objet du dernier chapitre de cette thèse.

## **3.2. Description hiérarchique [DCP ancré - macronecton - environnement- pêche] en Martinique à échelle temporelle annuelle**

### **3.2.1. Introduction**

**L'échelle temporelle annuelle est l'échelle caractéristique de la variabilité de l'environnement du système** (cf. introduction et § 2.2.2.2.). Cette échelle est donc appropriée pour caractériser les différentes situations hydro-biologiques qui se sont succédées autour des DCP étudiés lors des campagnes.

Le premier objectif de cette partie est donc d'établir une typologie quantitative des conditions hydro-biologiques qu'ont rencontrées les agrégations de macronecton autour des DCP ancrés. Le second objectif est d'évaluer la variabilité annuelle des structures du macronecton agrégé et dispersé et de l'activité halieutique à l'échelle annuelle. Cette seconde étape permettra l'établissement d'une typologie semi-quantitative des structures observées. Le troisième objectif est de comparer et discuter les relations entre les grands types de conditions hydro-biologiques et les types de macronecton et d'activité halieutique.

## 3.2.2. Caractérisation de l'environnement des agrégations de macronecton

### 3.2.2.1. Matériel et méthodes

- Typologie quantitative de l'environnement abiotique

#### ➤ Données utilisées

Chaque profil hydrologique a permis de collecter une valeur de température, salinité, oxygène dissous, irradiance, intensité et direction du courant par mètre de profondeur en moyenne. Les données récoltées ont été filtrées afin d'éliminer les valeurs aberrantes et moyennées par cellules de 10 m. La profondeur maximum atteinte lors de chaque profil a varié, du fait des différences de courant et de problèmes techniques. Nous avons donc sélectionné une profondeur maximale (290 m) qui permettait d'obtenir un échantillonnage identique de la masse d'eau pour chacun des legs.

Le nombre de profils verticaux analysés par campagne et DCP à l'issue de cette sélection est présenté dans le tableau ci-dessous :

**Tableau 19. Nombre de profils hydrologiques de 250 m analysés par campagne, instrument et DCP.**

Nature des données		CTD		ADCP	
		C	SP	C	SP
	<b>DCP</b>				
D00	janv-03	0	1	0	0
D01	févr-03	0	3	0	0
D03	mai-03	0	3	0	0
D04	juin-03	1	5	0	4
D05	juil-03	0	2	2	5
D06	août-03	0	1	0	0
D07	sept-03	5	3	1	0
D08	oct-03	6	2	3	1
D09	nov-03	2	2	2	1
D10	déc-03	3	3	3	3
D11	janv-04	3	2	1	1
D12	févr-04	1	2	2	1
D13	mars-04	1	0	1	0
D14	avr-04	3	1	1	1
<i>Total</i>		25	30	16	17
<i>Moyenne</i>		1.8	2.1	1.5	1.5

#### ➤ Synthèse de l'information contenue dans les descripteurs des profils hydrologiques

Nous avons ensuite cherché à synthétiser l'information contenue dans les descripteurs des profils hydrologiques, pour en faciliter l'interprétation. Nous avons ainsi réalisé des **Analyses en Composantes Principales (ACP)** et des **Analyses Canoniques de Redondance (ACR)** des descripteurs des profils.

#### Principe de l'Analyse en Composantes Principales

L'ACP est une méthode d'ordination en espace réduit, généralement utilisée pour caractériser la variabilité d'objets décrits par plusieurs variables quantitatives (au plus autant que le nombre d'objets à décrire), préférentiellement multinormaux et regroupés dans une matrice **Y** (Legendre et Legendre, 1998). L'ACP est basée sur la détermination d'axes

principaux orthogonaux, pour définir un espace à 2, plus rarement 3, dimensions tel que la dispersion (ou variance) du nuage de points projetés dans cet espace soit maximale (Legendre et Legendre, 1998). Les composantes principales sont les coordonnées des points du nuage (objets) projetés sur les axes principaux. La distance euclidienne entre les points calculée dans ce repère détermine le degré de ressemblance entre les objets.

L'ACP permet aussi de caractériser la corrélation des variables décrivant les objets. Ces variables sont projetées le long des axes principaux et représentées sous la forme de vecteurs ayant comme origine l'origine du repère. **Le cosinus des angles entre les vecteurs des variables dans ce repère est égal à la corrélation entre les variables et leur norme représente la contribution de la variable à la variance expliquée par l'espace factoriel réduit** (Legendre et Legendre, 1998).

Nous avons utilisé la projection des variables le long des axes principaux pour regrouper visuellement les variables dans des groupes. La corrélation moyenne entre toutes les variables de chaque groupe a été calculée afin de s'assurer de l'homogénéité du groupe. Seule la variable dont la projection le long des axes principaux avait la norme la plus élevée a été utilisée dans les représentations graphiques, afin de les simplifier.

L'ACP fonctionne de façon optimale avec des variables multinormales mais peut également être employée sur des variables dont la distribution n'est pas trop dissymétrique (Legendre et Legendre, 1998). Nous avons calculé dans un premier temps les coefficients d'asymétrie (Scherrer, 1984) des distributions des différentes variables. Lorsque ce coefficient était supérieur à 1, nous avons appliqué une transformation logarithmique aux variables. Les variables considérées étant exprimées dans des unités différentes, elles ont été centrées et réduites avant de calculer les composantes principales, afin de ne pas donner artificiellement du poids aux variables ayant de fortes valeurs (Legendre et Legendre, 1998).

### **Principe de l'Analyse Canonique de Redondance**

Nous avons utilisé des Analyses Canoniques de Redondance (ACR), plutôt que des ACP classiques, car cette méthode permet de tester statistiquement l'influence d'effets temporels et spatiaux sur les descripteurs des profils hydrologiques.

L'ACR consiste à ajuster un modèle de régression linéaire sur chacune des variables de la matrice **Y**, à partir d'un ensemble de variables descriptives auxiliaires regroupées dans une seconde matrice **X**. On obtient alors une matrice **Ŷ** contenant les valeurs prédites de **Y** à partir de **X** et une matrice **R** contenant les résidus de la régression. Une ACP est ensuite appliquée sur la matrice **Ŷ** afin de calculer les coordonnées principales des individus et des variables (Legendre et Legendre, 1998).

Les corrélations dans le premier plan factoriel des variables synthétiques **Ŷ** ont été étudiées de la même façon que pour une ACP classique, afin de définir des groupes de variables corrélées et une variable représentative pour chaque groupe. Nous avons de même étudié les corrélations entre les variables auxiliaires **X** projetées dans le premier plan factoriel de l'ACP sur **Ŷ**, afin de regrouper les variables corrélées et déterminer une variable représentative pour chaque groupe pour la représentation graphique.

Un test par permutation global permet de déterminer si les relations linéaires établies entre les matrices **Y** et **X** sont significatives (Legendre et Legendre, 1998). **Cette méthode permet d'éliminer une partie du bruit présent dans la matrice Y à travers le filtre de la régression linéaire et d'obtenir ainsi une meilleure classification dans l'espace réduit de l'ACP.**

L'influence des différentes variables auxiliaires de **X** dans l'ajustement des modèles linéaires peut de plus être quantifiée en réalisant une **Analyse Canonique de Redondance partielle** (ACRp). L'ACRp permet de déterminer la variance de **Y** expliquée par une variable unique de **X**, après que toutes les autres variables de **X** aient été prises en compte dans le modèle. L'ACRp offre également la possibilité de tester par permutation la significativité de

cette variable unique de **X** sur les variables de **Y** (Legendre et Legendre, 1998). L'ACR et l'ACRp permettent ainsi de réaliser une **analyse de la variance** des variables de la matrice **Y** en fonction des descripteurs de la matrice **X** (Legendre et Anderson, 1999; Grillet *et al.*, 2002; Hooper *et al.*, 2002). On peut ainsi extraire avec cette méthode les variables de **X** qui sont les plus influentes sur **Y**.

Dans notre analyse, les individus de la matrice **Y** sont les profils hydrologiques, caractérisés les variables :

- valeurs de température, salinité et oxygène dissous moyens par couches de profondeur de 10 m, notées respectivement T.5 à T.285, S.5 à S.285, O.5 à O.285 ;
- la profondeur du bas de la couche de mélange (Zmix) (i.e. les variables). Zmix a été définie comme la profondeur à laquelle la température était inférieure de 0.5°C à la température de surface.

Les variables auxiliaires de **X** sont des caractéristiques « environnementales » i.e. des variables factorielles décrivant près de quel DCP et à quelle période temporelle ont été réalisés les profils hydrologiques

Nous avons appliqué une ACR sur les profils hydrologiques, afin de déterminer s'ils pouvaient être synthétisés par un nombre réduit de variables (descripteurs composites  $\hat{Y}$ ) construites à partir des descripteurs directs (**Y**) et auxiliaires (**X**). La démarche d'analyse des résultats a été la suivante :

- si le modèle linéaire d'ACR est significatif et explique une part significative de la variance de **Y***, les positions relatives des profils hydrologiques dans le premier plan factoriel de l'ACP relancée avec  $\hat{Y}$  sont étudiées préférentiellement. Une ACRp est réalisée sur chacune des variables du modèle linéaire, afin de tester statistiquement et comparer l'influence des effets temporels et spatiaux sur les profils hydrologiques. Les corrélations entre les projections des variables de la matrice **X** dans le premier plan factoriel de l'ACR sont également étudiées, afin de regrouper ces variables (caractérisant des profils hydrologiques ressemblants) et déterminer la variable la plus explicative de chaque groupe. Seule la variable la plus explicative est utilisée pour représenter graphiquement le groupe ;
- si le modèle linéaire d'ACR n'est pas significatif ou n'explique pas une part significative de la variance de **Y***, une ACP classique est réalisée sur **Y** ;
- si le plan factoriel défini par les deux premiers axes principaux de cette ACP explique une part significative de la variance des profils hydrologiques*, les corrélations des descripteurs (**Y**) dans ce plan factoriel sont étudiées, afin de définir des groupes de descripteurs. Le descripteur dont la norme est la plus élevée dans le premier plan factoriel est utilisé pour représenter graphiquement l'ensemble du groupe ;
- si l'ACR ou l'ACP ne donnent pas de résultats satisfaisants*, nous concluons qu'il n'est pas possible de synthétiser l'information contenu dans les descripteurs de **Y**.

**Toutes les analyses statistiques de cette thèse ont été, sauf mention contraire, réalisées au moyen du logiciel R (R Development Core Team, 2005).** Les ACP et ACR ont été réalisées avec le package R « vegan » (Oksanen *et al.*, 2005).

### ➤ **Classification des profils hydrologiques**

Nous avons ensuite cherché à regrouper les profils hydrologiques en groupes homogènes à partir de leurs coordonnées principales déterminées par ACP ou ACR. Nous avons utilisé pour ce faire une **méthode de classifications par « K-means » (CKM)** (Hartigan et Wong, 1979), appliquée aux coordonnées principales des profils hydrologiques. Cette méthode de classification vise à minimiser la somme des carrés des écarts au sein de

chacun des groupes d'objets identifiés (Legendre et Legendre, 1998). Elle a été préférée à une méthode de classification hiérarchique, car l'objectif est ici d'obtenir une représentation directe des liens entre les objets et non une synthèse de leurs relations hiérarchiques (Legendre et Legendre, 1998). **L'utilisation d'une méthode de classification comme la CKM combinée à une méthode d'ordination en espace réduit comme l'ACP, permet de mettre en évidence l'existence de groupes d'objets que la projection dans l'espace réduit peut parfois obscurcir** (Legendre et Legendre, 1998).

Les ordinations en espace réduit et les CKM ont été appliquées séparément aux matrices de données CTD et ADCP.

- **Typologie qualitative de l'environnement biotique**

Les cartes de concentration en Chl-a de surface moyennée sur 8 jours correspondant aux périodes des campagnes réalisées de mai 2003 à avril 2004 ont été utilisées dans l'analyse.

La productivité primaire de l'environnement biotique des DCP a été évaluée visuellement pour chaque campagne à partir des cartes. Un profil hydrologique moyen a été calculé pour chaque campagne et comparé aux concentrations de Chl-a de surface, afin d'étudier l'influence de la situation hydrologique sur la productivité primaire de la zone.

Les incursions des panaches des fleuves amazoniens dans la zone peuvent être détectés à la fois par une forte baisse de la salinité superficielle (Hellweger et Gordon, 2002; Paris *et al.*, 2002; Hu *et al.*, 2004) et par une augmentation de la concentration en Chl-a en surface (Muller-Karger, 1990; Fratantoni et Glickson, 2002; Hu *et al.*, 2004). Les évolutions temporelles de ces deux paramètres autour de la Martinique ont donc été particulièrement étudiées, afin de détecter l'influence éventuelle des crues des fleuves amazoniens sur la zone d'étude.

### **3.2.2.2. Résultats**

- **Typologie quantitative de l'environnement abiotique à l'échelle annuelle**

- **Typologie des profils CTD**

Le modèle décrivant une relation linéaire significative au seuil de 5% entre les variables des matrices **Y** et **X** et qui expliquait le plus de la variance des descripteurs globaux des profils CTD comportait les effets mois et DCP et un effet d'interaction entre le mois et le DCP étudié :

$$Y \sim \text{mois} + \text{DCP} + \text{DCP} : \text{mois}$$

Les deux premiers axes factoriels déterminés à partir de la matrice  $\hat{Y}$  de l'ACR expliquaient 45 % de la variabilité totale des descripteurs des profils CTD et l'ensemble des 21 axes factoriels 75% de la variance totale. Les ACR partielles ont montré que seul l'effet mois était significatif au seuil de 1% et expliquait 24% de la variance totale.

L'étude des corrélations des variables de **Y** dans le premier plan factoriel a abouti à la définition de 3 groupes présentés dans le tableau ci-dessous.

**Tableau 20. Groupes de variables de Y dans le premier plan factoriel de l'ACR sur les profils CTD. La variable représentative est celle représentée dans la Figure 45.**

Variables	Variable représentative	Corrélation moyenne intra-groupe
S.5-135	S.5	0.76
S.145-285, T.5-285	T.275	0.88
O2.5-285, Zmix	O2.275	0.99

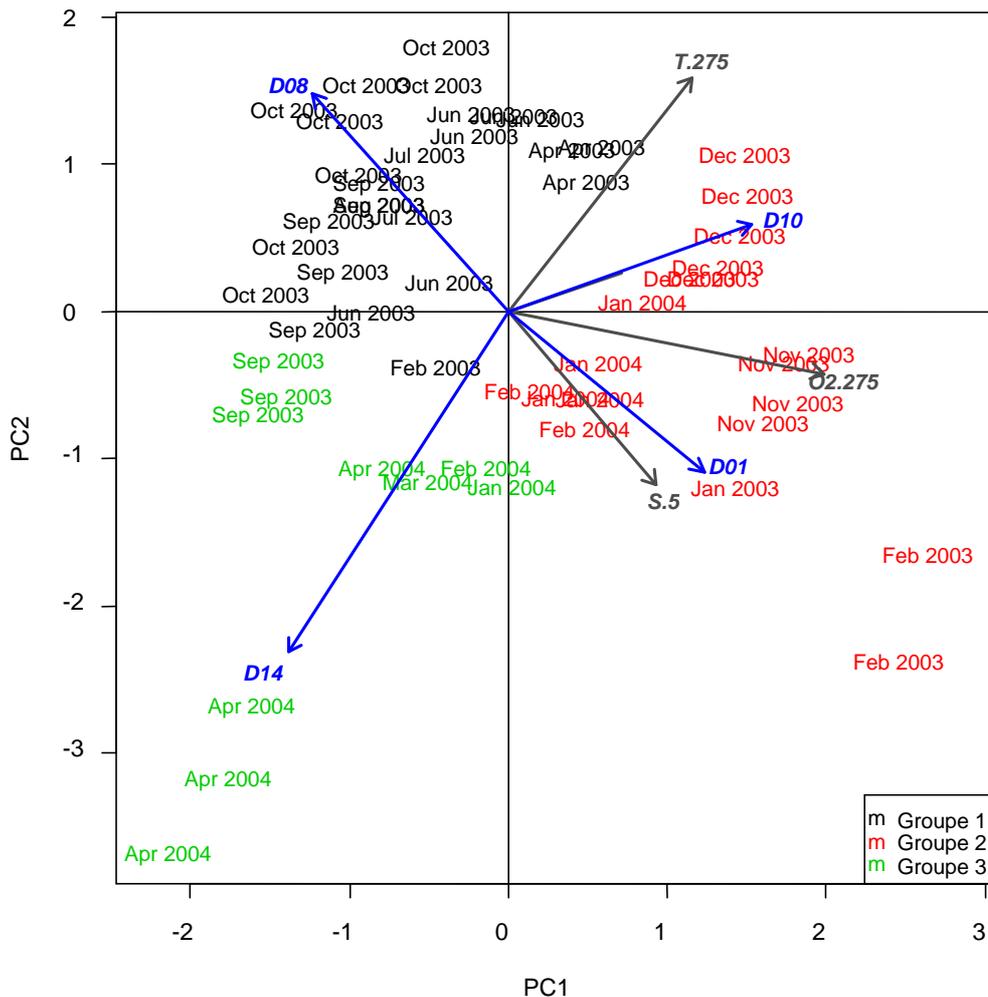
Le premier groupe est composé des salinités de surface/sub-surface. Le deuxième groupe rassemble toutes les valeurs de température et les salinités des couches plus profondes. Le troisième groupe est composé des concentrations en oxygène dissous et de la profondeur du bas de la couche de mélange.

Les corrélations entre les modalités de **X** contribuant au premier plan factoriel sont présentées dans le tableau ci-dessous.

**Tableau 21. Groupes de variables de X corrélées dans le premier plan factoriel de l'ACR des profils CTD. La variable représentative est celle représentée dans la Figure 45.**

Variables	Variable représentative	Corrélation moyenne intra-groupe
D03, D04, D04:SP, D05, D06, D07, D07:SP, D08, D08:SP	D08	0.62
D14	D14	
SP, D09, D09:SP, D10 D10:SP	D10	0.87
D01, D11, D11:SP, D12, D12:SP, D13	D01	0.68

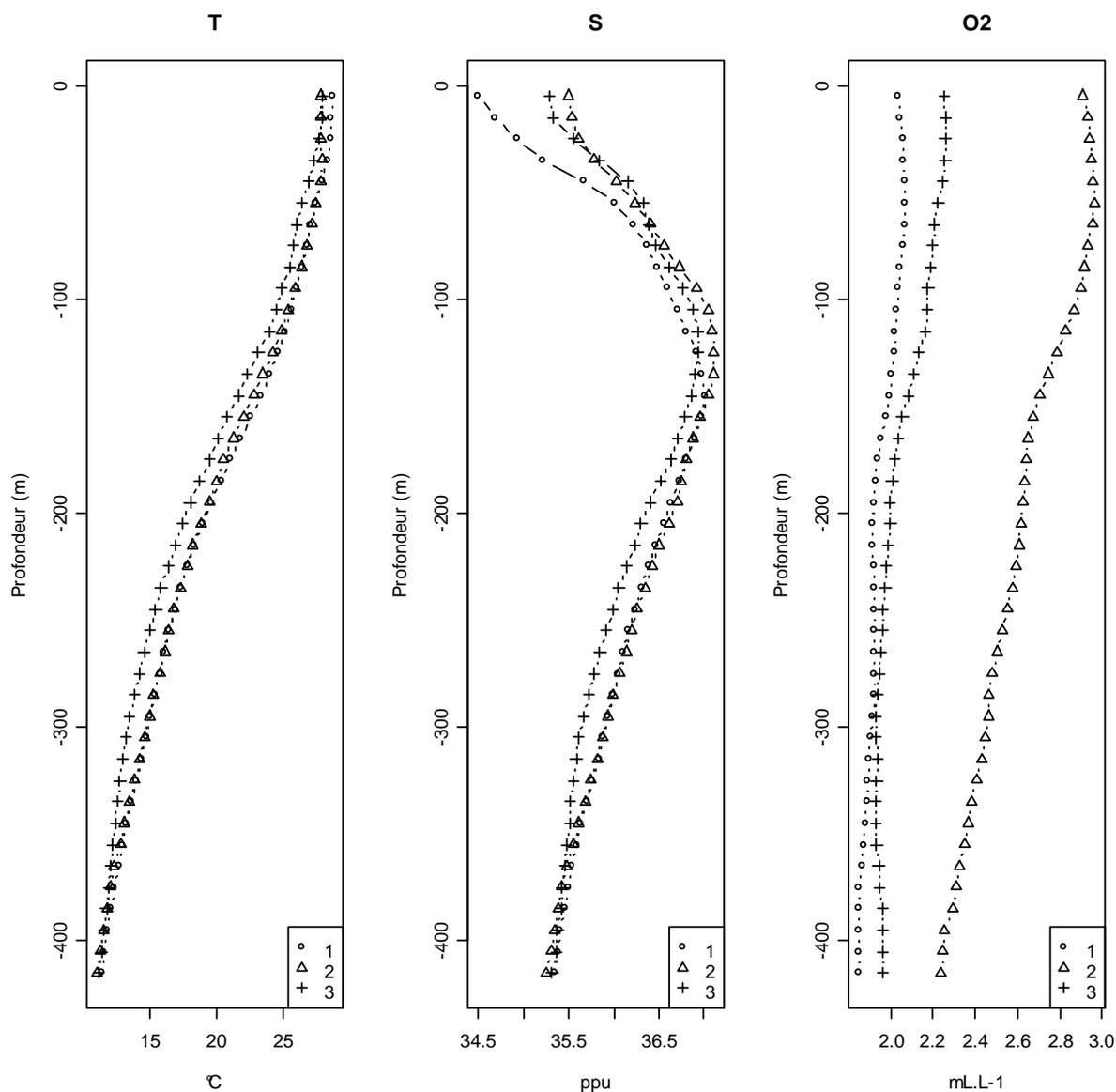
La CKM a abouti à la distinction de 3 groupes de profils bien séparés dans le premier plan factoriel de l'ACR (Figure 45).



**Figure 45. Projection dans le premier plan factoriel de l'ACR des objets (profils CTD) et de leurs variables descriptives (en italique). Les profils CTD sont identifiés par le mois et l'année de la campagne. L'appartenance aux groupes de profils identifiés par CKM est indiquée par des couleurs différentes. Les modalités des variables de X contribuant au plan factoriel sont représentées en bleu.**

Le groupe 1 est caractérisé par des températures élevées et de faibles valeurs de salinité de surface et d'oxygène dissous. Il regroupe des profils réalisés essentiellement entre avril et octobre. Le groupe 2 est caractérisé par des valeurs de salinité et d'oxygène dissous élevées et comprend des profils réalisés en fin et début d'année (novembre à février). Le groupe 3 est caractérisé par des valeurs faibles de température (surtout en avril 2004) et d'oxygène dissous, avec une salinité élevée. Ce groupe est composé de profils réalisés de janvier à avril et en septembre/octobre.

Les caractéristiques physico-chimiques des profils sont résumés par les courbes de température, salinité et oxygène dissous moyennes en fonction de la profondeur calculées pour chacun des groupes de profils CTD (Figure 46).



**Figure 46. Température, salinité et oxygène dissous moyennes en fonction de la profondeur pour les trois types de profils CTD identifiés par ACR et CKM.**

La typologie des profils CTD peut s'interpréter comme suit :

- Le type de profil 1 est caractéristique des incursions du panache de l'Amazonie dans la zone des Petites Antilles**, avec une salinité faible dans les 40 premiers mètres (Hellweger et Gordon, 2002; Paris *et al.*, 2002; Hu *et al.*, 2004). La thermocline est très peu marquée dans ce genre de profil de saison chaude. Les profils de type 1 ont été observés de façon discontinue d'avril à octobre 2003 avec un maximum d'occurrences en juillet et octobre 2003. L'occurrence temporelle discontinue et très localisée des profils de type 1 tend à confirmer leur lien avec le panache de l'Amazonie dont les effets se font en effet généralement sentir par épisodes d'une durée d'une vingtaine de jours (Paris *et al.*, 2002), entre mai et octobre dans la zone des Petites Antilles (cf. 1.1.2.2). Il est intéressant de noter que le passage des eaux issues de l'Amazonie s'accompagne d'une baisse importante de la concentration en oxygène dissous de 0 à plus de 400 m de profondeur. Cette baisse importante de l'oxygène dissous dans une grande partie de la tranche d'eau étudiée pourrait également traduire le passage d'anneaux du courant Nord Brésil (cf. § 1.1.2.1).

- **Le type de profil 2 est caractéristique des eaux tropicales de sub-surface du biome des alizés en situation hivernale**, avec des salinités élevées, des températures de surface relativement plus faibles et la présence d'une couche de mélange plus marquée que dans les autres types de profil.
- **le type de profil 3 semble correspondre à une situation hydrologique intermédiaire entre les profils de type 1 et 2.** Les profils de température et oxygène dissous sont très proches des profils de type 1 mais la salinité de surface est plus élevée, comparable à celle des profils de type 2. Ce type de profil est proche de la situation caractéristique du biome des alizés en saison chaude, mais avec des valeurs d'oxygène dissous faibles, manifestement induites par l'influence des panaches des fleuves amazoniens et éventuellement l'influence des anneaux du courant Nord Brésil.

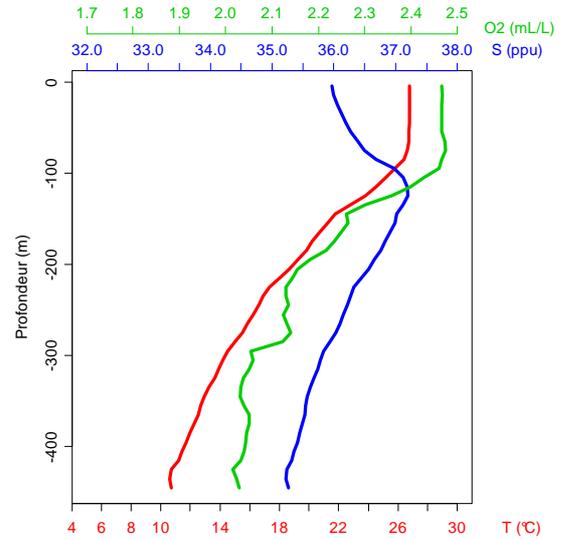
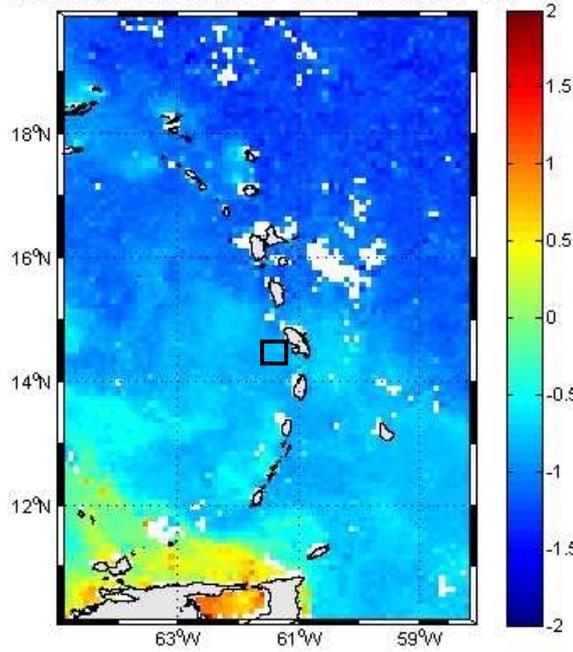
➤ **Typologie des profils ADCP**

Les classifications des profils ADCP par ACP/CKM et ACR/CKM n'ont pas abouti à une séparation satisfaisante des groupes de profils dans le premier plan factoriel. Les données courantologiques n'ont donc pas été retenues dans la suite des analyses.

- **Typologie qualitative de l'environnement biotique à l'échelle annuelle**

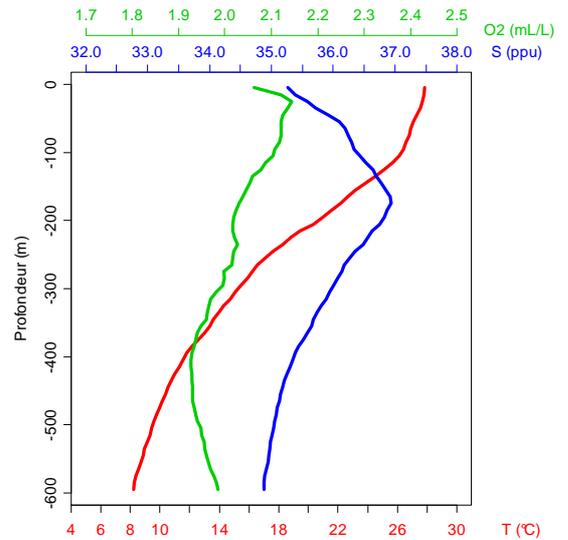
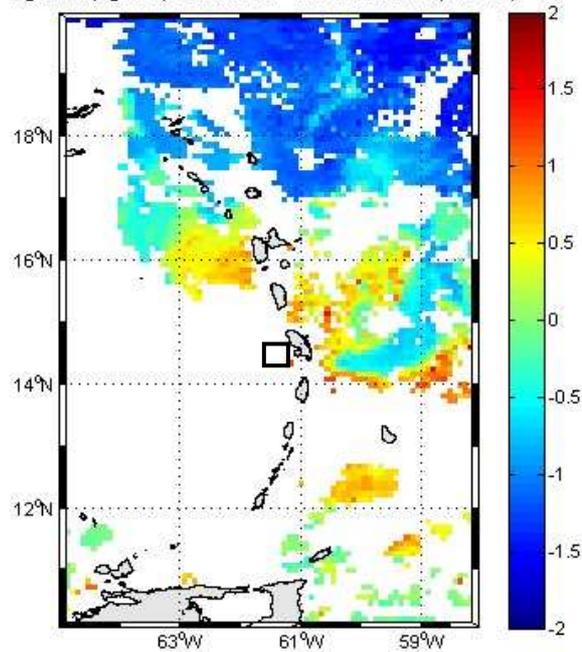
La Figure 47 et la Figure 48 présentent des cartes composites de concentration de Chl-a de surface de la zone des Petites Antilles. Elles illustrent les situations typiques qui ont été observées lors des campagnes DAUPHIN, en relation avec les types de profils hydrologiques définis précédemment.

log CHLa (mg/m\*\*3) Seawifs 8D - FVM - 2004/02/17 (041-048)



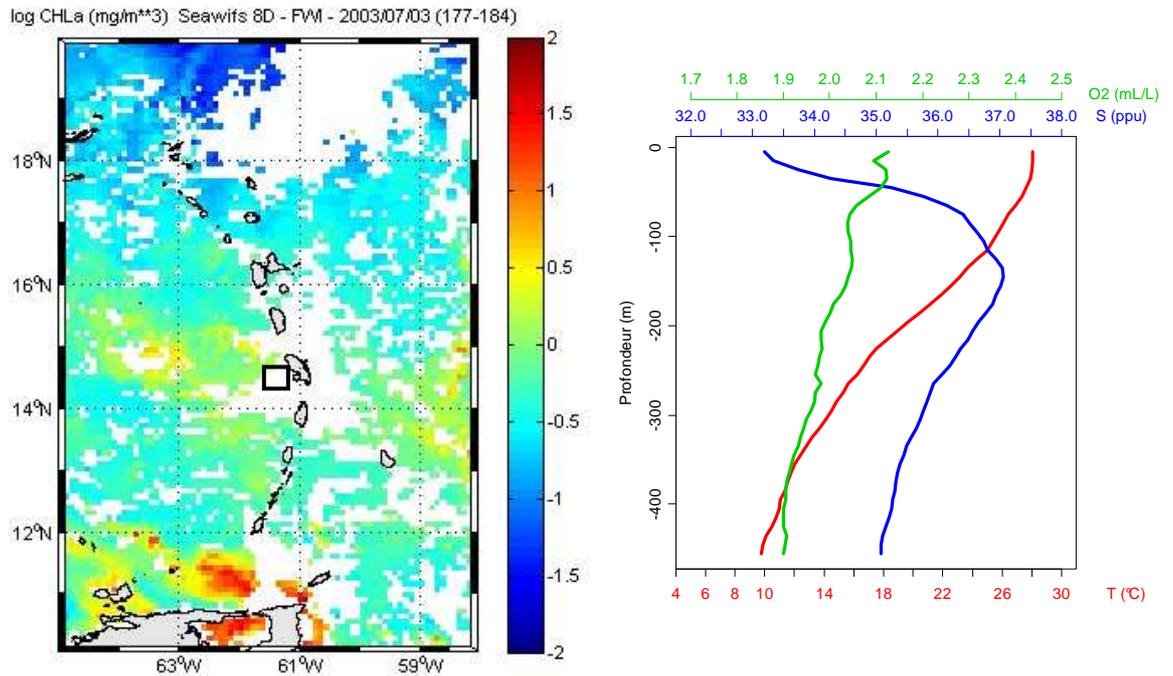
a)

log CHLa (mg/m\*\*3) Seawifs 8D - FVM - 2003/06/01 (145-152)

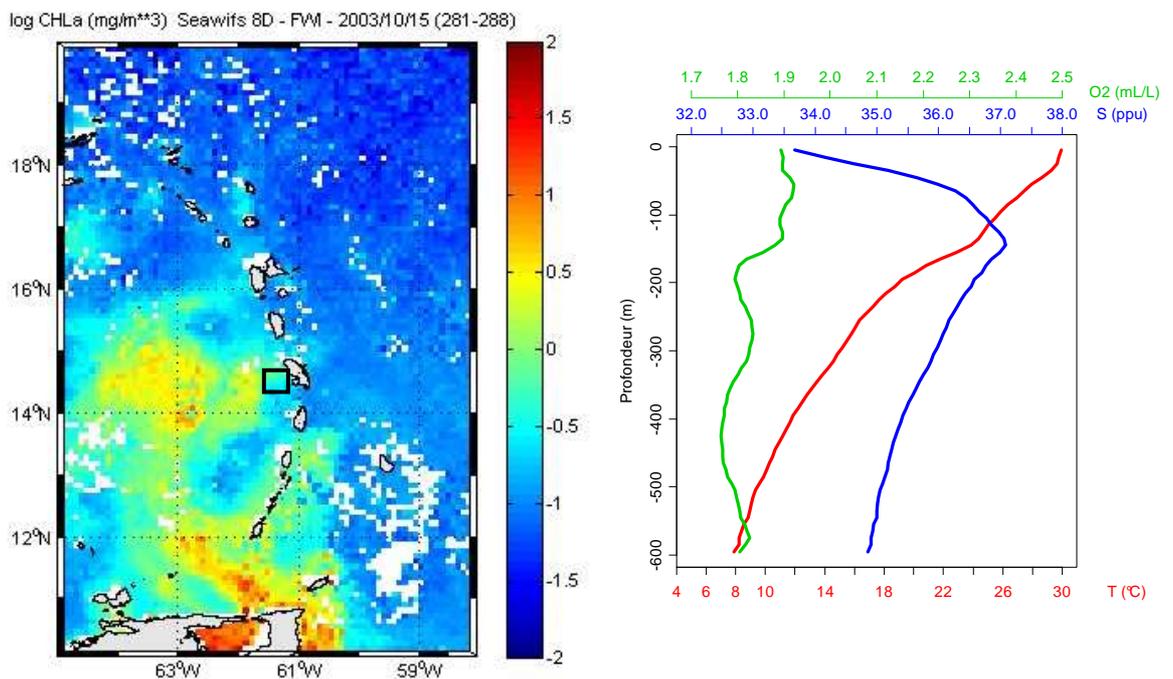


b)

**Figure 47. Cartes composites 8 jours de concentration de Chl-a de surface (données MODIS) et profils hydrologiques moyens pour 2 campagnes durant lesquelles des profils hydrologiques de type 2 et 3 ont été observés : a) février 2004 : situation caractéristique de début et fin d'année (profils hydrologiques de type 2) ; b) juin 2003 : concentration en Chl-a maximale observée autour de la Martinique lors des campagnes (profils hydrologiques de type 3). □ zone où ont été réalisés les profils hydrologiques. Les zones en blanc n'ont pas pu être échantillonnées du fait de la couverture nuageuse.**



a)



b)

**Figure 48. Cartes composites 8 jours de concentration de Chl-a de surface (données MODIS) et profils hydrologiques moyens pour les 2 campagnes durant lesquelles des profils hydrologiques de type 1 ont été observés : a) juillet 2003, influence d'une masse d'eau riche en Chl-a issue du panache de l'Amazone; b) octobre 2003 : influence d'une masse d'eau riche en Chl-a issue du panache de l'Orénoque. □ zone où ont été réalisés les profils hydrologiques. Les zones en blanc n'ont pas pu être échantillonnées du fait de la couverture nuageuse.**

L'analyse des cartes de concentration de Chl-a de surface a permis de confirmer que l'écosystème pélagique autour de la Martinique et dans le Nord des Petites Antilles est

**relativement pauvre en Chl-a** en début et fin d'année (Figure 47a). **Les passages de 2 masses d'eaux superficielles à forte productivité primaire ont cependant été observés dans la zone d'étude mi-2003.** Lors du premier événement, l'incursion d'une masse d'eau riche en Chl-a provenant de l'embouchure de l'Amazone a concerné l'ensemble de l'archipel des Petites Antilles. Cet événement a débuté à la mi-mai 2003, a atteint son paroxysme début juin 2003 lors de la campagne D04 (Figure 47b) et s'est prolongé jusqu'à la mi-juillet 2003 (Figure 48a). Un panache d'eau riche en Chl-a beaucoup moins étendu et manifestement issu de l'embouchure de l'Orénoque (avec peut être un apport d'eau provenant de l'Amazone), est passé sur le Sud des Petites Antilles (de Trinidad au Sud de la Martinique) de septembre à novembre 2003. Ce panache n'est pas passé directement sur la Martinique mais l'influence de sa périphérie a dû se faire sentir lors de la campagne D08 en octobre 2003 (Figure 48b).

La comparaison des cartes de concentration en Chl-a et des profils hydrologiques met en évidence **un décalage entre les maxima de Chl-a et les minima de salinité observés près de la Martinique.** Les profils hydrologiques de type 1 ont ainsi été observés 1 mois après le maximum de Chl-a, lors du passage du panache de l'Amazone (Figure 48a) et en périphérie de la zone de forte production primaire du panache de l'Orénoque (Figure 48b). Le passage des eaux les plus riches en Chl-a est accompagné d'une baisse de la concentration en oxygène dissous en surface (Figure 47, Figure 48).

### 3.2.2.3. Discussion

- **Typologie des structures de l'environnement abiotique à l'échelle annuelle**

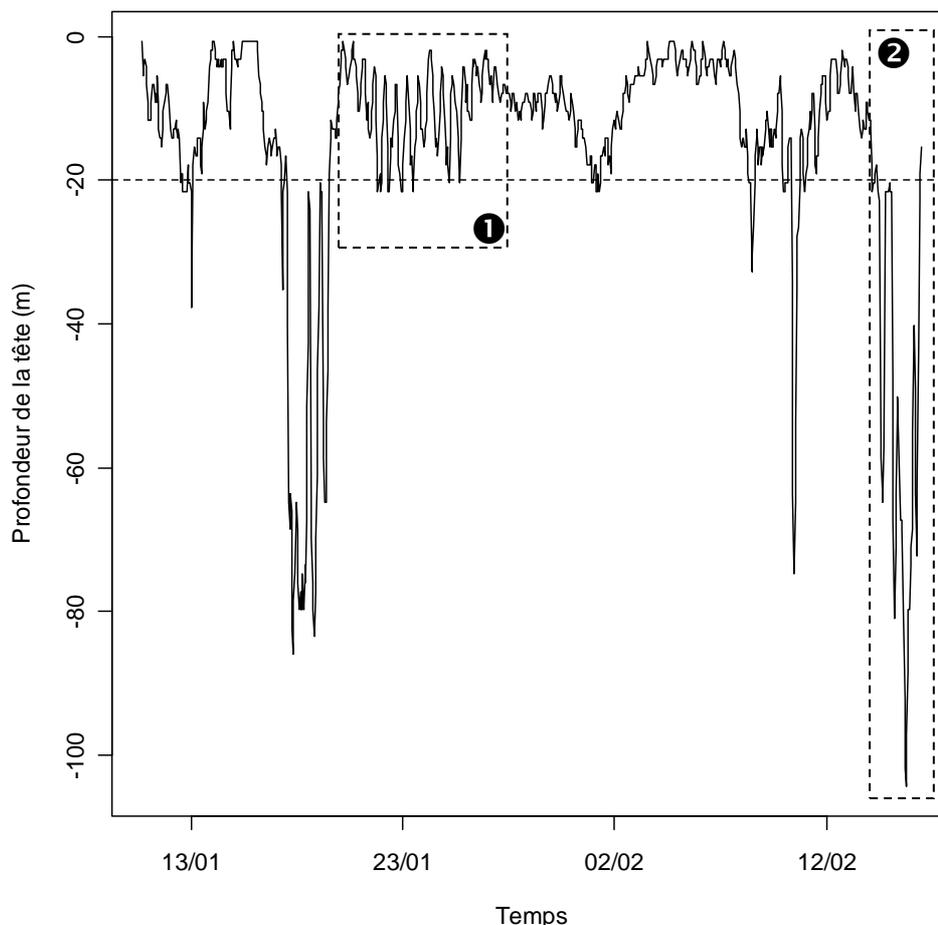
- **Typologie des profils CTD**

Les méthodes d'ordination en espace réduit utilisées ont permis d'obtenir une typologie temporelle satisfaisante des profils CTD, qui ont été regroupés en types de situations hydrologiques. Les incursions d'eau dessalée plus limitées dans le temps ont également été mises en évidence. Ces résultats confirment la possibilité de l'utilisation de méthodes comme l'ACP ou l'ACR pour établir des typologies temporelles (Legendre *et al.*, 1984; Legendre et Legendre, 1998). Aucune différence significative n'a été détectée entre les profils CTD réalisés autour des 2 DCP étudiés. **A l'échelle large de cette analyse, la variabilité temporelle au cours d'une année des conditions hydrologiques autour des 2 DCP étudiés est ainsi manifestement supérieure à la variabilité induite par le décalage spatial entre ces 2 sites.**

- **Typologie des profils ADCP et CTD**

Les méthodes d'analyse utilisées n'ont pas permis d'établir une typologie des situations courantologiques autour des 2 DCP étudiés.

Un capteur de profondeur réalisant une mesure toutes les heures a été fixé près de la 1<sup>ère</sup> tête du DCP hauturier de janvier 2004 à avril 2004, afin d'estimer de façon continue la variabilité de l'intensité du courant autour d'un DCP à une échelle temporelle de plusieurs mois. La 1<sup>ère</sup> tête du DCP CARLA étant susceptible d'être immergée sous l'action du courant, nous avons considéré que sa profondeur fournissait un ordre de grandeur de l'intensité du courant. La Figure 49 illustre les résultats obtenus au cours du mois de janvier 2003. Une profondeur supérieure à 20 m indique que la tête du DCP était immergée.



**Figure 49. Mesures horaires de la profondeur de la 1<sup>ère</sup> tête du DCP CARLA au cours du mois de janvier 2003. Le cadre ❶ présente un exemple de l'influence de la marée sur l'intensité du courant et le cadre ❷ un exemple d'épisode de fort courant d'une durée de 72 h. La ligne horizontale pointillée indique la profondeur en dessous de laquelle la tête était immergée.**

Cette expérience met en évidence une forte variabilité des courants autour du DCP CARLA. Cette variabilité s'est exprimée à plusieurs échelles temporelles au cours de la période mensuelle considérée. La tête du DCP est restée la plupart du temps en surface, sauf lors d'épisodes ponctuels de fort courant durant de quelques heures à 3 jours (Figure 49, cadre ❷). Les composantes sinusoïdales du profil de profondeur ont une période de 24 h et traduisent manifestement l'effet de la marée sur les courants (Figure 49, cadre ❶).

**La courantologie autour des DCP ancrés en Martinique était manifestement trop variable pour pouvoir être décrite à échelle fine au moyen des seuls profils verticaux ADCP.** Des différences de courant d'une campagne à l'autre et d'un DCP à l'autre ont ainsi été observées, mais n'ont pas pu être mises en évidence statistiquement. Des doutes subsistent également sur la validité des mesures de courant lors des phases de remontées du courantomètre, lorsque la trajectoire de l'appareil n'était pas verticale (C. Vrignault, comm. pers.).

La mise en œuvre en continu depuis le navire d'un courantomètre ADCP mesurant à une fréquence temporelle élevée le courant dans la couche de sub-surface autour des DCP ancrés étudiés aurait vraisemblablement permis de caractériser la courantologie locale à une échelle plus appropriée.

### ➤ **Typologie qualitative de l'environnement biotique à l'échelle annuelle**

La caractérisation de l'environnement biotique des agrégations de macronecton autour de DCP ancrés en Martinique à l'échelle annuelle s'est limitée à une estimation de la production primaire en surface à partir de données satellitaires de couleur d'eau.

Hu *et al.* (2004) ont récemment montré que la majeure partie de la décoloration de la couleur de l'océan observée consécutivement aux crues des fleuves amazoniens dans la région d'étude était due aux CDOM. La Chl-*a* semble donc intervenir de façon moins importante dans cette décoloration que ce qui avait été précédemment supposé (Fratantoni et Glickson, 2002; Hu *et al.*, 2004). L'algorithme utilisé afin de générer les données des cartes est cependant supposé n'extraire que la contribution de la Chl-*a* à la décoloration de l'eau (Carder *et al.*, 2003). Les cartes utilisées doivent donc renseigner sur la concentration en Chl-*a* et non celle en CDOM. L'analyse de ces cartes a permis d'identifier l'influence du panache des fleuves amazoniens sur la production primaire de surface de la zone des Petites Antilles, déjà mise en évidence dans les études de couleur d'eau précédentes (Muller-Karger, 1990; Fratantoni et Glickson, 2002; Hu *et al.*, 2004). L'influence potentielle du panache de l'Amazone sur l'ensemble de la zone des Petites Antilles, soit à plus de 3 000 km de son embouchure a été mise en évidence pour la première fois.

Un découplage entre les maxima de Chl-*a* et les minima de salinité a été observé. Les salinités de surface les plus faibles observées autour de la Martinique (32 ppu) demeurent dans la gamme de tolérance des cyanobactéries photosynthétiques du genre *Trichodesmium spp* (Fu et Bell, 2003) qui sont des producteurs primaires importants dans la zone des Petites Antilles. Des blooms de phytoplancton induits par les apports des eaux fluviales de faible salinité ont de plus été observés (Charles *et al.*, 2005; Goebel *et al.*, 2005). **La salinité ne semble donc pas pouvoir limiter à elle seule la production primaire dans les masses d'eau sous influence du panache des fleuves amazoniens.** La turbidité importante des eaux dessalées des panaches de ces fleuves pourrait éventuellement limiter la production primaire en réduisant la profondeur de la couche euphotique.

L'établissement d'une typologie visuelle des couches diffusantes apparaissant sur les échogrammes a été exclu à l'échelle d'analyse annuelle. Il était en effet impossible de comparer visuellement la structure et de la densité des couches diffusantes d'une prospection à l'autre. **On peut supposer que l'abondance des consommateurs primaires du zooplancton et du micronecton doit suivre l'évolution de la production primaire estimée à partir des cartes de Chl-*a* de surface, avec néanmoins un décalage spatial et/ou temporel.** L'analyse quantitative au § 3.3.3 de la densité et de la structure des couches diffusantes observées dans le proche voisinage des DCP lors des 4 premières campagnes permettra de préciser la relation entre les productions primaire et secondaire.

#### **3.2.2.4. Conclusions**

L'analyse conjointe des profils hydrologiques réalisés *in situ* et des cartes de concentration en Chl-*a* de surface a permis de mettre en évidence que **la première cause de variabilité à l'échelle annuelle de l'environnement hydro-biologique des agrégations de macronecton autour des DCP ancrés en Martinique est le passage saisonnier des panaches des fleuves amazoniens dans la zone des Petites Antilles.** Ces incursions d'eau dessalée et riche en Chl-*a* induisent une **situation hydrologique complexe et changeante de mai à novembre**, avec l'occurrence simultanée ou l'alternance des types de structures hydrologiques que nous avons définies.

En dehors de ces périodes, la structure hydrologique observée autour des DCP en Martinique est caractéristique des **eaux tropicales oligotrophes du biome des alizés.** Trois types de structures hydro-biologiques ont été observés autour des DCP ancrés étudiés en Martinique :

- lors du premier semestre, l'habitat hydrologique du macronecton est caractérisé par une thermocline profonde (100 m) et une salinité élevée. La productivité primaire en surface est généralement faible, sauf lors des incursions de masses d'eau sous influence du panache de l'Amazonie qui débutent vers le mois de mai. Au début de ces incursions, on observe une **structure hydrologique typique des eaux tropicales oligotrophes avec dans le même temps des concentrations de Chl-a de surface élevées** (ex. Figure 47b) ;
- le passage **en surface de lentilles d'eau dessalée d'une quarantaine de mètres d'épaisseur** est observé après ou en périphérie des maxima de Chl-a. Ces masses d'eau superficielles issues de l'Amazonie et l'Orénoque ont été observées ponctuellement, pendant un mois en moyenne autour des DCP ancrés en Martinique ;
- au deuxième semestre, l'habitat hydrologique du macronecton autour des DCP ancrés en Martinique est caractérisé par **une thermocline de moins en moins marquée** du fait de l'augmentation générale de la température des masses d'eau lors de la saison chaude. La salinité est élevée. La concentration en Chl-a est globalement plus élevée de juin à novembre sous l'influence des panaches amazoniens.

### 3.2.3. Caractérisation du macronecton

#### 3.2.3.1. Matériel et méthodes

- **Analyse visuelle des échogrammes**

Les échogrammes de chacune des prospections acoustiques réalisées d'avril/mai 2003 à avril 2004 ont été inspectés visuellement afin :

- **d'étudier la réponse fréquentielle** des structures biotiques insonifiées et définir la fréquence ou la combinaison de fréquence la plus adaptée à la caractérisation acoustique de chaque holon du système ;
- **de définir qualitativement des grands types d'agrégation de macronecton** à partir de leur morphologie et de leur densité. La fréquence d'occurrence de ces types d'agrégation de macronecton a également été déterminée à partir de l'analyse visuelle qualitative des échogrammes de l'ensemble des campagnes.

Cette première étape a permis d'identifier deux échelles d'analyse du macronecton agrégé autour des DCP ancrés : **l'échelle du banc acoustique et celle des échos individuels**.

- **Typologie acoustique quantitative des échos individuels de macronecton**

**L'étude acoustique du macronecton à l'échelle des cibles individuelles est justifiée par l'existence d'une relation entre l'espèce, la taille et le TS du poisson** (Love, 1977; Foote, 1987; Ehrenberg et Torkelson, 1996; Gauthier et Rose, 2002). L'un des principaux défis et l'une des principales limitations de l'acoustique halieutique étant l'identification des espèces et des classes de taille observées (Rose et Leggett, 1988; Gerlotto, 1993; Horne, 2000; Petitgas *et al.*, 2003; Gauthier et Horne, 2004), cette relation entre espèce, taille et TS permet de préciser la composition des bancs acoustiques observés à partir de l'analyse des TS des cibles individuelles enregistrés simultanément dans la même zone (Gerlotto, 1993; Barange *et al.*, 1994; Josse et Bertrand, 2000; Josse *et al.*, 2000; Gauthier et Rose, 2001; Fleischman et Burwen, 2003; Gauthier et Horne, 2004). Le TS *in situ* estimé pour les classes de taille et espèces étudiées est de plus considéré comme le

meilleur paramètre pour convertir une densité acoustique en densité absolue (nombre d'individus par unité de volume) (Rose, 1992; Simmonds et MacLennan, 2005). Les TS des cibles individuelles enregistrés autour de DCP ancrés en Martinique ont été étudiés afin, d'une part de préciser la composition des agrégations de macronecton observées et d'autre part de définir des TS *in situ* moyens qui pourront être utilisés pour calculer la densité du macronecton au sein des agrégations.

L'étude acoustique des agrégations de macronecton à l'échelle des poissons individuels est une opération qui nécessite un temps de traitement moins important que dans le cas des bancs acoustiques. Elle a donc été réalisée à l'échelle annuelle en employant les méthodes présentées dans ce chapitre.

#### ➤ **Sélection des cibles individuelles observées in-situ**

Le TS d'un poisson mesuré *in situ* est reconnu comme étant extrêmement variable (Foote, 1987; Barange *et al.*, 1994; Ehrenberg et Torkelson, 1996; Simmonds et MacLennan, 2005). Des TS individuels variant sur plus de 15 dB ont ainsi été observés chez l'albacore et le patudo (Bertrand *et al.*, 1999a). Pour limiter les effets de cette très forte variabilité, **nous avons choisi, à l'instar de Bertrand et Josse (2000a), de favoriser la sélection d'échos individuels de bonne qualité, au détriment de leur quantité.**

Pour ce faire, les échos qui avaient été sélectionnés comme des cibles individuelles par l'échosondeur ont été filtrés une seconde fois dans le logiciel Movies+, en fixant un seuil minimum de détection des TS : -55 dB et en ne retenant que les échos individuels qui avaient été « traqués » par le module TS du logiciel Movies+ sur au moins trois pings successifs. Movies+ permet en effet de regrouper les TS qui ont été détectés sur plusieurs pings successifs, dans une fenêtre de profondeur paramétrée par l'utilisateur. Ces TS sont regroupés sous la forme d'un « track » qui permet de reconstituer la trajectoire supposée d'un poisson insonifié plusieurs fois successivement (Ehrenberg et Torkelson, 1996; Diner et Berger, 2004). La sélection des échos simples sur la base de la longueur du track auquel ils appartiennent permet de limiter le risque d'accepter des échos multiples en tant qu'écho simple (Soule *et al.*, 1995; Bertrand et Josse, 2000a) et limite la variance des TS sélectionnés (Ehrenberg et Torkelson, 1996).

La différence maximale de profondeur entre 2 échos individuels successifs au sein d'un track a été fixée à 1.5 m, d'après les valeurs de vitesses verticales maximales enregistrées lors des pistages acoustiques (Cayré et Chabanne, 1986; Marsac et Cayré, 1998) et en fonction de la récurrence des émissions acoustiques et de la vitesse du bateau lors des prospections. Le nombre de pings manquants autorisé entre 2 détections successives d'un poisson au cours d'un track a été fixé à 1.

**Cette procédure de sélection a été essentiellement appliquée aux données acoustiques récoltées lors des observations vidéo sous-marines, au cours desquelles le nombre de TS détecté était maximum.**

#### ➤ **Détermination de l'influence des performances de détection du sondeur sur les distributions de TS observées in situ**

Nous avons appliqué la méthode proposée par Josse *et al.* (1999) pour vérifier l'adéquation entre la distribution spatiale et énergétique des échos retenus comme provenant de cibles individuelles et les performances de détection de l'échosondeur. Nous avons représenté sur un même graphique la limite de détection du TS d'une cible individuelle sur l'axe acoustique de l'échosondeur en fonction de la profondeur et tous les échos individuels observés in-situ et retenus pour l'analyse.

### ➤ **Classification des cibles individuelles détectées in situ**

**Du fait du grand nombre de cibles individuelles détectées dans un espace réduit autour du DCP, leur classification a été abordée sous un angle statistique, afin de lisser la forte variabilité à l'échelle individuelle et se concentrer sur les grandes tendances de leur distribution énergétique dans l'espace et dans le temps.**

L'objectif était de décomposer les distributions des TS retenus lors de chacune des prospections acoustiques en une somme de distributions quasi-normales. Des poissons d'une même espèce et d'une taille sensiblement supérieure à la longueur d'onde du signal (Gauthier et Horne, 2004; Knudsen *et al.*, 2004) produisent en effet généralement une distribution de TS unimodale gaussienne (Gauthier et Rose, 2001; Simmonds et MacLennan, 2005). Dans le cas des thonidés, des distributions unimodales de TS ont ainsi été observées pour des albacores de 60 à 120 cm LF et des patudos d'environ 120 cm LF en 38 kHz (Bertrand *et al.*, 1999a). La décomposition des distributions de TS en composantes quasi-gaussiennes a ainsi été utilisée afin de discriminer les groupes de poissons d'espèces et/ou de tailles différentes autour des DCP ancrés. Cette décomposition a été mise en œuvre en utilisant des variables auxiliaires qui rendaient compte de la distribution spatiale des cibles dans le plan vertical (profondeur et distance au DCP de la cible) et de la distribution temporelle des détections (heure de détection). **Les valeurs de TS enregistrées durant chaque prospection ont ainsi été modélisées en fonction de ces variables auxiliaires en utilisant des modèles de régression en arbre (« tree models »)** (Breiman *et al.*, 1984).

Cette famille de modèles repose sur la théorie de la régression linéaire classique qui s'applique à une variable réponse  $y$  (ici les valeurs de TS) et un ensemble de variables descriptives  $x_i$  (profondeur, distance au DCP et heure de détection). Si  $y$  et  $x_i$  sont numériques, des « règles de régression » ou de « prédiction » sont établies sous la forme (Breiman *et al.*, 1984) :

$$\text{si } x_1 \leq a \text{ et } x_2 \leq b \text{ et } x_3 \leq c \quad \text{alors, } y = d$$

avec  $a, b, c, d$  constantes.

Chaque valeur de  $y$  est ainsi classifiée au sein d'une strate définie par un intervalle de valeurs des variables prédictives  $x_i$ . Un arbre de régression est constitué d'un ensemble de ces règles qui permettent de regrouper les valeurs de  $y$  dans des strates hiérarchisées et imbriquées, où une mesure de la variance de  $y$  (sa déviance) est minimale. La significativité du regroupement des valeurs de  $y$  dans une strate est évaluée par la part de la déviance totale expliquée par le regroupement i.e. par la différence entre la déviance du modèle avant la définition de la strate et la déviance résiduelle dans la strate (Breiman *et al.*, 1984).

Les distributions de TS obtenues dans les strates de déviance minimale avec cette méthode étaient généralement quasi-normales. **L'utilisation de modèles en arbre a donc permis d'extraire des distributions de TS quasi-normales, ayant été produites par des poissons situés dans une strate de profondeur, de distance au DCP ou une strate horaire.** La variable horaire a été utilisée afin de déterminer si la distribution des TS enregistrés n'avait pas changé de façon importante au cours d'une prospection.

La présence d'une agrégation de macronecton dans les strates définies par la régression en arbre a été validée visuellement sur l'échogramme de la prospection, afin de juger de la pertinence de la classification. La validité de chaque modèle en arbre a été évaluée en vérifiant la normalité de ses résidus. **Nous avons considéré que les TS faisant partie des distributions quasi-normales isolées par cette méthode avaient été émis par des organismes du macronecton et ont été conservés dans les analyses ultérieures.**

Les intervalles des variables  $x_i$  définissant les strates où les distributions de TS étaient quasi-normales ont ensuite été comparées afin de dégager **une typologie de la distribution spatio-temporelle globale des TS de macronecton.** La moyenne et l'écart type des valeurs de TS, de profondeur et d'heure de détection et de distance au DCP des cibles ont été calculés afin de caractériser quantitativement les types de TS de macronecton.

La distance au DCP a été calculée à partir d'une estimation de la position moyenne du DCP lors de la prospection vidéo/TS. Cette position du DCP a été obtenue en moyennant la dernière position du DCP notée lors de la prospection en étoile précédant la prospection vidéo/TS et la première position du DCP notée lors de la prospection en étoile suivant la prospection vidéo/TS. Une estimation de la gamme de taille des poissons correspondant aux types de TS identifiés a été calculée à partir des relations TS-LF disponibles dans la littérature (Foote, 1987; Bertrand et Josse, 2000b).

Cette typologie des valeurs de TS a été définie à l'échelle de chacune des prospections acoustiques. Sa robustesse à échelle temporelle plus large a été testée en appliquant un modèle de régression en arbre à l'ensemble des TS classifiés dans les distributions quasi-normales. Les variables explicatives sont présentées dans le tableau ci-dessous (Tableau 22) :

**Tableau 22. Variables explicatives utilisées dans la régression en arbre globale de toutes les valeurs de TS sélectionnées par régression en arbre à l'échelle des prospections acoustiques ; C : variable continue, F : variable factorielle.**

Code variable	Description	Type
tdepth	Profondeur de la cible individuelle	C
tdDCP	Distance de la cible individuelle au DCP	C
hclass4	Classe horaire	F
DCP	Nom du DCP	F
mois	Mois	F

Les variables « mois » et « nom du DCP » ont été introduites afin de mettre en évidence d'éventuelles tendances saisonnières ou différences entre DCP dans les distributions de TS de macronecton.

Les modèles en arbre ont été ajustés au moyen du package R « tree » (Ripley, 2005).

- **Typologie qualitative du macronecton observé en vidéo sous-marine**

Comme nous l'avons vu au § 2.3.3.4, la caméra vidéo sous marine a été mise en œuvre afin d'échantillonner les objets acoustiques détectés au sondeur. Des grands types de groupes d'espèces distribués dans des strates bathymétriques bien distinctes ont pu être identifiés visuellement à partir des observations vidéo à l'échelle annuelle. La distribution bathymétrique de ces groupes d'espèces a été comparée à celle des types d'agrégations et de cibles individuelles de macronecton identifiées par acoustique.

### **3.2.3.2. Résultats**

- **Réponse fréquentielle des structures biotiques insonifiées**

Une différence de réponse acoustique des couches diffusantes en fonction de la fréquence a été observée durant toutes les campagnes. Les couches diffusantes étaient plus étendues et plus denses en 38 kHz qu'en 120 kHz, avec des différences de densité acoustique pouvant atteindre 10 dB. De ce fait, les agrégations de macronecton étaient en général beaucoup plus visibles en 120 qu'en 38 kHz (Figure 50).

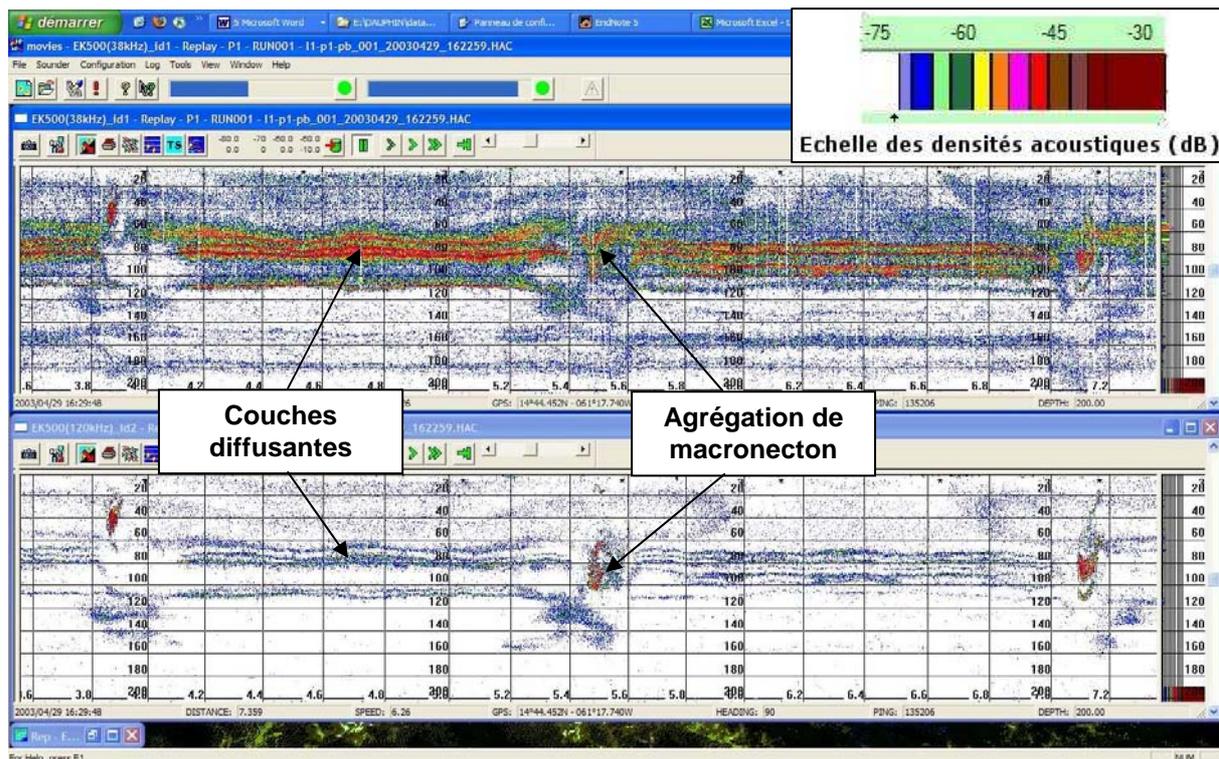
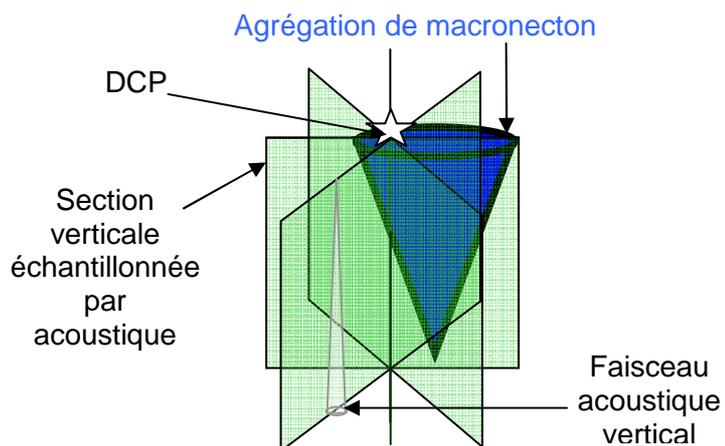


Figure 50. Exemple d'échogrammes ( $S_v$ ) montrant la différence de réponse des couches diffusantes entre les fréquences 38 kHz (fenêtre supérieure) et 120 kHz (fenêtre inférieure). Seuil de visualisation : -70 dB.

La caractérisation acoustique des agrégations de macronecton a donc été réalisée à partir des données recueillies en 120 kHz et l'étude des couches diffusantes de micronecton à partir des données enregistrées en 38 kHz.

- **Typologie qualitative des structures insonifiées**

Les prospections en étoile élargies ont permis de vérifier que **tous les types de structures macronectoniques observés étaient distribués dans un rayon de 400 m autour de la tête des DCP**. Seules les couches diffusantes et les cibles individuelles nocturnes avaient une distribution spatiale qui s'étendait au-delà de la zone prospectée par les parcours acoustiques en étoile. Les prospections en acoustique oblique ont confirmé que l'essentiel de la biomasse de macronecton était distribuée à moins de 400 m des têtes des DCP ancrés sous la forme d'une agrégation de sub-surface unique (cf. 2.3.3.2). Les échogrammes obtenus à partir des prospections en étoile sont composés de sections acoustiques verticales du système, récoltées selon des directions différentes autour du DCP (Figure 51).



**Figure 51. Schéma des sections acoustiques verticales successives d'une agrégation de macronecton obtenues avec un parcours en étoile.**

Les agrégations représentées sur les échogrammes sont donc en réalité des sections verticales d'agrégation observées successivement (Figure 51).

L'inspection visuelle de tous les échogrammes enregistrés lors des prospections en étoile a permis de mettre en évidence des différences importantes entre la structure des agrégations de macronecton diurnes (Figure 52a) et nocturnes (Figure 52b).

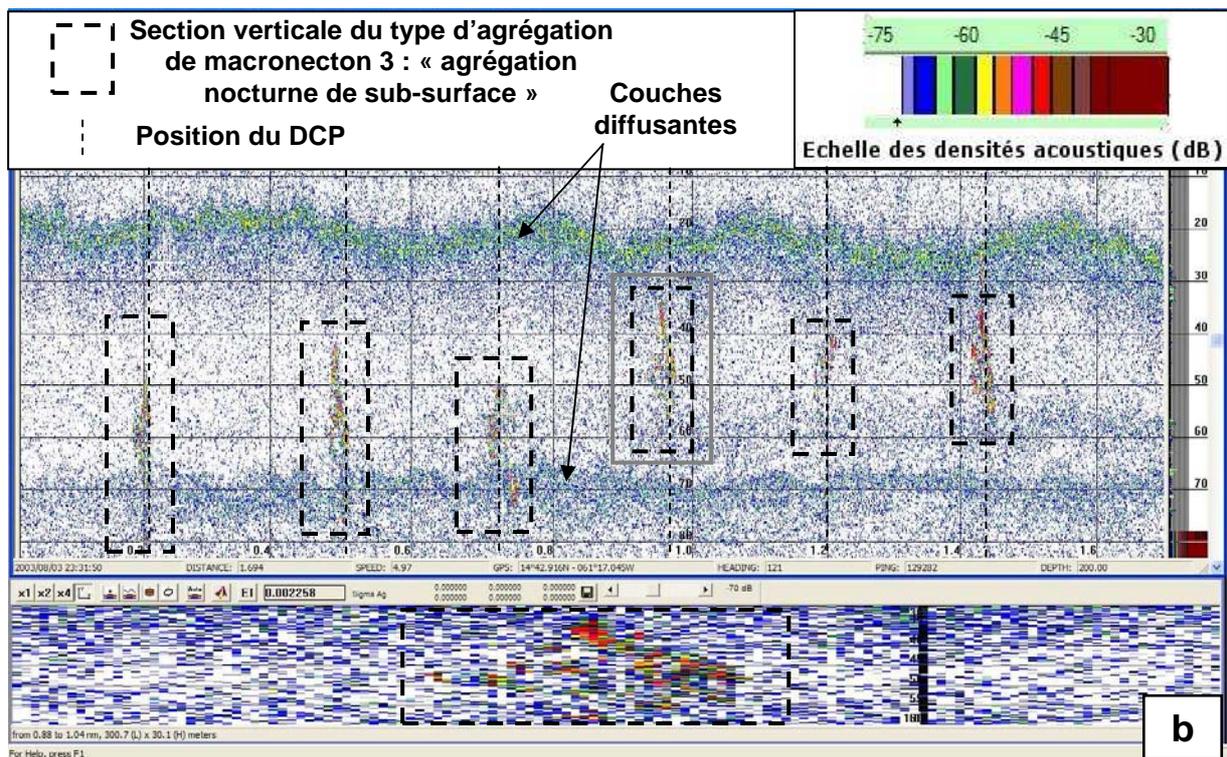
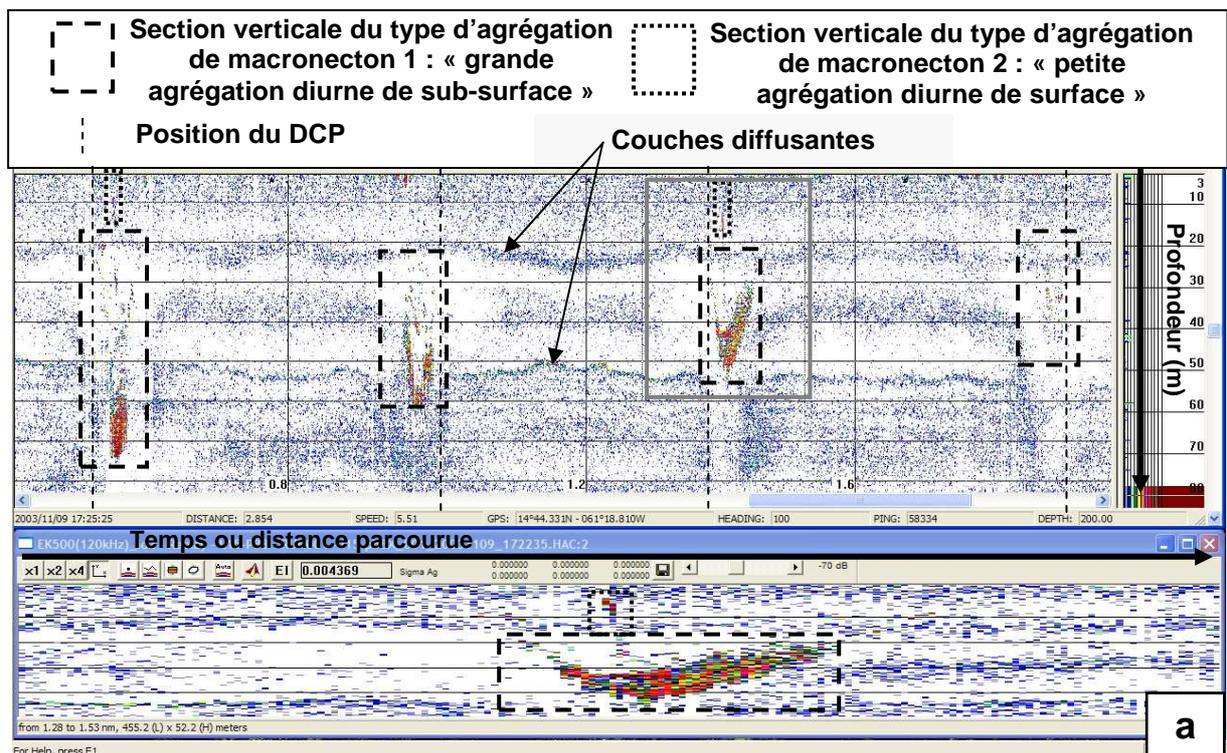


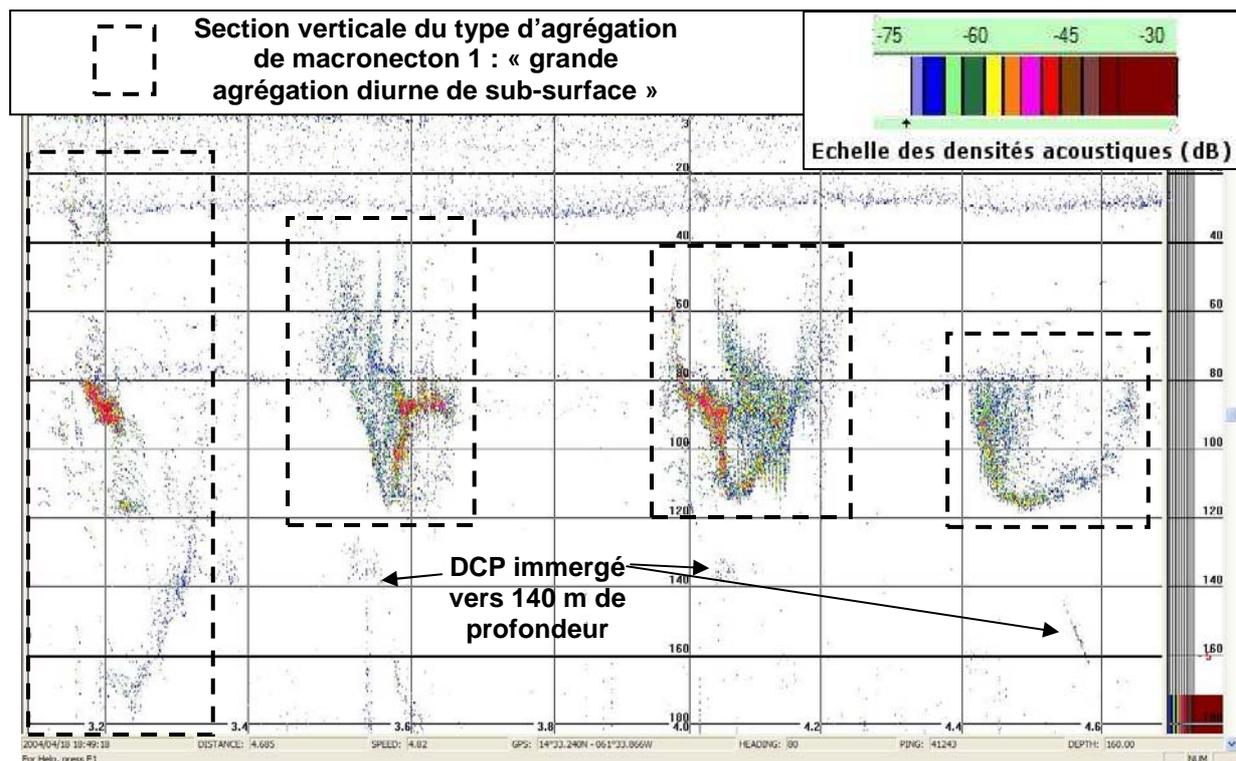
Figure 52. Echogrammes ( $S_v$ ) enregistrés en 120 kHz lors de prospections en étoile montrant un exemple de structures insonifiées de jour (a) et de nuit (b). La fenêtre inférieure de chaque échogramme présente un zoom de la portion d'échogramme encadrée en gris. Seuil de visualisation : -70 dB.

➤ **Typologie visuelle des structures diurnes**

De jour, le micronecton apparaissait généralement sous la forme de **couches diffusantes horizontales plus ou moins continues et relativement denses**.

Deux types d'agrégation de densité acoustique plus élevée que celle des couches diffusantes ont été observés. Elles ont été classifiées comme agrégations de macronecton du fait de leur forte densité acoustique.

- Le premier type d'agrégation est **une grande agrégation le plus souvent en forme de V située en sub-surface (20-150 m) qui a été observée autour des DCP lors de toutes les campagnes** (Figure 52a). La morphologie de cette agrégation évoluait au cours de la journée : elle était généralement assez dispersée au lever du soleil, se densifiait et augmentait en taille jusqu'en milieu de journée puis se dispersait en cours d'après-midi. **Des variations importantes des dimensions maximales et de la densité de cette agrégation ont été observées à l'échelle journalière, inter-journalière et mensuelle. La forme globale et la dynamique journalière et inter-journalière de cette agrégation sont cependant restées sensiblement identiques lors des 11 premières campagnes autour des 2 DCP ancrés étudiés.** En avril 2004, les 2 derniers legs ont été réalisés autour du DCP hauturier, qui était partiellement, voire totalement immergé jusqu'à 150 m de profondeur par un fort courant. La structure de l'agrégation était alors beaucoup plus étalée et complexe (Figure 53) ;



**Figure 53. Echogramme ( $S_v$ ) enregistré en 120 kHz lors d'une prospection en étoile montrant un exemple d'une agrégation de sub-surface diurne observée autour du DCP hauturier immergé en avril 2004. Seuil de visualisation : -70 dB.**

- le second type d'agrégation de macronecton diurne est **une agrégation verticale plus petite située près de la surface (0-20 m)** (Figure 52a). Ce type d'agrégation a été observé durant 65 % des phases diurnes échantillonnées. Aucune variation de structure ou de dynamique particulière n'a été observée pour ce type d'agrégation.

**Des cibles individuelles de forte intensité** ont également été observées épisodiquement dans 16 % des phases diurnes échantillonnées près de l'agrégation de sub-surface.

➤ **Typologie des structures nocturnes**

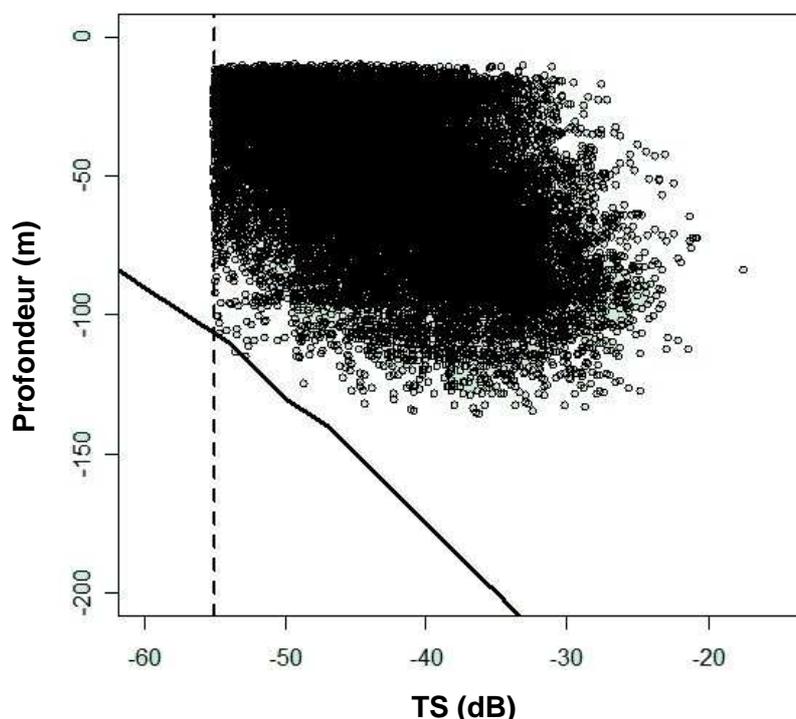
De nuit, les couches diffusantes de surface étaient plus denses, du fait de la migration verticale des couches diffusantes profondes, qui venaient s'ajouter aux couches diurnes (Figure 52b). Un seul type d'agrégation de macronecton a été identifié et observé durant 75 % des phases nocturnes échantillonnées. Cette agrégation était de taille variable, située généralement en sub-surface et plus diffuse que l'agrégation de sub-surface diurne (Figure 52b). **Des cibles individuelles** d'intensité moyenne ont également été observées chaque nuit dans toute la colonne d'eau.

• **Typologie acoustique quantitative des échos individuels de macronecton**

➤ **Sélection des cibles individuelles observées in situ**

Plus de 28 000 valeurs de TS ont été sélectionnées en 120 kHz par la procédure de filtrage des TS présentée au paragraphe 3.2.3.1. Ces TS ont été récoltés lors de 49 prospections vidéo sous-marines (42 en dérive et 7 au point fixe) d'avril 2003 à mars 2004.

La figure ci-dessous présente la répartition bathymétrique de ces TS et la limite de détection théorique d'une cible individuelle sur l'axe acoustique de l'échosondeur.



**Figure 54. TS minimum détectable dans l'axe du faisceau acoustique de l'échosondeur en fonction de la profondeur (trait plein) et répartition bathymétrique et énergétique des TS détectés en 120 kHz lors des campagnes DAUPHIN (cercles). Seuil minimum d'acceptation des TS (-55 dB) en trait pointillé.**

La distribution spatio-énergétique des TS détectés lors des campagnes DAUPHIN ne chevauchant pas la limite théorique de détection de l'échosondeur dans la Figure 54, nous avons considéré que **les performances de détection du sondeur n'ont pas biaisé les distributions de TS observées *in situ***.

➤ **Classification des cibles individuelles détectées *in situ***

La migration verticale nocturne des couches profondes vers la surface entraînait chaque nuit une forte augmentation de la densité acoustique dans les 200 premiers mètres de profondeur. **Nous avons considéré que la détection des cibles individuelles de macronecton au sein des couches diffusantes denses nocturnes était trop fortement biaisée et n'avons analysé que les TS enregistrés de jour.**

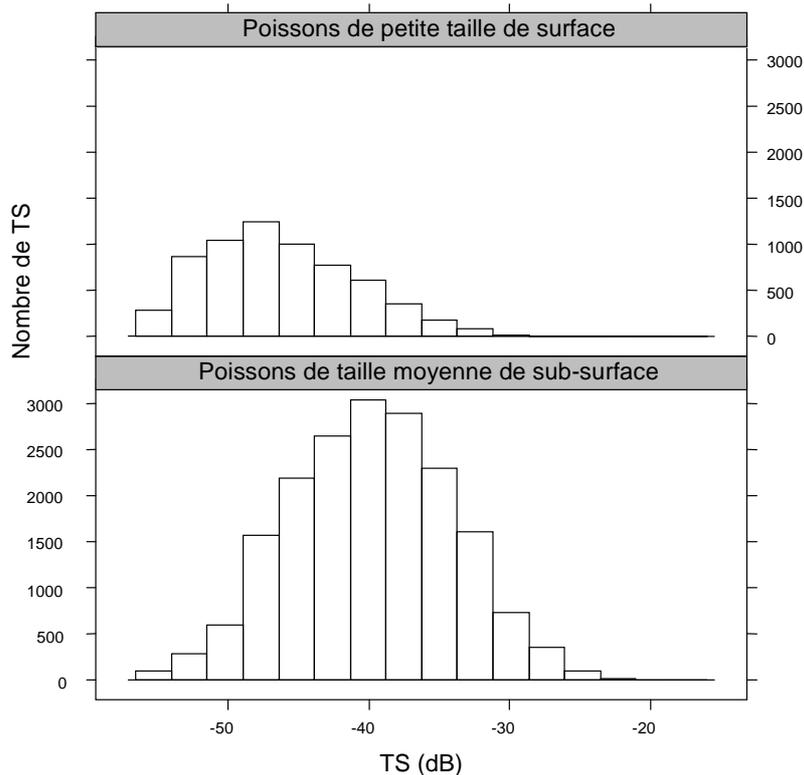
Nous avons cependant réalisé 4 stations fixes prolongées de nuit avec le navire amarré au DCP. Ces stations fixes ont permis de récolter un nombre important de TS au sein de l'agrégation de sub-surface qui se trouvait sous le bateau. Considérant que le nombre de TS nocturnes collectés à l'occasion de ces stations fixes permettait de compenser le biais de détection induit par la densité des couches nocturnes, nous avons utilisé ces valeurs afin d'estimer le TS moyen des agrégations de sub-surface nocturnes.

Près de 25 000 valeurs de TS diurnes ont été retenues à l'issue de la phase d'identification des distributions quasi-normales de TS au moyen de régressions en arbre, soit environ 1 000 TS diurnes récoltés par DCP et par campagne (Tableau 23).

**Tableau 23. Nombre de TS diurnes récoltés par DCP et par campagne lors des campagnes DAUPHIN.**

Campagne		DCP		
		CARLA	SP	Tous
D03	mai-03	0	559	559
D05	juil-03	0	3 043	3 043
D06	août-03	0	3 189	3 189
D07	sept-03	2 802	4 097	6 899
D08	oct-03	2 545	0	2 545
D09	nov-03	0	430	430
D10	déc-03	0	92	92
D11	janv-04	247	0	247
D12	févr-04	202	168	370
D13	mars-04	113	480	593
D14	avr-04	6 907	0	6 907
Total		12 816	12 058	24 874
Moyenne		1 165	1 096	2 261

**Les classifications par régressions en arbre à l'échelle de chacune des prospections couplées acoustique/vidéo ont abouti à définir 3 catégories de TS basées essentiellement sur les différences de distribution bathymétrique des cibles.** Ces catégories de TS ont été interprétées comme correspondant à trois types de poissons différents : « poissons de grande taille solitaires », « poissons de taille moyenne de sub-surface » et « poissons de petite taille de surface ». La distribution des TS au sein des 2 catégories disposant d'un effectif suffisant est présentée dans la figure ci-dessous.



**Figure 55. Distribution des valeurs de TS au sein des catégories isolées par régression en arbre.**

Des descripteurs quantitatifs ont été calculés pour chacune des catégories de TS (Tableau 24) et permettent de préciser leur distribution spatio-temporelle et d'émettre des hypothèses sur la taille des poissons correspondants :

- **les « poissons de grande taille solitaires »** sont caractérisés par un TS moyen très élevé : -18 dB et observés uniquement en sub-surface de jour, sous la forme d'un cible unique en marge des agrégations. Le TS moyen très élevé de ces poissons indique que leur taille doit être importante, supérieure à 1 m. Cette catégorie de poisson a été observée très rarement au cours des campagnes (9 occurrences) ;
- **Les « poissons de taille moyenne de sub-surface »** ont été observés de jour et de nuit en sub-surface (profondeur moyenne : 65 m +/- 25 m) à 95 m en moyenne du DCP et présentent le plus grand nombre d'occurrences dans la base de donnée des TS. D'après les relations TS-LF disponibles pour l'albacore et le patudo en 38 kHz (Bertrand et Josse, 2000b), ces TS observés en sub-surface pourraient correspondre à des thons de taille comprise entre 40 et 60 cm LF, qualifiés de poissons de « taille moyenne » ;
- **Les « poissons de petite taille de surface »** ont été observés de jour et de nuit près de la surface (profondeur moyenne : 31 m +/- 14 m). Leur TS moyen de -43 dB pourrait correspondre à des poissons physoclistes (i.e. avec une vessie natatoire fermée) d'une douzaine de centimètres de long (Foote, 1987).

**Tableau 24. Descripteurs quantitatifs des catégories de poissons individuels définies à partir de l'analyse des TS.**

Catégorie de TS	Poissons de grande taille solitaires	Poissons de taille moyenne de sub-surface		Poissons de petite taille de surface	
		Jour	Jour	Nuit	Jour
<i>Période nyctémérale</i>					
<i>Nombre de TS détectés</i>	9	17 985	1 997	6 889	422
<i>TS moyen (dB)</i>	-18	-36	-40	-43	-43
<i>Etendue des TS (dB)</i>	22	38	29	33	23
<i>Distance moyenne au DCP (m) +/- écart type</i>	35 +/- 69	137 +/- 81	NA	124 +/- 87	NA
<i>Profondeur moyenne (m) +/- écart type</i>	74 +/- 8	76 +/- 28	26 +/- 8	33 +/- 14	49 +/- 7
<i>Heure moyenne de détection +/- écart type</i>	16:20 +/- 02:00	14:20 +/- 04:00	05:42 +/- 01:39	13:48 +/- 03:30	06:01 +/- 00:48

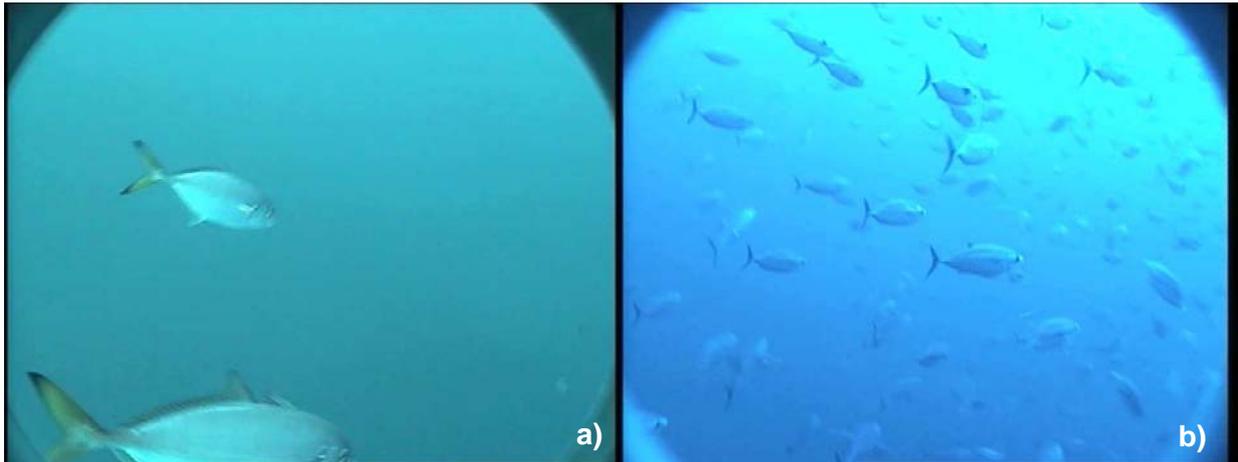
La seule variable ayant un effet significatif dans le modèle de régression en arbre ajusté sur l'ensemble des TS de macronecton est la profondeur. La distinction de 2 classes bathymétriques autour de 49 m a entraîné la plus forte réduction de déviance du modèle de régression en arbre (16%). Les effets spatiaux (DCP) et temporels (campagne et heure de détection) n'intervenaient pas significativement dans le modèle.

**Parmi les poissons de taille moyenne de sub-surface, 92 % a été détecté en dessous de 49 m de profondeur et 82 % des poissons de petite taille de surface au dessus. Ce résultat confirme la robustesse à l'échelle annuelle de la typologie des TS de macronecton établie à l'échelle des prospections individuelles.**

- **Typologie qualitative du macronecton observé en vidéo sous-marine**

Deux catégories de groupes d'espèces distinctes ont été identifiées lors des observations vidéo sous-marines :

- la première catégorie a été observée près de la surface entre 0 et 30 m de profondeur. Elle est composée d'espèces caractéristiques de la communauté des extranatants : carangues jaunes (*C. crysos*), coureurs arc en ciel juvéniles (*E. bipinnulata*) et Balistidés. L'espèce dominante était la carangue jaune (Figure 56a). Ces espèces formaient des petits groupes peu denses qui semblaient attirés par la caméra, ce qui facilitait grandement les observations. Des thons ont également été observés occasionnellement en même temps que les extranatants dans cette gamme de profondeur ;
- la seconde catégorie a été observée en sub-surface (entre 30 et 100 m de profondeur) et était composée de thons noirs ou albacores, dont la taille n'a pas pu être déterminée (Figure 56b). Ces poissons étaient observés en petits groupes ou sous la forme de très grandes agrégations. Ils manifestaient généralement un comportement d'évitement par rapport à la caméra.



**Figure 56. Exemples d'observations de : a) carangues jaunes en surface b) agrégation dense de thons en sub-surface en vidéo sous-marine autour de DCP ancrés en Martinique .**

- **Bilan sur la structure du macronecton agrégé autour des DCP ancrés**

**Une stratification verticale en tailles et espèces se dessine à l'issue de la caractérisation acoustique et optique à l'échelle annuelle des structures des holons de macronecton autour des DCP ancrés en Martinique.**

Les TS les plus forts émis par les cibles individuelles de macronecton autour des DCP ont ainsi été détectés au-delà de 50 m de profondeur et les TS les plus faibles en deçà de cette profondeur.

Les TS moyens des petits poissons de surface pourraient avoir été émis par les petits extranatants observés près de la surface en vidéo sous-marine. La petite agrégation observée en surface sur les échogrammes pourrait de même être composée de ces extranatants.

Les TS moyens des poissons de taille moyenne détectés en sub-surface pourraient avoir été émis par les thons observés en vidéo sous-marine dans la même gamme de profondeur. Aucune information sur la taille de ces thons n'a cependant pu être extraite des données vidéo. De vastes agrégations composées de ces thons ont été observées en vidéo sous-marine et pourraient correspondre à la grande agrégation identifiée en sub-surface sur les échogrammes.

### **3.2.3.3. Discussion**

- **Typologie visuelle des structures insonifiées**

Des algorithmes de classification des structures acoustiques ont été développés, basés sur les caractéristiques de bancs acoustiques issues d'observations monofréquence (Rose et Leggett, 1988; Nero et Magnuson, 1989; Nero *et al.*, 1990; Richards *et al.*, 1991; Reid et Simmonds, 1993; Barange, 1994; Diner *et al.*, 1994; Haralabous et Georgakarakos, 1996; Scalabrin *et al.*, 1996). Aucune de ces méthodes n'a cependant permis d'atteindre le « Saint Graal » de l'acoustique halieutique i.e. l'identification automatique des structures insonifiées (Horne, 2000).

Ceci explique que l'attribution de structures insonifiées individuelles à une espèce ou groupe d'espèce est classiquement réalisée en combinant l'analyse visuelle des échogrammes par un expert et les données issues de pêches expérimentales ciblées

(Petitgas *et al.*, 2003). La typologie des structures insonifiées à l'échelle annuelle est basée sur une classification visuelle « expert » des échogrammes. Comme le soulignent Simmonds et MacLennan (2005) : **“there is a large subjective element in the identification of fish species from the appearance of echo traces”**. Nous nous sommes contentés ici de décrire visuellement les grands types de structures observées et leur dynamique, sans formuler d'hypothèses particulières quant à leur composition spécifique. Leur composition a été précisée au travers de l'étude des cibles individuelles et par des méthodes d'identification directe (pêche et vidéo sous-marine). **Un grand nombre de prospections en étoile a été réalisé à un rythme régulier au cours d'une période annuelle autour des mêmes DCP et ces prospections ont été analysées visuellement par le même observateur. Nous considérons donc que la typologie visuelle des agrégations de macronecton et des couches diffusantes est représentative de la structure des holons biotiques durant la période des campagnes.**

**La forme générale et la dynamique journalière et inter-journalière des agrégations de macronecton étaient relativement stables au cours de l'année et d'un DCP à l'autre.** Des structures d'agrégations de macronecton très différentes n'ont été observées que durant les 2 derniers legs réalisés autour du DCP CARLA. Cette différence qualitative a été confirmée par les variations du nombre de TS récoltés autour des agrégations de macronecton lors des parcours en étoile. Ce nombre était très faible lors de toutes campagnes mais a augmenté très sensiblement lors des 2 derniers legs, traduisant le fait que la structure des agrégations de macronecton était beaucoup plus lâche.

Simmonds et MacLennan (2005) ajoutent au sujet de l'identification visuelle des structures insonifiées : « *the procedure should be made objective as far as possible* ». Nous allons nous efforcer de justifier quantitativement, à échelle mensuelle, la typologie visuelle des structures insonifiées réalisées à l'échelle annuelle dans la partie 3.3.

- **Typologie acoustique quantitative des échos individuels de macronecton**

- **Détection des échos individuels de macronecton**

La forme en V des agrégations de macronecton de sub-surface est manifestement due au fait que les poissons qui les composent font preuve de comportements de nage différents. Les observations vidéo sous-marines ont ainsi montré que les poissons nageaient plus ou moins horizontalement au centre de l'agrégation et avec un angle beaucoup plus proche de la verticale à la périphérie. L'angle sous lequel une vessie natatoire est insonifiée est responsable d'une part importante de la variabilité du TS d'un poisson individuel (Simmonds et MacLennan, 2005). Bertrand *et al.*, 1999a ont ainsi montré que le TS d'un patudo nageant vers le bas était supérieur à celui du même poisson nageant vers le haut. Si l'on considère que les poissons composant les agrégations de sub-surface nagent majoritairement vers le haut dans une portion de la périphérie de l'agrégation et majoritairement vers le bas dans une autre portion périphérique, la distribution des TS enregistrés lors d'une prospection couvrant ces deux zones devrait être bimodale. Nous n'avons pas observé de distributions de TS bimodales dans la strate de profondeur de l'agrégation de macronecton de sub-surface. **Nous considérons donc que l'angle de nage des poissons par rapport à l'axe du faisceau acoustique n'a pas induit un biais important dans l'estimation des valeurs de TS moyennes de l'agrégation de macronecton de sub-surface.**

**Le TS et la profondeur moyenne des cibles individuelles de macronecton étaient significativement plus importantes lors des prospections en dérive (TS = -35 dB) par rapport aux prospections au point fixe (TS = -39 dB) (test de Wilcoxon,  $p < 0.01$ ).** De plus, l'étendue des valeurs de TS détectées durant les prospections en dérive (43 dB) était également significativement supérieure à celle des TS enregistrés lors des prospections au point fixe (36 dB) (test de Wilcoxon,  $p < 0.01$ ).

Cette différence pourrait s'expliquer par le fait que seule la zone spatialement réduite située sous le navire amarré au DCP était échantillonnée lors des prospections en point fixe. Les TS et profondeurs plus faibles enregistrés lors de ces prospections pourraient être dues au fait que la profondeur et les TS des cibles individuelles de macronecton étaient plus faibles dans cette zone. Cette hétérogénéité spatiale de la distribution des TS pourrait provenir de l'hétérogénéité spatiale interne des agrégations de sub-surface en forme de V, où la partie centrale est en général plus profonde et dense que la périphérie sur les échogrammes (cf. Figure 52). Le navire étant amarré au DCP et l'agrégation généralement décalée en amont du courant, les TS récoltés lors des prospections au point fixe devaient ainsi provenir essentiellement de la périphérie de l'agrégation. Des poissons de petite taille de TS faible ont également dû s'agréger autour du navire lors des prospections au point fixe et augmenter ainsi la fréquence de détection des TS faibles. Des cas d'agrégations de poissons de petite taille de surface avec le navire ont également été observés lors des prospections en dérive.

Ce phénomène d'agrégation de petits poissons de surface autour du navire n'est pas toujours aisément décelable et a vraisemblablement biaisé positivement la distance moyenne au DCP des cibles individuelles de petits poissons de surface lorsqu'ils déviaient avec le navire hors de leur rayon d'agrégation habituel. La distribution spatiale horizontale moyenne des petits poissons de surface estimée à partir des TS (Tableau 24) est cependant cohérente avec la distribution spatiale des captures commerciales à la traîne de surface précédemment citées autour de DCP ancrés en Martinique (Reynal *et al.*, sous presse-b), au Vanuatu (Cillauren, 1987) et à Hawaii (Matsumoto *et al.*, 1981).

Une différence importante de TS a été observée chez les poissons de taille moyenne de sub-surface entre le jour et la nuit (4 dB). Cette différence peut s'expliquer par un changement nyctéméral du comportement des poissons. Le changement de structure de l'agrégation de macronecton sub-surface observée entre les phases diurnes et nocturnes reflète manifestement un tel changement (cf. Figure 52 et Figure 53). Des différences nyctémérales de comportement entraînant des variations de TS ont ainsi été observés chez plusieurs espèces de poissons (Edwards *et al.*, 1984). Cette différence peut également être expliquée par le faible nombre de TS nocturnes collectés, qui rend leur analyse plus hasardeuse.

#### ➤ **Classification des échos individuels de macronecton**

La régression en arbre est apparue comme une méthode efficace pour révéler rapidement la structure des distributions de TS récoltés autour des DCP ancrés en Martinique. L'avantage de cette méthode par rapport à d'autres techniques de décomposition de distributions en composantes gaussiennes plus « mécaniques » (e.g. Bhattacharya, 1967) est l'utilisation de variables auxiliaires qui a permis d'isoler dans notre cas des distributions de TS quasi-normales en fonction de critères « biologiques ».

**Les valeurs de TS moyens calculés pour chacune des catégories de TS ainsi définies sont apparues relativement constantes d'un DCP à l'autre et au cours de l'année.** Les variations parfois fortes du nombre de TS échantillonnés par DCP et par campagne (Tableau 23) ont pu contribuer à masquer une partie de l'éventuelle variabilité spatio-temporelle des TS à échelle réduite. Les résultats du modèle en arbre global ajusté à l'échelle annuelle sur un nombre très important de valeurs de TS révèlent cependant une grande stabilité temporelle des TS moyens des catégories de poissons identifiés. Ce résultat va dans le sens de l'hypothèse formulée par Josse *et al.* (1999) en Polynésie Française, selon laquelle la composition en tailles et espèces (et donc les TS) des agrégations de thons autour de DCP ancrés varierait peu.

➤ **Détermination directe de la composition des agrégations de macronecton caractérisées par acoustique à partir des observations de vidéo sous-marine**

Les groupes d'espèces composant les agrégations de surface et sub-surface ont pu être identifiés par vidéo sous-marine lors de presque toutes les campagnes étudiées. Les conditions de turbidité n'ont empêché l'identification par vidéo sous-marine que durant la campagne de juin 2003.

L'identification spécifique des extranants a été aisée du fait de leur comportement d'attraction vis-à-vis de la caméra. Observer les thonidés de sub-surface a été beaucoup plus difficile en raison de leur comportement d'évitement de la caméra. L'identification de ces thonidés n'a pas pu être réalisée au niveau spécifique du fait de la grande ressemblance entre les thons noirs et les albacores dans les gammes de taille des poissons observés. La taille des poissons observés n'a d'ailleurs pas pu être estimée à partir des enregistrements vidéo, car la distance du poisson à la caméra ne pouvait pas être évaluée avec le système vidéo utilisé. Des systèmes vidéo plus complexes, incluant des caméras stéréoscopiques, ont permis d'estimer avec une grande précision la taille de thons rouges dans des cages d'embouche (Harvey *et al.*, 2003). L'utilisation de ce genre de système vidéo à bord d'un engin sous-marin téléopéré (Autonomous Underwater Vehicle : AUV) pourrait à l'avenir permettre d'identifier avec une plus grande précision des agrégations de poissons pélagiques autour de DCP.

### **3.2.3.4. Conclusions**

- **Des différences nyctémérales de structure et de dynamique et une stratification verticale diurne** sont apparues à la fois dans la typologie visuelle du macronecton agrégé et dans la typologie quantitative du macronecton dispersé autour des 2 DCP ancrés étudiés en Martinique à l'échelle annuelle.
- Le type d'agrégation de macronecton le plus fréquent était **une grande agrégation diurne de sub-surface en forme de V** présente autour de chacune des têtes des DCP lors de toutes les campagnes. Les poissons dispersés les plus fréquemment détectés en acoustique étaient des **poissons de taille moyenne en sub-surface qui pourraient être des thons d'après les observations vidéo**.
- **La forme générale et les dynamiques journalières et inter-journalières du macronecton agrégé et la distribution spatiale et les TS du macronecton dispersé sont apparus comme relativement stables à l'échelle annuelle autour des 2 DCP étudiés.**
- **Des variations importantes de la densité et de l'extension spatiale de l'agrégation de macronecton de sub-surface ont en revanche été observées aux échelles journalières, inter-journalières et mensuelles.**

## **3.2.4. Exploitation halieutique des agrégations de macronecton autour de DCP ancrés en Martinique**

### **3.2.4.1. Introduction**

L'analyse du volet halieutique du système [DCP ancré - macronecton - environnement - pêche] concerne essentiellement les prélèvements de macronecton réalisés par les pêcheurs artisans.

**Le premier objectif est de réaliser une typologie des captures des pêcheurs artisans autour des DCP ancrés étudiés, en termes de composition en tailles et**

**espèces et distribution spatio-temporelle.** Les captures issues des pêches expérimentales seront comparées aux captures commerciales pour compléter l'analyse. Cette typologie des captures sera ensuite utilisée afin de préciser la composition des agrégations détectées en acoustique.

**Le second objectif est d'évaluer la quantité moyenne de macronecton prélevé quotidiennement autour des 2 DCP étudiés.** Ces prélèvements seront ensuite comparés à la biomasse moyenne quotidienne des agrégations de macronecton estimée par acoustique afin d'évaluer l'impact de l'activité halieutique.

### 3.2.4.2. Matériel et méthodes

- **Typologie des captures des pêches expérimentales et commerciales**

#### ➤ **Données utilisées**

La composition spécifique et en taille des captures par engin a été déterminée à partir d'une base de données regroupant les poissons recensés par les observateurs embarqués et complétée avec les données de pêche expérimentale.

La base de données des captures contient des données assez détaillées (taille, espèce, engin et heure de capture), mais la quantité de poissons échantillonnée par leg était en contrepartie faible (Tableau 25). Un total de 1 238 poissons a ainsi été échantillonné dont 48% autour des DCP étudiés pendant les campagnes. La trentaine de DCP non étudiés dans le cadre des campagnes, mais où des poissons ont été échantillonnés ont été regroupés dans la catégorie « AUTRES » (Tableau 25). L'objectif est ici de décrire la distribution spatio-temporelle des espèces et classes de tailles capturées en moyenne autour de DCP ancrés. **Nous avons donc utilisé l'ensemble des poissons échantillonnés afin de disposer de suffisamment de données pour réaliser une typologie des captures autour des DCP ancrés.**

**Tableau 25. Nombre de poissons échantillonnés par pêche commerciale et expérimentale**

Mois	DCP			
	C	SP	AUTRES	Tous
Janv-03	0	1	0	1
Févr-03	0	0	4	4
Mars-03	0	0	20	20
Avr-03	0	7	23	30
Mai-03	0	174	35	209
Juin-03	0	26	0	26
juil-03	1	105	0	106
Août-03	5	0	0	5
Sept-03	42	21	67	130
Oct-03	64	33	55	152
Nov-03	10	40	79	129
Déc-03	9	20	0	29
Janv-04	19	0	41	60
Févr-04	35	12	9	56
Mars-04	86	20	40	146
Avr-04	24	1	110	135
<b>Total</b>	<b>295</b>	<b>460</b>	<b>483</b>	<b>1238</b>
<b>Moyenne</b>	<b>18</b>	<b>29</b>	<b>30</b>	<b>77</b>

➤ **Stratification en taille des captures**

Les captures réalisées autour des DCP étudiés lors des campagnes DAUPHIN ont dans un premier temps été stratifiées en taille. Pour ce faire, nous avons appliqué une CKM sur les tailles des poissons capturés. La méthode a été appliquée successivement aux captures des pêches commerciales et expérimentales, puis à la totalité des captures afin de définir une stratification en tailles globale.

➤ **Composition spécifique et distribution spatio-temporelle au sein des strates de taille**

Pour chaque strate de taille, l'effectif des poissons échantillonnés a été représenté en fonction de l'espèce et de l'engin de capture. La profondeur approximative de la capture pouvant être déduite de l'engin employé, cette information a été utilisée pour préciser la localisation bathymétrique de chacune des espèces et classes de taille.

Les effectifs des poissons capturés ont ensuite été représentés par classes horaires, en fonction de l'espèce et de l'engin. Cette représentation a été utilisée pour d'étudier simultanément la distribution spatiale et temporelle du macronecton, en fonction de l'engin et de l'heure de capture.

• **Estimation des prélèvements moyens de macronecton par les pêcheurs artisans autour des DCP étudiés**

➤ **Estimation des captures moyennes par sortie autour des DCP étudiés**

La première étape de l'estimation des prélèvements moyens de macronecton autour des DCP étudiés a consisté à évaluer les captures moyennes réalisées au cours d'une journée par une embarcation de pêche commerciale autour de chacun des 2 DCP étudiés. Cette estimation a été réalisée à partir des données récoltées par les observateurs embarqués. Nous avons utilisé les relations taille-poids établies en Martinique pour un certain nombre d'espèces capturées autour des DCP, complétées par des relations issues de la littérature, afin de calculer le poids de chacun des poissons mesurés par les observateurs (les relations taille-poids utilisées sont présentées en annexe 4). Nous avons ensuite calculé les captures moyennes par sortie globales et les captures moyennes par espèce et par sortie autour de chacun des 2 DCP.

La différence entre les captures moyennes par sortie a été testée entre les DCP étudiés au moyen du test non paramétrique de Wilcoxon. Les différences entre les captures moyennes par espèce et par sortie ont été testées entre les DCP étudiés au moyen de tests non paramétriques appariés de Wilcoxon corrigés de l'effet des comparaisons multiples (Holm, 1979).

➤ **Estimation du nombre de navires exploitant quotidiennement les DCP étudiés**

Le nombre de navires en pêche autour des DCP étudiés a été noté par période de 2 heures durant les campagnes. Un test non paramétrique de Wilcoxon a été utilisé afin de tester la différence entre les nombres de navires observés autour des 2 DCP étudiés.

La moyenne journalière du nombre d'embarcations présentes autour de chacun des DCP a été obtenue en moyennant les nombres de navires observés par période de 2 heures pour une journée donnée. Les moyennes journalières ont-elles mêmes été moyennées autour de chacun des DCP, afin d'estimer le nombre moyen de navires en pêche autour de chaque DCP sur l'ensemble des campagnes.

➤ **Estimation des captures moyennes totales quotidiennes autour des DCP étudiés**

Les captures moyennes totales quotidiennes autour d'un DCP ont été estimées globalement et par espèce en multipliant les captures moyennes quotidiennes globales et par espèce par navire, par le nombre moyen de navires exploitant chacun des DCP.

**3.2.4.3. Résultats**

- **Typologie des captures des pêches expérimentales et commerciales**

➤ **Stratification en taille des captures**

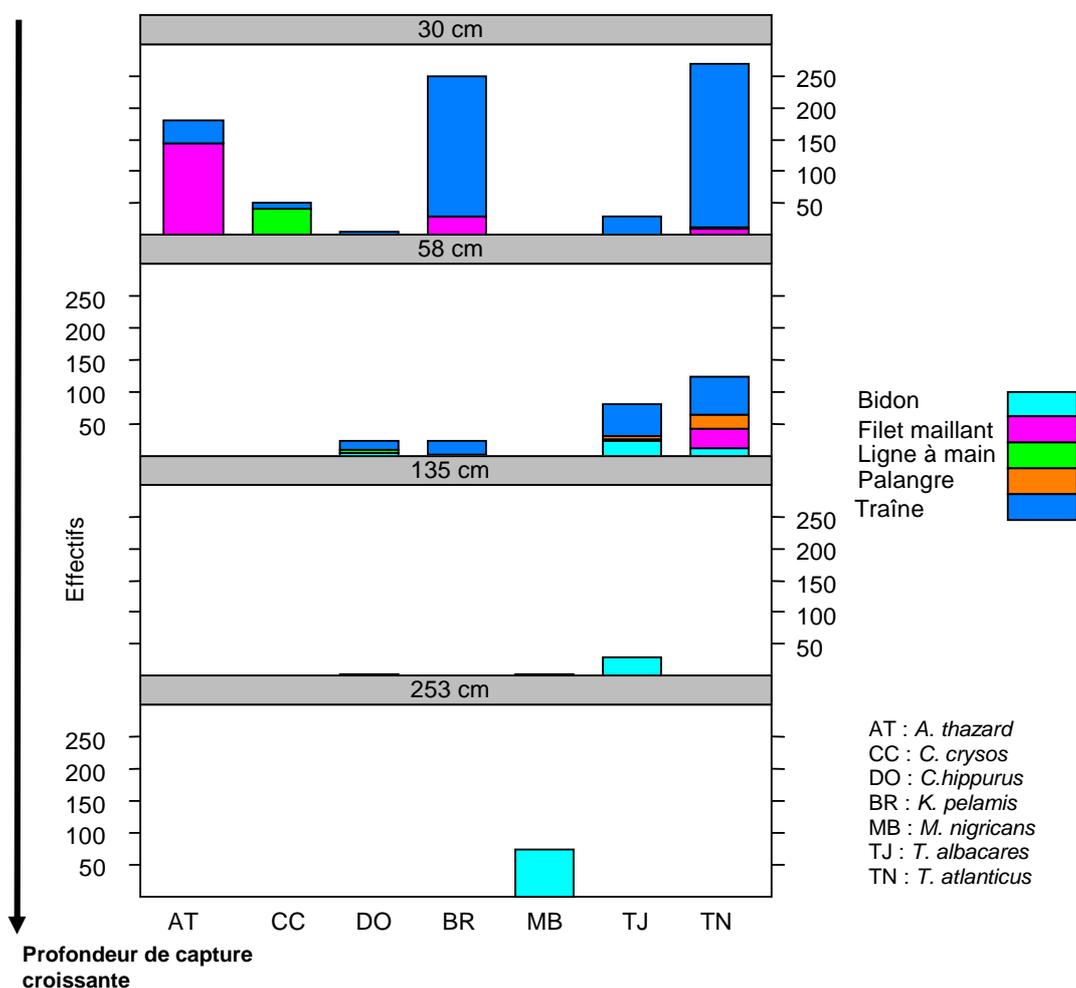
Le tableau ci-dessous présente les strates de tailles identifiées avec la CKM.

**Tableau 26. Strates de tailles identifiées dans les captures commerciales et expérimentales autour des DCP ancrés étudiés.**

Type de données	Strate	Etendue (cm)	LF moyenne (cm)
<i>Pêche expérimentale</i>	1	17 – 44	28
	2	46.5 – 195	63
<i>Pêche commerciale</i>	1	17.5 - 44.5	32
	2	45 – 93	58
	3	100 – 193	136
	4	196 – 354	254
<i>Pêche expérimentale et commerciale</i>	1	17 – 44	30
	2	44.5 – 93	58
	3	100 – 193	135
	4	195 – 354	253

Un total de 4 strates de taille croissantes a été identifié dans les captures totales et les captures commerciales. Les captures expérimentales n'ont permis d'échantillonner que les trois premières de ces strates de tailles. La stratification des tailles obtenue à partir de l'ensemble des captures a été retenue dans la suite des analyses.

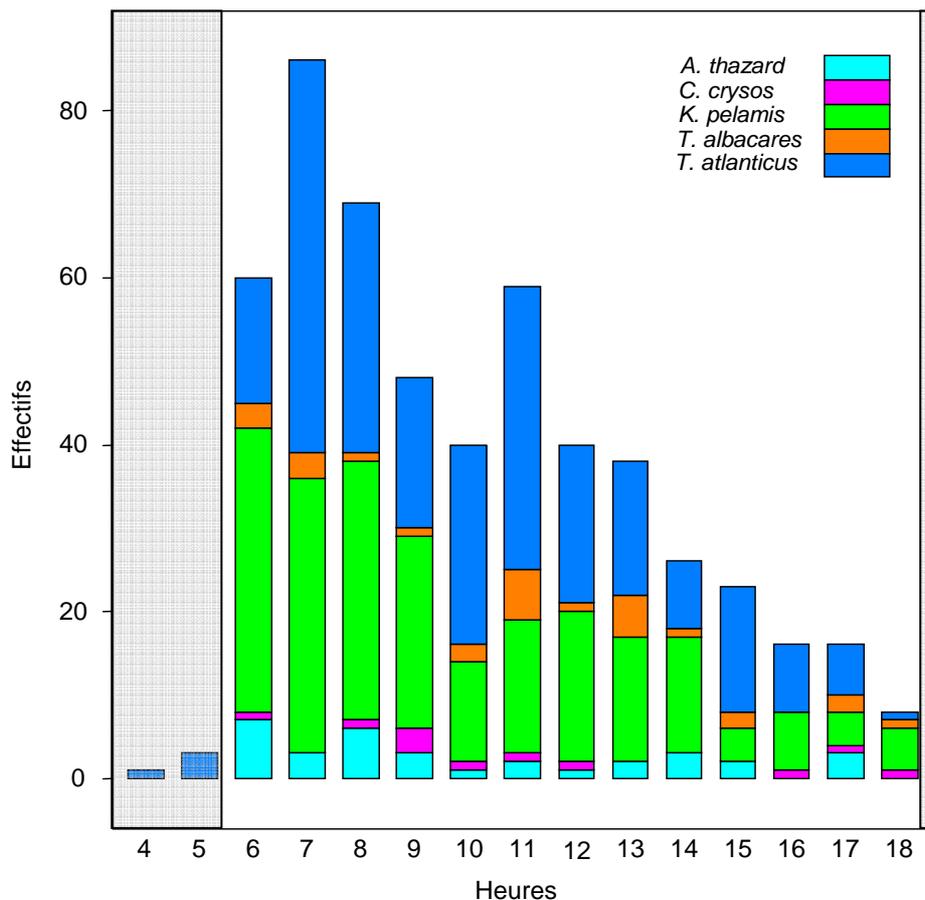
➤ **Composition spécifique et distribution spatio-temporelle au sein des strates de taille**



**Figure 57. Composition spécifique par strate de taille et engins employés pour réaliser les captures expérimentales et commerciales autour des DCP ancrés étudiés. Les intitulés des strates de taille correspondent à la longueur moyenne au sein de la classe.**

Les poissons de petite taille (LF moyenne 30 cm) représentent 68% des effectifs des captures. Ils sont essentiellement capturés près de la surface à la traîne par les pêcheurs commerciaux et au filet maillant et à la ligne à main lors des pêches expérimentales. Ils sont composés essentiellement de petits thonidés (34% de thon noir, 31% de listao et 21% de bonite). Les prises à la ligne à main ont été réalisées très près du DCP et sont composées d'une majorité de petites carangues jaunes (Figure 57). Les captures à la traîne de petits poissons sont essentiellement réalisées en début de période diurne et décroissent en cours de journée (Figure 58).

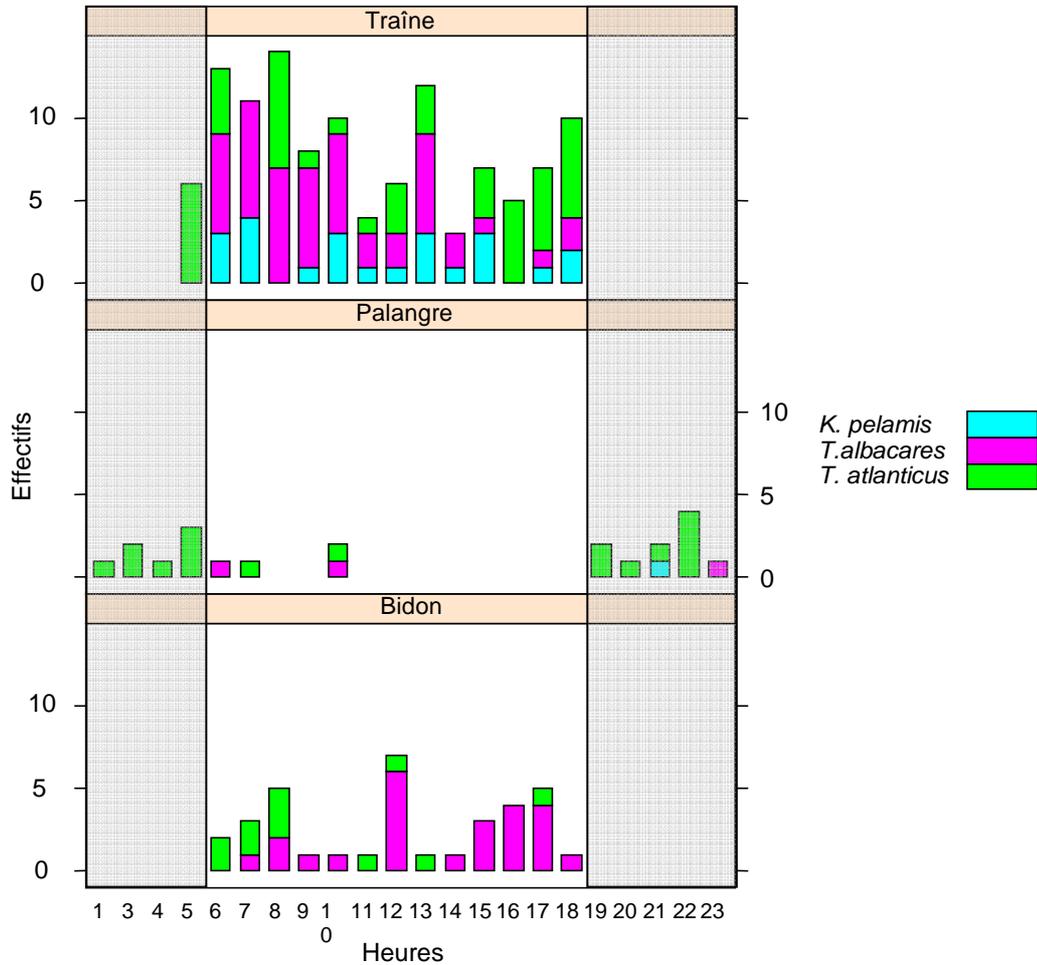
Les dorades coryphènes sont présentes en très petit nombre dans les captures réalisées autour des DCP ancrés antillais, comparativement aux captures réalisées autour de DCP ancrés à la Réunion par exemple (Tessier et Poisson, 1997). Ce résultat confirme la faible abondance de dorades coryphènes autour des DCP ancrés antillais.



**Figure 58. Distribution temporelle et composition spécifique des captures de poissons de petite taille (LF moyenne : 30 cm) à la traîne. Les portions grisées sur la figure correspondent à la période nocturne.**

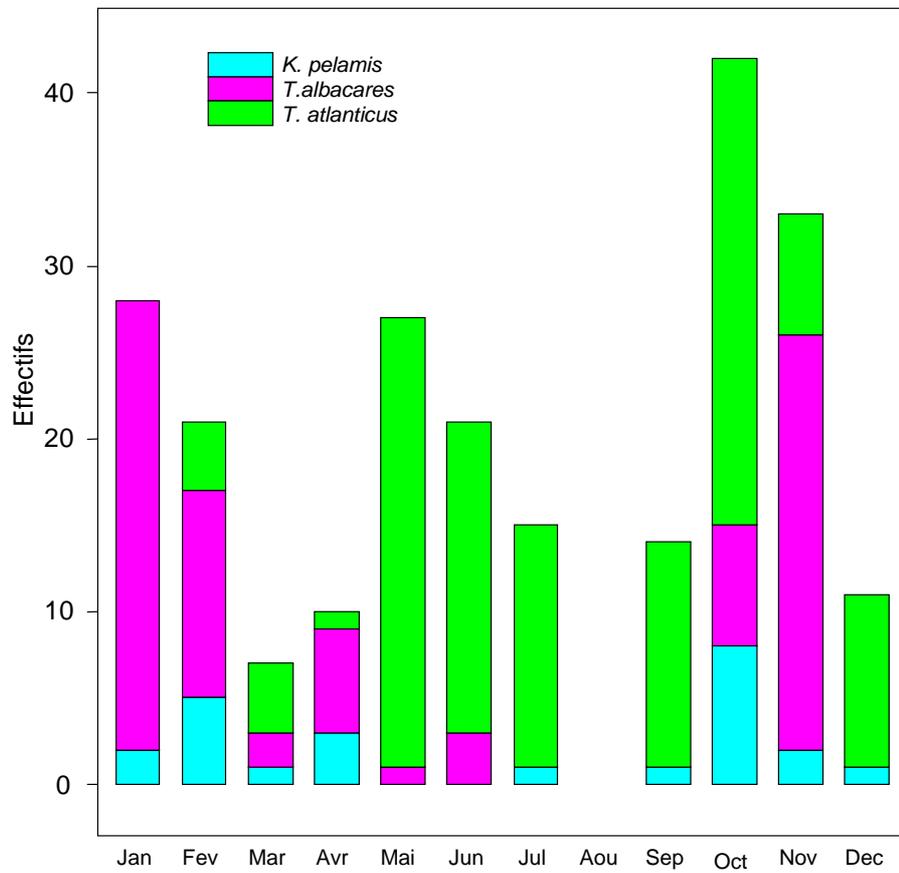
Les poissons de taille moyenne (LF moyenne 58 cm) représentent 22% de l'effectif des captures totales. Ils sont composés d'une majorité de thons noirs (50%) capturés en surface à la traîne et en sub-surface au bidon par les pêcheurs commerciaux et en surface à la palangre et au filet maillant lors des pêches expérimentales. Les albacores capturés au bidon et à la traîne représentent une part importante (30%) des captures dans cette strate de taille avec également 10% de listao (Figure 57).

Le thon noir domine les captures à la palangre de surface réalisées de nuit et également les captures à la traîne et au bidon autour du lever et du coucher du soleil (Figure 59). Le listao est uniquement présent dans les captures à la traîne diurnes et l'albacore domine les captures réalisées en sub-surface au bidon. D'une manière générale, les captures de poissons de taille moyenne semblent plus abondantes autour du lever et du coucher du soleil, avec un autre pic de capture en milieu de journée (Figure 59).



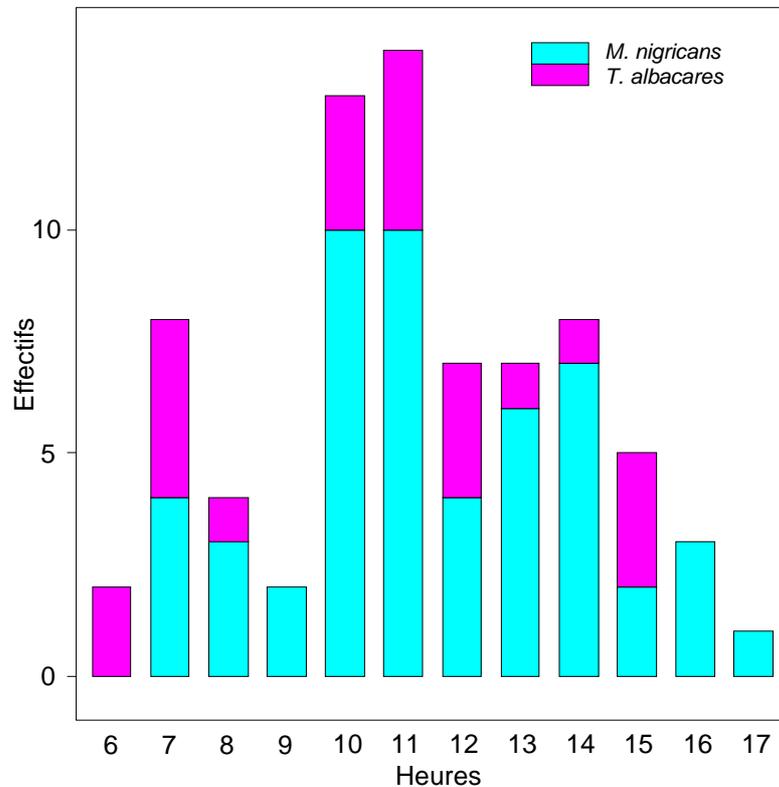
**Figure 59. Distribution temporelle et composition spécifique des captures de poissons de taille moyenne (LF moyenne : 58 cm) en fonction de l'engin de capture. Les portions grisées sur la figure correspondent à la période nocturne.**

Les thons noirs sont globalement présents dans les captures de poissons de taille moyenne toute l'année. Les albacores et les listaos sont plus abondants en début et fin d'année (Figure 60).



**Figure 60. Composition spécifique mensuelle des captures de poissons de taille moyenne (LF moyenne : 58 cm).**

Les deux strates regroupant les poissons les plus grands représentent 10% de l'effectif des captures totales. Elles sont essentiellement composées de prédateurs apicaux : marlins bleus (67%) et d'albacores (24%) pêchés en sub-surface au bidon, majoritairement en milieu de journée (Figure 61). Aucune tendance n'est décelable dans la composition mensuelle des captures de cette catégorie de taille.



**Figure 61. Distribution temporelle et composition spécifique des captures de poissons de grande taille (> 100 cm LF) autour de DCP ancrés en Martinique.**

### ➤ **Bilan**

**Une stratification verticale en tailles et en espèces du macronecton agrégé autour des DCP ancrés étudiés en Martinique est suggérée par ces résultats.** Les thonidés juvéniles de petite taille dominent les effectifs des captures réalisées en surface alors que la majorité des captures de sub-surface sont constituées de prédateurs apicaux adultes de grande taille. Les thonidés de taille moyenne sont présents à la fois dans les captures de surface et sub-surface.

Les thons noirs de taille moyenne sont les seuls poissons à avoir été capturés régulièrement de jour et de nuit par des techniques de lignes, tous les autres poissons n'étant capturés que de jour. Des bonites, des thons noirs et des listaos de petite taille ont également été capturés de nuit en surface mais au moyen d'un engin passif : le filet maillant dérivant. Nous en avons conclu que **les thons noirs de taille moyenne semblent être présents de façon plus ou moins permanente autour des DCP ancrés**, ce qui n'a pas été prouvé par l'analyse des captures des autres espèces.

- **Estimation des prélèvements moyens de macronecton par les pêcheurs artisans autour des DCP étudiés**

➤ **Estimation des captures moyennes par sortie autour des DCP étudiés**

Les captures moyennes par sortie s'élevaient à 62 kg (N = 70, écart type = 61) pour l'ensemble des opérations de pêche commerciales échantillonnées autour de DCP (DCP SP, CARLA et AUTRES).

Les captures moyennes par sortie réalisées autour du DCP hauturier CARLA étaient significativement supérieures à celles réalisées autour du DCP côtier SP (test de Wilcoxon,  $p < 0.01$ ). Les captures moyennes réalisées par sortie autour de CARLA s'élevaient à 89 kg (N=12, écart type = 59) contre seulement 26 kg (N = 19, écart type = 29) autour du DCP SP. Les captures moyennes réalisées autour des autres DCP s'élevaient à 64 kg (N = 30, écart-type = 64) et étaient significativement supérieures aux captures moyennes par sortie autour du DCP SP (test de Wilcoxon apparié avec correction de Holm,  $p < 0.01$ ).

La production moyenne plus faible des sorties réalisées autour du DCP SP s'explique essentiellement par des captures moins nombreuses de prédateurs apicaux (Tableau 27).

**Tableau 27. Captures moyennes par sortie et par espèce (en kg) autour des DCP ancrés étudiés.**

Espèce	DCP		
	CARLA	SP	AUTRES
<i>Makaira nigricans</i>	35	9	47
<i>Thunnus albacares</i>	34	2	14
<i>Thunnus atlanticus</i>	7	6	4
<i>Katsuwonus pelamis</i>	4	2	2

Les grands prédateurs adultes (*M. nigricans* et *T. albacares*) constituent ainsi une faible part de l'effectif des captures (10 %) mais représentent plus de 80 % de la biomasse des captures moyennes par sortie.

➤ **Estimation du nombre de navires exploitant quotidiennement les DCP étudiés**

Le nombre d'embarcations exploitant le DCP SP est significativement supérieur au nombre d'embarcations exploitant le DCP CARLA (test de Wilcoxon,  $p < 0.01$ ). Les nombres moyens d'embarcations observés par jour autour des DCP SP et CARLA sont respectivement 2.4 (N = 39, écart-type = 1.8) et 1 (N = 40, écart-type = 1).

➤ **Estimation des captures moyennes totales quotidiennes autour des DCP étudiés**

Les captures moyennes totales réalisées par jour (période diurne) par tous les pêcheurs artisans présents en moyenne autour des DCP SP et CARLA ont été respectivement évaluées à 62 kg (écart-type = 52) et 89 kg (écart-type = 59).

#### **3.2.4.4. Discussion**

- **De la difficulté du suivi de l'activité halieutique autour de DCP ancrés**

Le suivi des pêches artisanales associées aux DCP ancrés est problématique au niveau mondial du fait de l'absence quasi-générale de système de collecte de statistiques de

pêche dans les petites îles tropicales où s'exerce cette activité (Sibert et Fonteneau, 2000). La Martinique ne fait pas exception (Doray *et al.*, 2002d) et **l'absence de système de collecte de statistiques de pêche a lourdement handicapé le suivi de l'exploitation halieutique, même limité spatialement à 2 DCP ancrés.**

L'effort de pêche nominal (Gascuel, 1995) a pu être évalué assez aisément en relevant l'identifiant des embarcations de pêche présentes autour des DCP de jour toutes les deux heures lors des campagnes. Le suivi des captures réalisées autour des 2 DCP s'est avéré beaucoup plus problématique. Il existe en effet plus de 131 points de débarquement potentiels en Martinique (Gobert, 1989), ce qui limitait l'efficacité d'enquêtes aux points de débarquement. Le nombre d'embarcations de pêche susceptibles d'exploiter les DCP étudiés est d'autre part très important, ce qui limitait l'efficacité des enquêtes ciblant des patrons pêcheurs particuliers. Durant les campagnes DAUPHIN, 121 embarcations différentes ont ainsi été recensées au moins une fois autour des 2 DCP étudiés. Des enquêtes téléphoniques auprès d'une liste de patrons pêcheurs susceptibles d'exploiter les 2 DCP étudiés ont été mises en œuvre, mais n'ont pas permis de collecter suffisamment de données concernant les DCP étudiés et la période temporelle des campagnes.

Ce sont donc les données recueillies par les observateurs embarqués qui ont fourni l'essentiel des informations sur l'activité halieutique autour des DCP étudiés. Le nombre de sorties échantillonnées était réduit (29 sorties autour des DCP CARLA et SP). Il est cependant du même ordre de grandeur que le nombre de sorties DCP échantillonnées par an aux points de débarquement par l'Ifremer entre 1998 et 2002. Ces enquêtes avaient fournis des données similaires à celles récoltées par les observateurs embarqués. Ces données avaient été utilisées dans les évaluations de l'activité DCP réalisées précédemment en Martinique (Doray *et al.*, 2002a; Doray *et al.*, 2002d).

Les compositions spécifiques, rendements horaires et captures par sorties évalués autour des DCP CARLA et SP durant les campagnes DAUPHIN sont comparables à ceux estimés précédemment à l'échelle de la Martinique (cf. § 1.3.2.3), ce qui conforte leur validité.

**Des rendements par sortie significativement supérieurs autour d'un DCP hauturier par rapport à un DCP côtier ont été mis en évidence pour la première fois en Martinique à l'occasion de cette étude.** Malgré un nombre moyen d'embarcations plus important, les estimations des captures totales moyennes réalisées quotidiennement autour du DCP côtier demeurent inférieures à celles réalisées autour du DCP hauturier. Cette différence de rendement pourrait expliquer la tendance actuelle à la multiplication de la pose de DCP ancrés hauturiers, réputés plus productifs, par les pêcheurs artisans martiniquais. Cette tendance à l'expansion de la pêche associée aux DCP vers le large avait déjà été observée antérieurement en Guadeloupe (Diaz *et al.*, 2002).

Du fait de la très grande hétérogénéité temporelle de l'échantillonnage des sorties de pêche, les effets temporels saisonniers n'ont cependant pas pu être pris en compte dans les analyses.

- **Distribution spatio-temporelle et comportement alimentaire du macronecton**

L'essentiel des techniques de pêche expérimentales utilisées était des techniques de ligne (ligne à main, bidon, traîne et palangre). L'efficacité de ces techniques dépend pour une grande part de l'état de satiété des poissons ciblés, même si les leurres des traînes peuvent provoquer un comportement de frénésie alimentaire permettant de capturer des thons aux estomacs bien remplis (Roger et Marchal, 1994; Young *et al.*, 1997). La répartition temporelle des captures réalisées au moyen de ces techniques de ligne peut donc renseigner sur le comportement alimentaire des espèces pêchées. Nous avons interprété l'occurrence temporelle des captures autour de DCP ancrés en Martinique en ce sens.

La couche de surface proche des têtes des DCP a été échantillonnée de nuit de façon homogène au moyen d'une palangre au cours des campagnes DAUPHIN. Les captures de thons de taille moyenne réalisées avec cet engin étaient réparties de façon homogène au cours de toute la période nocturne (Figure 59). Aucune capture n'a été enregistrée lors de la phase diurne. Taquet *et al.* (1998) avaient déjà noté des rendements diurnes très faibles avec une palangre de surface comparable lors de campagnes de pêche autour de DCP ancrés dans la même zone. Les captures maximales de thons de taille moyenne à la traîne ont de plus été observées aux alentours des phases crépusculaires autour des DCP ancrés.

**Ces résultats suggèrent que les thons de taille moyenne pourraient se nourrir préférentiellement durant les phases crépusculaires mais également de nuit autour des DCP ancrés en Martinique.**

Des analyses de contenus stomacaux ont montré que les organismes mésopélagiques des couches diffusantes profondes représentaient une part importante du régime alimentaire des albacores agrégés autour de DCP ancrés (Brock, 1985; Buckley et Miller, 1994; Schaefer et Fuller, 2005). L'étude de Buckley et Miller (1994) a de plus montré que ces thons se nourrissaient d'organismes mésopélagiques essentiellement lors des phases crépusculaires, lorsque les couches diffusantes profondes remontaient vers la surface. L'analyse des contenus stomacaux de thons de sub-surface capturés autour de DCP ancrés de jour et de nuit en Martinique serait nécessaire pour déterminer si ces thons se nourrissent effectivement majoritairement la nuit des organismes des couches diffusantes ayant migré en surface.

Les albacores et marlins bleus adultes semblent en revanche avoir un comportement alimentaire essentiellement diurne autour des DCP ancrés en Martinique (Figure 61).

#### **3.2.4.5. Conclusions**

- Réaliser un suivi des captures commerciales autour des DCP ancrés étudiés en Martinique s'est avéré problématique, du fait de l'absence de système de collecte de statistiques de pêche, de la multiplicité des points de débarquement et du grand nombre d'embarcations susceptibles d'exploiter les 2 DCP ancrés étudiés.
- Une stratification verticale en tailles et espèces est apparue dans les captures des pêches commerciales et expérimentales autour des DCP ancrés en Martinique.
- **L'analyse de la distribution temporelle des captures suggère que les thons de taille moyenne se nourrissent essentiellement lors des phases crépusculaires mais aussi de nuit autour des DCP ancrés en Martinique.**
- Les thonidés de petite taille dominent les effectifs des captures et les grands prédateurs apicaux la biomasse débarquée. Les thonidés de taille moyenne représentent une portion minoritaire des captures en termes d'effectif et de biomasse.
- Des captures moyennes plus élevées de grands prédateurs apicaux autour du DCP hauturier induisent des rendements par sortie significativement supérieurs à ceux observés autour du DCP côtier.
- L'estimation des captures moyennes totales réalisées quotidiennement autour du DCP hauturier est supérieure aux captures estimées autour du DCP côtier.

### 3.2.5. Relations entre holons à l'échelle annuelle

#### 3.2.5.1. Relations environnement-macronecton

L'environnement biotique et abiotique autour des DCP ancrés étudiés est apparu comme relativement variable à l'échelle mensuelle, dans le contexte du biotope pélagique tropical, du fait notamment de l'influence des panaches des fleuves amazoniens. Des variations de la structure des holons de macronecton et particulièrement des agrégations de sub-surface ont été observées à l'échelle mensuelle ou saisonnière et à l'échelle journalière. **Une étude quantitative est donc nécessaire afin de préciser les relations entre le macronecton et son environnement et quantifier les contributions réciproques des échelles journalières et saisonnières.**

**Le seul effet net de l'environnement abiotique sur la structure des agrégations de macronecton mis en évidence à l'échelle mensuelle est celui du courant.** Des agrégations de macronecton caractérisées par une structure très différente de celle observée lors des autres campagnes ont été observées lors d'épisodes de forts courants en juin 2003 autour de la tête immergée du DCP Atlantique et lors des 2 legs réalisés en avril 2004 autour du DCP CARLA (cf. Figure 53). Il est intéressant de noter que, même dans des conditions de courant assez extrêmes, une agrégation de macronecton a été observée dans les deux cas autour des têtes des DCP, pourtant parfois immergées jusqu'à 150 m de profondeur. **Ces observations dénotent une attractivité forte du DCP sur le macronecton.**

Une caractérisation quantitative des agrégations de macronecton est nécessaire pour préciser ces observations qualitatives. Nous avons choisi de décrire quantitativement les agrégations de macronecton observées autour des DCP ancrés au cours d'une période caractérisée par des fluctuations importantes de leur environnement. La période choisie couvre les 4 premières campagnes, entre mai 2003 et août 2003. C'est durant cette période que l'influence des panaches des fleuves amazoniens s'est faite sentir le plus intensément, avec l'observation des valeurs de Chl-a de surface maximales et la présence d'une lentille d'eau dessalée détectée en juillet 2003 (cf. Figure 47 et Figure 48).

**Réaliser l'analyse quantitative de la structure des agrégations de macronecton durant cette période permettra ainsi de tester l'effet de variations importantes de l'environnement sur leur structure.**

#### 3.2.5.2. Relations environnement-pêche

La variabilité temporelle des captures réalisées autour des DCP ancrés n'a pas pu être évaluée du fait de l'hétérogénéité temporelle de l'échantillon. La comparaison des échelles de variabilité maximale des captures et de l'environnement n'a donc pas été réalisée.

**La seule variable environnementale ayant un effet avéré sur les captures de la pêche professionnelle est le courant qui immerge chaque année la tête des DCP ancrés pour des périodes de plusieurs jours de mai à juillet.** Les pêcheurs n'exploitent plus les DCP connus comme étant « coulés » par le courant durant cette période, ce qui entraîne une baisse de la production de la pêcherie associée aux DCP ancrés durant cette période (Reynal *et al.*, sous presse-c).

### 3.2.5.3. Relations pêche-macronecton

- **Comparaison des distributions spatio-temporelles des captures et des détections acoustiques**

Les pêcheurs commerciaux martiniquais réalisent essentiellement leurs captures de macronecton de jour en surface (petits thonidés) et en sub-surface (thons de taille moyenne et grands prédateurs apicaux).

Les captures à la traîne sont réalisées à des profondeurs moyennes comprises entre 4 et 11 m mais les lignes de traîne lestées utilisées pourraient permettre de prospecter des profondeurs allant jusqu'à 30 m (Reynal *et al.*, sous presse-b). La seule agrégation de macronecton observée dans cette gamme de profondeur est la petite agrégation de surface observée entre 10 et 30 m près du DCP. Les captures réalisées à la traîne seraient cependant réparties majoritairement dans une zone horizontale de 400 m de rayon autour de la tête du DCP (Reynal *et al.*, sous presse-b), zone qui s'étend au-delà de l'extension horizontale de cette petite agrégation de surface. La répartition spatiale horizontale et verticale des captures à la traîne coïnciderait davantage avec la répartition moyenne de la catégorie de TS correspondant à des petits poissons de surface (cf. Tableau 24).

La profondeur des captures réalisées en sub-surface (essentiellement au bidon) n'a pas pu être définie avec précision, du fait de l'absence de données sur la géométrie de la ligne des bidons en pêche. L'essentiel des captures de prédateurs apicaux semble cependant être réalisé entre 50 et 100 m de profondeur (Reynal *et al.*, sous presse-b). Les types d'objets acoustiques observés dans cette gamme de profondeur sont la grande agrégation de sub-surface et les cibles individuelles de grands poissons isolés. La distribution horizontale de ces deux types d'objets acoustiques correspond de plus à celle des captures. Les observations vidéo sous-marines confirment également la présence de grandes agrégations de thons en sub-surface.

- **Comparaison des distributions de TS et des tailles des captures**

- **Comparaison des TS et des tailles de capture en surface**

Comme nous l'avons vu au § 3.2.3.2, le TS moyen des petits poissons de surface (-43 dB) pourrait correspondre au TS émis par des poissons physoclistes d'une douzaine de centimètres de long (Foote, 1987). Ce TS moyen pourrait également avoir été émis par un albacore d'une trentaine de centimètres de long, si l'on applique l'équation TS-LF établie en Polynésie Française par Bertrand et Josse (2000b) hors de la gamme de taille des poissons pour laquelle elle a été validée.

Nous avons de plus vu au § 3.2.4.3 que les thonidés juvéniles de 28 cm LF dominaient les captures réalisées à la traîne de surface. Les captures réalisées à la ligne à main très près du DCP étaient essentiellement composées de carangues jaunes de 19 cm LF, observées également fréquemment en vidéo sous-marine. Les espèces et gammes de tailles ayant fourni l'essentiel des captures dans la zone proche de la surface autour des DCP ancrés sont donc compatibles avec les longueurs théoriques calculées à partir des TS moyens observés dans la même zone. **Les TS qui ont été observés près de la surface pourraient ainsi avoir été émis par des carangues jaunes d'une vingtaine de centimètres près du DCP et par des thonidés avec vessie natatoire d'une trentaine de centimètres dans une zone plus étendue autour du dispositif.**

La petite agrégation de surface observée au sondeur près du DCP pourrait donc être composée de carangues jaunes et/ou de petits thonidés, mais il semble évident que des petits thonidés étaient également présents dans un rayon de 400 m autour du DCP, manifestement sous la forme d'agrégations de taille réduite. Aucune autre agrégation n'a été observée très près de la surface en acoustique verticale mais, comme nous l'avons vu au

§ 2.3.3.2, de petites agrégations de petits thonidés ont été observées entre 0 et 10 m de profondeur en acoustique horizontale autour d'un DCP ancré.

➤ **Comparaison des TS et des tailles des captures en sub-surface**

Les rares cibles individuelles de TS très élevé observées près des grandes agrégations de sub-surface correspondent manifestement à de grands prédateurs apicaux. Ces poissons sont en effet les seuls présents dans les captures susceptibles d'avoir émis des TS aussi forts.

Comme nous l'avons vu au § 3.2.3.2, les TS des poissons détectés en sub-surface de jour pourraient avoir été émis par des albacores de 58 cm LF d'après le modèle de Bertrand et Josse (2000b). La longueur moyenne des thons de taille moyenne capturés en surface et sub-surface était également 58 cm. Si l'on suppose que les thons noirs, qui représentent la majorité de ces thons de taille moyenne, ont un TS proche de celui d'un albacore estimé avec le modèle de Bertrand et Josse (2000b), les thons de taille moyenne sont les seuls poissons observés dans les captures qui auraient pu produire les TS détectés en sub-surface. Des thons dont la morphologie pourrait correspondre à des thons noirs ou des albacores de 58 cm LF ont de plus été observés dans les mêmes gammes de profondeur en vidéo sous-marine.

**Nous avons donc supposé que les TS détectés en sub-surface avaient été émis majoritairement par les thons noirs et/ou les albacores de taille moyenne 58 cm qui dominaient les effectifs des captures de thons de sub-surface.** Ces thons seraient distribués en moyenne à 76 m de profondeur de jour, d'après la distribution spatiales des TS. La distribution spatiale de ces poissons semblait cependant varier au cours du cycle nyctéméral. L'essentiel des TS de poissons de taille moyenne a en effet été observé de jour entre 48 et 114 m en moyenne alors que la majorité des captures des thons de taille moyenne a été réalisée en surface de nuit, ou autour des phases crépusculaires. **Il semble ainsi que les thons noirs et les albacores remontent en surface de nuit, vraisemblablement pour se nourrir.**

Une grande agrégation unique a été observée en sub-surface. On peut raisonnablement supposer que les poissons qui composaient cette agrégation étaient les mêmes que ceux qui produisaient les TS enregistrés dans la même gamme de profondeur, **Cette agrégation de sub-surface devait donc être composée essentiellement de thons noirs et/ou albacores de LF moyenne 58 cm.**

➤ **Validation des TS de thons noirs**

Les hypothèses émises sur la composition des agrégations de macronecton, et particulièrement des agrégations de sub-surface, ne sont valables que si les thons noirs ont un TS voisin de celui d'un albacore de même taille estimé avec le modèle de Bertrand et Josse (2000b).

La vessie natatoire est responsable de 90 à 95 % de l'énergie acoustique rétrodiffusée par un poisson (Foote, 1980) et détermine donc une part importante du TS. Afin de déterminer une relation TS-LF pour le thon noir, nous avons dans un premier temps mesuré le volume maximal de la vessie de thons dans la gamme de longueur des thons de taille moyenne. Les volumes maximaux de 17 vessies de thons noirs de LF comprises entre 46 et 78 cm (longueur moyenne : 58.4 cm LF) ont été mesurées en utilisant la méthode décrite par Bertrand et Josse (2000b). Un modèle exponentiel a été ajustée sur les données expérimentales, afin d'exprimer le volume maximal de la vessie natatoire *SBV* (en mL) en fonction de la longueur du poisson *LF* (en cm). Ce modèle était de la forme :

$$SBV = a \times e^{b \times LF}$$

équation 11

Le modèle explique 63 % de la variance initiale. Les résultats de l'ajustement des paramètres du modèle sont présentés dans le Tableau 28.

**Tableau 28. Paramètres du modèle exponentiel décrivant le volume de la vessie natatoire de thons noirs de taille moyenne en fonction de leur longueur à la fourche. t : statistique de Student, P : probabilité de commettre une erreur de type I.**

Paramètre	Valeur estimée	Ecart-type	T	P
<i>a</i>	3.166073	1.688653	1.875	0.080411
<i>b</i>	0.04036	0.007855	5.138	0.000121

Le paramètre *a* était significativement non nul au seuil de 8%, le paramètre *b* au seuil de 0.5%.

Bertrand et Josse (2000b) ont montré que le volume maximal de la vessie et le TS d'albacores et de patudos en Polynésie Française ne dépendait pas de l'espèce. Ils ont ainsi proposé un modèle unique reliant le volume de la vessie et le TS de ces deux espèces. Nous avons supposé que ce résultat était généralisable aux autres thonidés et en particulier au thon noir. Nous avons utilisé le modèle de Bertrand et Josse (2000b) afin de calculer le TS théorique d'un thon noir de longueur *LF*, dont le volume maximal de la vessie natatoire *SBV* avait été estimé avec l'équation 11. Les valeurs théoriques de TS en fonction de la longueur obtenues sont présentées dans le tableau ci-dessous :

**Tableau 29. Volume maximal théorique  $SBV_{th}$  de la vessie natatoire d'un thon noir de longueur *LF* calculé à partir de l'équation 11 et valeur théorique  $TS_{th}$  de TS correspondante calculée à partir de  $SBV_{th}$  et du modèle de Bertrand et Josse (2000b) :  $TS = 8.53 \times \log(SBV) - 50$ .**

LF (cm)	$SBV_{th}$	$TS_{th}$
40	16	-40
50	24	-38
60	36	-37
70	53	-35
80	80	-34
90	120	-32
100	179	-31

Si l'on admet que le modèle de Bertrand et Josse (2000b) reliant le volume de la vessie natatoire et le TS est aussi valable pour le thon noir, le TS théorique d'un thon noir de longueur 58 cm serait - 37 dB. Le TS moyen des thons noirs de taille moyenne observés dans les captures serait ainsi très proche du TS moyen des poissons de taille moyenne (-36 dB) enregistrés in situ à la périphérie des agrégations de sub-surface (cf. Tableau 24). **Ce résultat conforte ainsi l'hypothèse selon laquelle les agrégations de sub-surface diurnes seraient composées d'une majorité de thons noirs de longueur moyenne 58 cm LF.**

➤ **Ressources présentes et ressources exploitées**

Les agrégations de macronecton observées par acoustique étaient relativement peu denses. Nous avons donc supposé en première approximation que le nombre de TS

observés dans chaque catégorie de macronecton était globalement représentatif de l'abondance relative de la catégorie. **Si l'on utilise les TS comme un indicateur d'abondance, les thons de taille moyenne qui forment une grande agrégation en sub-surface sont la principale ressource de macronecton agrégée autour des DCP ancrés en Martinique.** Les TS de ces poissons de taille moyenne représentent en effet 72% du total des TS diurnes détectés. Viennent ensuite les petits thonidés et carangues de la petite agrégation de surface qui représentent 28% des TS diurnes et enfin les grands prédateurs apicaux avec seulement 0.04% des TS détectés (Tableau 30).

**Tableau 30. Comparaison des proportions des effectifs des catégories de macronecton dans les TS et les captures.**

	% des effectifs des TS observés	% des effectifs des captures
<i>Petits thonidés et carangues</i>	28%	68%
<i>Thons de taille moyenne</i>	72%	22%
<i>Grands prédateurs apicaux</i>	0.04%	10%

**Les proportions respectives des ressources de macronecton présentes autour des DCP ancrés en Martinique estimées à partir des effectifs des TS diffèrent nettement des proportions observées dans les captures.** Les proportions des effectifs des thons de taille moyenne sont sous-représentées dans les captures, par rapport aux estimations acoustiques. Inversement, les parts relatives des effectifs de petits thonidés et de grands prédateurs apicaux sont beaucoup plus importantes dans les captures que dans les effectifs de TS détectés.

Le champ proche du sondeur et les bulles générées par les vagues en surface empêchaient toute observation en acoustique verticale entre 0 et 10 m. Le nombre de TS de petits poissons distribués près de la surface a donc du être sous estimé en acoustique verticale. L'étude de la distribution spatio-temporelle de marlins bleus au moyen de marques archives a montré que cette espèce passait environ 70% de son temps entre 0 et 10 m (Graves *et al.*, 2003; Saito *et al.*, 2004), dans la zone aveugle du sondeur. **Le nombre de marlins bleus présents autour des DCP a donc du être également sous estimé par les données de TS.** Ces biais de l'échantillonnage acoustique ne peuvent cependant pas expliquer à eux seuls les différences très importantes observées entre les proportions relatives des effectifs des différentes catégories de macronecton évaluées par acoustique et par pêche.

Les techniques de pêche utilisées autour des DCP peuvent expliquer les différences importantes observées entre les proportions des catégories de macronecton estimées par pêche et acoustique. Les pêcheurs artisans martiniquais ciblent en effet essentiellement les grands prédateurs apicaux, qu'ils capturent en utilisant des petits thonidés comme appât vivant. Cette tactique de pêche explique aisément le fait que ces deux catégories de macronecton soient beaucoup plus représentées dans les effectifs des captures que dans les estimations acoustiques. **Les estimations acoustiques de l'abondance relative des différentes catégories de macronecton présentes autour des DCP ancrés en Martinique sont donc plus représentatives de la réalité, car elles ne sont pas biaisées par la sélectivité de l'engin et les tactiques de pêche.**

**Les thons de sub-surface apparaissent comme étant largement sous-exploités autour des DCP ancrés par la pêche artisanale martiniquaise, alors qu'ils représentent la principale ressource halieutique évaluée par acoustique autour des dispositifs.** Cette analyse préliminaire est basée uniquement sur les effectifs des TS et des captures à l'échelle annuelle. Il est nécessaire d'estimer la densité et la biomasse du macronecton à l'échelle des agrégations, afin de pouvoir tirer des conclusions définitives sur le niveau

d'exploitation des ressources détectées par acoustique autour des DCP ancrés en Martinique.

#### **3.2.5.4. Conclusions**

- Il est difficile de relier les variations qualitatives de la structure et de la densité de l'agrégation de sub-surface aux variations de son environnement abiotique et biotique. Une étude quantitative est nécessaire pour préciser ces relations.
- La comparaison des distributions spatio-temporelles et de la nature des captures, des observations vidéos et des détections acoustiques permet de supposer que les petites agrégations de surface sont composées de petits thonidés et/ou carangues jaunes, les agrégations de sub-surface de thons de taille moyenne et que les grands prédateurs apicaux correspondent aux fortes cibles individuelles observées en sub-surface.
- Les thons de taille moyenne distribués en sub-surface apparaissent comme la principale ressource halieutique présente autour des DCP ancrés d'après l'analyse des données de TS. Ces thons semblent très largement sous-exploités par la pêche artisanale martiniquaise.
- Ces résultats sont issus d'une analyse semi-quantitative des relations entre les holons du système à l'échelle annuelle. Il est nécessaire d'approfondir l'étude du macronecton à l'échelle plus fine des agrégations afin de valider quantitativement ces résultats.

### 3.3. Description hiérarchique du système [DCP ancré - macronecton - environnement- pêche] en Martinique à échelle temporelle mensuelle

#### 3.3.1. Introduction

Le premier objectif de cette partie est de caractériser quantitativement, à l'échelle de 4 campagnes mensuelles, les agrégations de macro et micronecton décrites jusqu'à présent de façon qualitative. La caractérisation quantitative de ces holons n'a pu être réalisée qu'à l'échelle fine de ces quatre campagnes, du fait du temps d'analyse très important requis par le pré-traitement des données acoustiques utilisées.

Les paramètres quantitatifs décrivant la structure de ces holons ont ensuite été utilisés pour valider à échelle mensuelle les hypothèses formulées à l'échelle annuelle sur leurs relations.

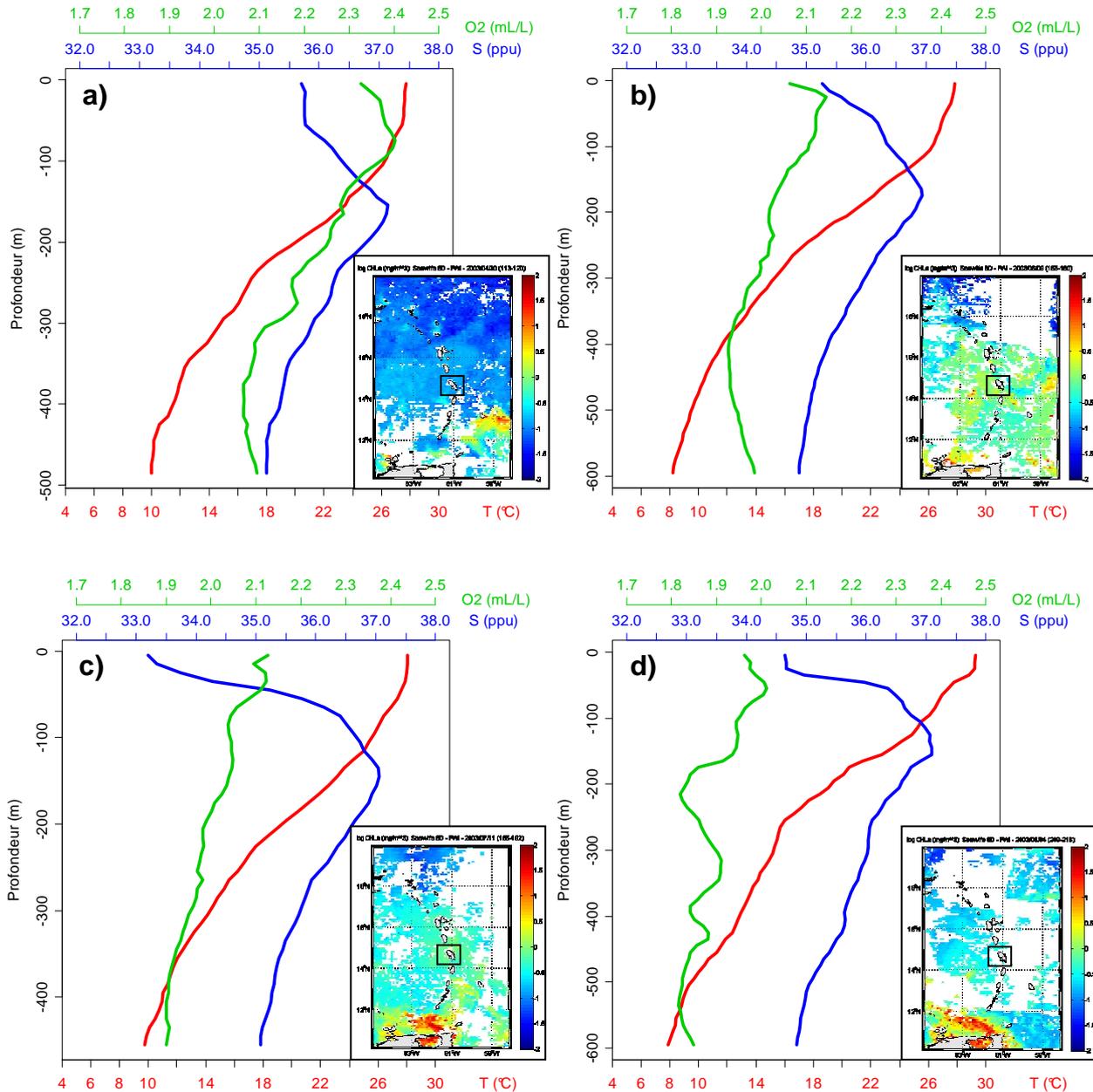
Les campagnes réalisées de mai à août 2003 (codées D03 à D06) présentent des conditions hydro-biologiques assez variables. Elles ont donc été choisies pour cette étude à échelle fine, afin de tester l'effet d'un environnement variable sur les agrégations de macronecton. Du fait de forts courants, le DCP CARLA a cependant été immergé lors de la campagne D04 (juin 2003) et n'a été recolonisé par le macronecton qu'à partir de la campagne D06 (août 2003) : ce DCP n'a donc pas bénéficié du même nombre d'observations que le DCP SP sur cette période. Le protocole d'échantillonnage des DCP a de plus évolué au cours de cette période : la durée d'un leg était de 24 h lors des campagnes D03 à D05 et est passé à 48h à l'occasion de la campagne D06. Ceci explique qu'un plus grand nombre d'observations ait été réalisé durant cette campagne. Le tableau ci-dessous résume les observations acoustiques et vidéo d'agrégations de macronecton réalisées lors de chaque leg et autour de chacun des DCP lors des campagnes D03 à D06.

**Tableau 31. Observations acoustiques et vidéo des agrégations de macronecton réalisées lors des campagnes D03 à D06.**

Identifiant campagne	DCP	Dates	Durée (h)	Acoustique (heures)	Acoustique (nb. parcours étoile)	Nb. prospections vidéo
D03	SP	29-30/04/2003	24	17	14	2
D03	CARLA	01-02/05/2003	24	22	19	3
D04	SP	03-04/06/2003	24	16	14	
D05	SP	03-04/07/2003	24	19	15	2
D05	SP	07-09/07/2003	24	11	10	
D06	SP	03-05/08/2003	48	19	16	3
D06	CARLA	06-08/08/2003	48	23	24	3
<b>D03-D06</b>	<b>SP</b>		<b>144</b>	<b>82</b>	<b>69</b>	<b>7</b>
<b>D03-D06</b>	<b>CARLA</b>		<b>72</b>	<b>45</b>	<b>43</b>	<b>6</b>

### 3.3.2. Environnement abiotique et production primaire de surface

La Figure 62 présente une vision synoptique des conditions hydrologiques et de la concentration en Chl-a de surface moyennes lors des 4 campagnes considérées.



**Figure 62. Profils hydrologiques et cartes de concentrations moyennes en Chl-a de surface lors des campagnes : a) avril/mai 2003 b) juin 2003 c) juillet 2003 d) août 2003. La zone de la Martinique est encadrée en noir sur les cartes de Chl-a.**

D'après la classification réalisée au § 3.2.2, les profils hydrologiques des campagnes réalisées en avril/mai, juin et août 2003 sont de type 2 (profil hydrologique tropical typique de la zone des alizés en hiver) et les profils de la campagne de juillet 2003 (Figure 62c) de type 1 (profil typique des incursions des panaches des fleuves amazoniens). Les cartes des concentrations de Chl-a de surface permettent de mettre en évidence le passage dans la zone de la Martinique de masses d'eau à forte productivité primaire de surface lors de la campagne de juin 2003 (Figure 62b). La concentration de Chl-a de surface diminue ensuite progressivement lors des campagnes de juillet et août 2003 (Figure 62c et d).

### 3.3.3. Caractérisation de l'environnement micronectonique

#### 3.3.3.1. Matériel et méthodes

- **Choix des échelles spatiales d'analyse**

Comme nous l'avons vu au § 2.3.4.1, l'échelle spatiale horizontale des parcours en étoile est manifestement trop fine pour caractériser à une échelle adaptée la structure horizontale des clusters de micronecton autour des DCP ancrés. Nous nous sommes donc concentrés sur l'étude de la structure verticale des couches diffusantes et la détermination d'un indice relatif global de la densité acoustique des couches observées durant une prospection acoustique.

Les densités acoustiques de micronecton enregistrées en 38 kHz ont été estimées en utilisant la méthode classique **d'écho-intégration par couches** (Dragesund et Olsen, 1965; Scherbino et Truskanov, 1966; Moose et Ehrenberg, 1971; Thorne, 1971; Ehrenberg, 1973; Ehrenberg, 1974; Bodholt, 1977; Foote, 1982a; Foote, 1983; Aksland, 1986). Cette méthode consiste à intégrer l'énergie provenant des cibles présentes dans une cellule d'intégration. Concrètement il s'agit, dans une tranche de profondeur et pour un nombre d'émissions donnés, de sommer les carrés des tensions électriques mesurées par le récepteur acoustique, préalablement corrigées en fonction de la distance au transducteur. A ce résultat sont affectés des facteurs correctifs, prenant en compte les performances du sondeur et du transducteur, afin d'obtenir une valeur de densité acoustique absolue. L'intégration est réalisée avec un seuil, en-deçà duquel les échos ne sont pas pris en compte. Ce seuil détermine la densité minimale d'organismes que l'on peut quantifier. Les dimensions horizontales et verticales des cellules d'échantillonnage dans lesquelles est réalisée l'intégration sont fixées par l'utilisateur, en fonction des possibilités offertes par le logiciel de traitement.

La profondeur maximale d'intégration a été fixée à 200 m, afin de couvrir l'ensemble de la zone où les agrégations de macronecton ont été observées. Le nombre de couches de profondeur était égal à 19, afin d'obtenir des cellules d'intégration de hauteur réduite (10 m). La longueur des cellules d'intégration (ou Elementary Sampling Unit : ESU) a été fixée à 5 pings soit environ 15 m à 6 nœuds. Cette taille d'ESU permettait de disposer d'une résolution horizontale fine, adaptée à la taille réduite de la zone échantillonnée. Elle permet également d'assurer que, si l'on rapporte l'énergie acoustique totale intégrée dans l'ESU à son centre, la position réelle de celui-ci, qui peut se trouver dans un cercle d'incertitude ayant pour rayon l'erreur de positionnement du GPS (environ 7 m, données constructeur), est toujours inclus dans l'ESU.

- **Choix du seuil d'intégration**

Le choix du seuil d'écho-intégration est une étape déterminante dans l'analyse acoustique des couches diffusantes et nécessite de réaliser un compromis (Bertrand, 1998). Il s'agit d'une part de limiter le risque de surestimer la densité acoustique totale du micronecton en choisissant un seuil trop faible, ce qui entraînerait l'intégration erronée de cibles trop petites ou de bruit acoustique. Il convient d'autre part de limiter le risque de sous-estimer la densité acoustique du micronecton en choisissant un seuil trop élevé.

Le niveau de bruit acoustique observé lors des campagnes ne permettait pas de définir un seuil d'écho-intégration inférieur à -75 dB. Au dessus de cette valeur, le choix du seuil d'intégration a été raisonné en comparant la densité théorique minimale de différents types d'organismes détectables par l'échosondeur à différents seuils, avec des valeurs de densités issues de traits de chalut mésopélagique ou de la littérature (Bertrand, 1998). Dans une cellule d'échantillonnage donnée, la densité par unité de volume  $d$  de cibles de TS  $TS_i$  produisant un index de réverbération de volume  $S_v$  est donnée par l'équation (Diner et Marchand, 1995) :

$$d = 10^{\frac{S_v - TS_i}{10}}$$

équation 12

La densité d'organismes  $d$  est suffisante pour être prise en compte dans l'écho-intégration si le  $S_v$  qu'elle produit est supérieur ou égal au seuil minimal d'intégration. En prenant comme valeur de  $S_v$  dans l'équation 12 le seuil minimal d'intégration considéré, on peut ainsi calculer la densité minimale d'organismes nécessaire pour que l'énergie acoustique rétrodiffusée par la cellule soit prise en compte dans l'écho-intégration.

La composition des traits de chalut mésopélagique réalisés en Martinique lors des campagnes DAUPHIN était très diversifiée. Les poissons, crustacés et organismes gélatineux représentaient respectivement 34, 19 et 43 % de la masse des captures des traits de chalut analysés (J. Chantrel, données non publiées). Parmi les organismes non gélatineux, les crustacés, poissons, gastéropodes et céphalopodes représentaient respectivement 81, 13, 6 et 0.2 % des effectifs (Chantrel *et al.*, sous presse).

Les Euphausiacés étaient majoritaires dans les effectifs de crustacés chalutés (Chantrel *et al.*, sous presse). Les valeurs de TS d'Euphausiacés citées dans la littérature en 38 kHz sont très faibles (inférieures ou égales à -90 dB) pour des individus dans la gamme de taille de ceux observés lors des campagnes DAUPHIN (25 mm) (Everson *et al.*, 1990; Foote *et al.*, 1990; Greene *et al.*, 1991). Pour ces valeurs de TS, les Euphausiacés doivent atteindre une densité 3.16 individus par mètre cube pour être écho-intégrée au seuil de -75 dB d'après l'équation 12. Ces valeurs de densité ne sont atteintes que dans des eaux méso ou eutrophes (Mitson *et al.*, 1996), en particulier dans les zones de fortes concentrations. L'abondance des Euphausiacés a donc manifestement été très mal évaluée en 38 kHz avec l'échosondeur et les réglages utilisés.

La composition des captures de poissons au chalut mésopélagique est également très variée avec 28% d'Anguilliformes (larves leptocéphales de 62 mm de longueur moyenne), 22% de Perciformes (essentiellement des larves de Carangidés de 20 mm) et 20% de poissons mésopélagiques (Myctophidés et Stomiiformes de longueur moyenne 19 mm) (Chantrel *et al.*, sous presse). Avec un seuil d'écho-intégration de -75 dB, les densités minimales détectables d'Anguilliformes, de Carangidés et de Myctophidés ont été estimées à respectivement 1, 0.03 et 0.1 individus par m<sup>3</sup> à partir des relations TS-longueur respectives du lançon, *Ammodytes spp.* (Armstrong, 1986), des poissons physoclistes (Foote, 1987) et des poissons physostomes (Foote, 1987). Les estimations des densités moyennes des poissons capturés au chalut mésopélagique étaient comprises entre 0.02 et 0.05 poissons par m<sup>3</sup> durant les campagnes de septembre 2003 et avril 2004. En corrigeant ces valeurs par la sélectivité des chaluts mésopélagiques (Gjoesaeter, 1984; May et Blaber, 1989), on obtient des valeurs de densité de l'ordre de 0.3 à 9 poissons par m<sup>3</sup>. De telles densités de Carangidés et Myctophidés dans le milieu naturel pourraient être évaluées de façon satisfaisante par écho-intégration avec un seuil fixé à -75 dB. Ces valeurs seraient de plus compatibles avec les valeurs de densité estimées précédemment dans les agrégations de Myctophidés (Auster *et al.*, 1992; Marchal et Lebourges, 1996; Ménard et Marchal, 2003). Du fait de leur faible TS, estimé à -78 dB, l'abondance des Anguilliformes serait sous estimée au seuil de -75 dB.

**Les densités acoustiques des couches diffusantes estimées par écho-intégration en 38 kHz au seuil de -75 dB doivent donc être considérées comme un indice relatif, rendant compte de façon satisfaisante de l'abondance de la moitié des espèces de poissons les plus abondantes dans les captures des chaluts mésopélagiques.** Cet indice sous-estime largement l'abondance des crustacés micronectoniques. On peut supposer que ce seuil d'intégration doit également permettre de rendre compte de l'abondance de la majorité des céphalopodes qui ont des TS du même ordre que ceux des Myctophidés (Jefferts *et al.*, 1987; Kajiwara *et al.*, 1990; Simmonds *et*

MacLennan, 2005). Etant dans l'impossibilité de diminuer le seuil d'intégration en dessous de -75 dB sans risquer d'intégrer du bruit acoustique, nous avons conservé cette valeur pour la suite des analyses.

- **Choix de l'échelle temporelle d'analyse des couches micronectoniques**

La première étape de l'analyse a consisté à déterminer l'échelle temporelle adéquate pour étudier la dynamique de la structure verticale des couches diffusantes de micronecton.

Pour ce faire, nous avons comparé les densités et structure verticale moyennes des couches diffusantes observées lors de 8 prospections successives réalisées au cours d'une période de 24 h autour du DCP hauturier en juillet 2003. L'objectif de l'étude était de classer les prospections en fonction de la densité moyenne et de la structure verticale de leurs couches, afin de déterminer à quelle échelle temporelle pouvait s'exercer la variabilité verticale du micronecton au cours d'un leg. Cette comparaison devait ainsi permettre de déterminer la fréquence à laquelle il convenait d'analyser les couches diffusantes au cours d'un leg pour rendre compte de leur variabilité.

Le leg étudié est caractérisé par la quasi-absence de macronecton près du DCP, ce qui a permis d'étudier le micronecton dans toute la zone échantillonnée par l'échosondeur. Le DCP ancré hauturier avait en effet été immergé durant les mois précédents par de forts courants et n'avait pas encore été recolonisé par le macronecton lors du déroulement de ces prospections.

Cinq prospections en étoile élargies et 3 prospections en étoile ont été réalisées en 24 h (Tableau 32).

**Tableau 32. Caractéristiques des prospections acoustiques réalisées autour du DCP hauturier en juillet 2003.**

Code prospection	Rayon de la prospection (m)	Date	Heure de début	Heure de fin	Phase nyctémérale
P1	1500	05/07/2003	11:22	13:25	Jour
PB21	400	05/07/2003	13:32	13:56	Jour
P2	1500	05/07/2003	15:18	17:14	Jour
PB22	400	05/07/2003	17:15	17:37	Jour
P3	1500	05/07/2003	17:39	19:42	Jour/nuite
P4	1500	06/07/2003	03:45	05:49	Nuit
P5	1500	06/07/2003	08:09	10:03	Jour
PB23	400	06/07/2003	10:07	10:31	Jour

Les données acoustiques récoltées en 38 kHz ont été intégrées de 0 à 200 m à un seuil de -75 dB dans les cellules d'échantillonnages définies précédemment.

Chaque prospection a ensuite été décrite par un ensemble de descripteurs présentés dans le tableau ci-dessous :

**Tableau 33. Descripteurs des prospections acoustiques réalisées autour du DCP hauturier en juillet 2003. F : variable factorielle, C : variable continue.**

Code variable	Description	Type
PID	Identifiant de la prospection	F
SL1m à SL19m	$s_A$ moyen par tranche de profondeur de 10 mètres	C
SLtot	Somme des $s_A$ moyens par tranche de profondeur	C

L'indice de réverbération par mille carré ( $s_A$ ) a été utilisé pour exprimer la densité acoustique des couches micronectoniques. La variabilité horizontale de la densité acoustique entre les ESU a été prise en compte en calculant la moyenne  $SL_{im}$  des valeurs obtenues dans chaque ESU par couche de profondeur  $i$  de 10 m ( $SL_{1m}$  à  $SL_{19m}$ ). Dans la suite du texte, chaque couche de profondeur de 10 m sera désignée par un nombre correspondant à la profondeur du haut de la couche divisée par 10 (la couche de profondeur 1 correspond ainsi à la strate comprise entre 10 et 20 m). Un indice de densité acoustique moyenne des couches diffusantes dans toute la colonne d'eau ( $SL_{tot}$ ) a également été calculé en sommant les  $SL_{im}$ .

➤ **Analyse de la densité acoustique moyenne totale**

L'évolution temporelle de la densité acoustique moyenne des couches diffusantes dans toute la colonne d'eau ( $SL_{tot}$ ) a été représentée en fonction du temps afin de mettre en évidence des strates temporelles homogènes de densité globale.

➤ **Analyse de la densité acoustique moyenne par tranches de profondeur**

Une ACP a été appliquée sur les transformées logarithmiques des densités acoustiques moyennes par tranche de profondeur ( $SL_{im}$ ). Les corrélations entre les variables  $SL_{im}$  ont été étudiées dans le premier plan factoriel de l'ACP, selon la méthode employée précédemment pour les profils hydrologiques. Cette étude a ainsi permis de définir des strates bathymétriques plus larges, dans lesquelles la densité acoustique était homogène.

Une classification K-means a ensuite été réalisée sur les coordonnées des prospections dans le premier plan factoriel de l'ACP, afin de regrouper les prospections. Les relations temporelles au sein de chaque groupe de prospections issues de la classification ont ensuite été étudiées, afin de définir l'échelle de variabilité de la structure verticale des couches micronectoniques.

• **Typologie quantitative des structures micronectoniques observées par acoustique à l'échelle mensuelle**

La typologie des structures micronectoniques observées par acoustique autour des DCP ancrés a été réalisée à partir des données récoltées lors des 18 prospections élargies (10 prospections diurnes et 8 prospections nocturnes) conduites entre avril 2003 et août 2003.

Une écho-intégration par couches similaire à celle décrite dans le paragraphe précédent a été réalisée. Les agrégations de macronecton ayant toujours été observées près des têtes des DCP, le macronecton a été exclu de l'analyse des couches micronectoniques en éliminant toutes les ESU situées à moins de 350 m de la tête des dispositifs.

Chaque prospection élargie a été décrite par les variables présentées dans le Tableau 34.

**Tableau 34. Variables utilisées pour réaliser la typologie des structures micronectoniques observées lors des prospections acoustiques. M : variable factorielle codée en modalités, C : variable continue.**

Code variable	Description	Type
DN	Période nyctémérale (D : jour ; N : nuit)	M
DCP	DCP prospecté (SP, C)	M
D	Identifiant de la campagne (D03 à D06)	M
SL1m à SL19m	$s_A$ moyen par tranche de profondeur de 10 mètres	C
sAtot	$s_A$ total enregistré lors de la prospection	C
sAm	Moyenne du $s_A$ total par ESU lors de la prospection	C
sAvar	Variance du $s_A$ total par ESU lors de la prospection	C

➤ **Analyse des descripteurs globaux des structures micronectoniques**

Une ACR a été appliquée sur les descripteurs globaux du micronecton calculés pour chaque prospection afin d'étudier leurs liens avec les variables factorielles codées en modalités présentées dans le Tableau 34. La matrice **Y** était composée des transformées logarithmiques de sAtot, sAm et sAvar et la matrice **X** d'une combinaison des variables DN, DCP et D.

La significativité et la part de variance expliquée par chacune des variables de la matrice **X** ont été testées en réalisant des ACR partielles. Les corrélations entre les variables de **Y** puis de **X** ont été étudiées dans le premier plan factoriel de l'ACP sur **Y**, de la même façon que pour l'ACR sur les profils hydrologiques.

Une CKM a été réalisée sur les coordonnées des prospections dans le premier plan factoriel de l'ACP sur **Y**. La composition des groupes issus de la CKM et leur représentation dans le premier plan factoriel de l'ACR ont été étudiées, afin de définir des types de structures micronectoniques globales.

➤ **Analyse de la structure verticale des couches micronectoniques**

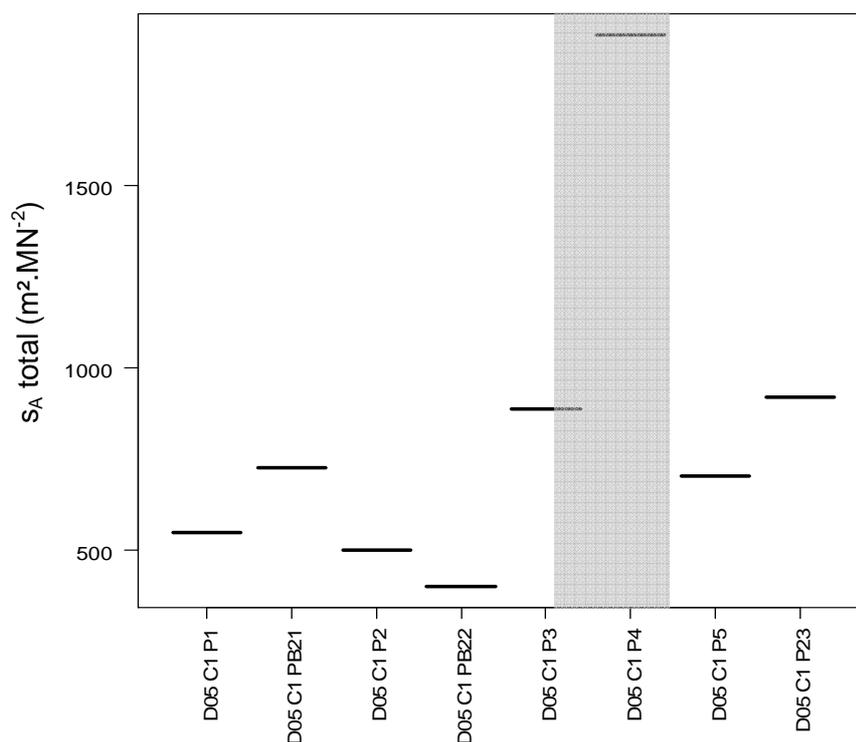
Une ACR a été appliquée sur les densités acoustiques moyennes de micronecton par tranche de profondeur, afin d'étudier leurs relations avec les variables factorielles codées en modalités présentée dans le Tableau 34. La matrice **Y** était composée des transformées logarithmiques des densités acoustiques moyennes SLim et la matrice **X** d'une combinaison des variables DN, DCP et D. Comme dans le cas précédent, la significativité et la part de variance expliquée par chacune des variables de la matrice **X** ont été testées en réalisant des ACR partielles et les corrélations entre les variables de **Y** et **X** dans le premier plan factoriel ont été étudiées.

Une CKM a été réalisée sur les coordonnées des prospections dans le premier plan factoriel de l'ACR, afin de définir des types de structures verticales de micronecton et d'étudier leur distribution spatio-temporelle.

### 3.3.3.2. Résultats

- **Choix de l'échelle temporelle d'analyse des couches micronectoniques**
  - **Variations temporelles de la densité acoustique de micronecton totale**

La densité de micronecton totale a peu varié au cours des 2 phases diurnes successives et a augmenté très fortement lors de la phase nocturne, du fait de la remontée des couches diffusantes profondes (Figure 63).



**Figure 63. Variations de la densité acoustique totale de micronecton au cours des prospections successives effectuées en juillet 2003. Le cadre grisé représente la période nocturne. Les codes des prospections en abscisse sont explicités dans le Tableau 32.**

- **Etude de la variabilité verticale de la densité acoustique moyenne de micronecton**

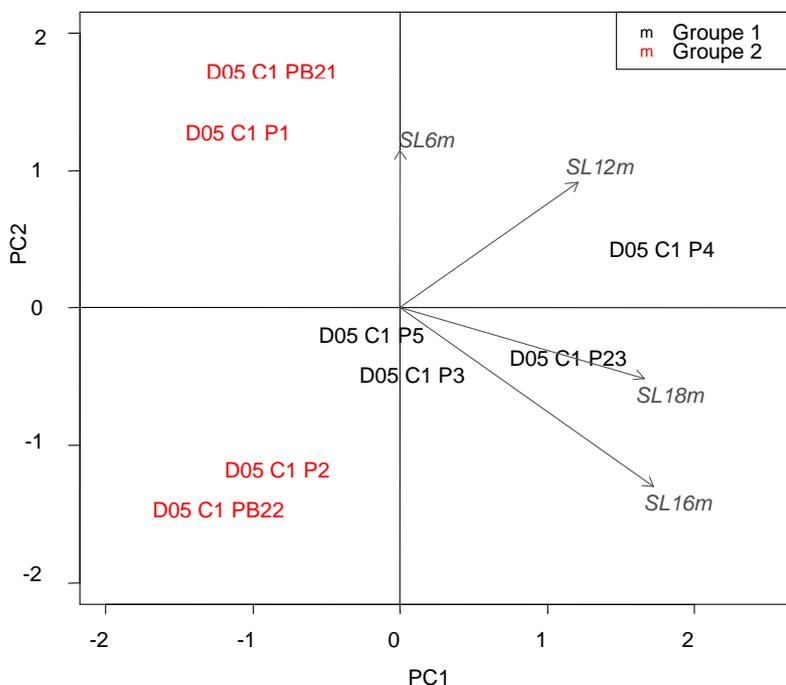
Les deux premiers axes principaux expliquent une part importante de la variance totale : 87%. L'étude des corrélations dans l'espace des variables du premier plan factoriel a permis d'identifier 4 groupes de variables corrélées à plus de 90% (Tableau 35).

**Tableau 35. Groupes de variables corrélées à plus de 90 % dans le premier plan factoriel de l'ACR. Variable représentative utilisée dans la Figure 64.**

Variables	Variable représentative
SL1m, SL5m, SL6m	SL6m
SL2m à SL4m et SL7m à SL11m, SL13m à SL15m SL17m, SL18m	SL18m
SL12m	SL12m
SL16m	SL16m

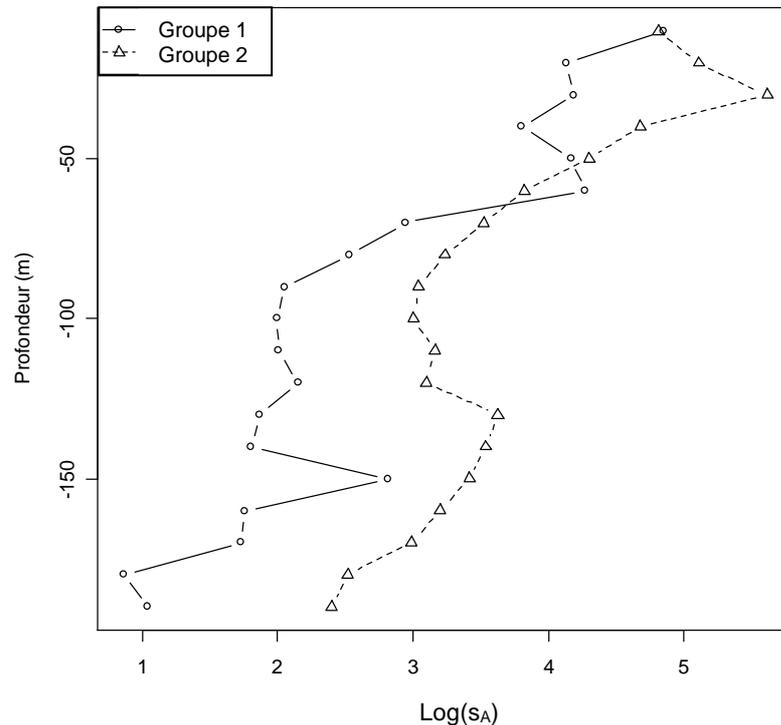
Une vaste zone bathymétrique s'étendant entre 20 et 50 m puis entre 70 et 200 m de profondeur est apparue comme homogène, en terme de densité acoustique moyenne de micronecton observée. Des strates homogènes beaucoup plus réduites ont été définies dans les strates de profondeur 1, 5 et 6 dans la strate 12 et enfin dans la strate 16.

A l'issue de la CKM, 2 groupes de prospections bien séparées dans le premier plan factoriel ont été définies (Figure 64).



**Figure 64. Projection dans le premier plan factoriel de l'ACP dans l'espace des objets des variables décrivant la structure acoustique verticale du micronecton (en italique) et des prospections acoustiques correspondantes réalisées autour du DCP CARLA en juillet 2003. Les prospections sont identifiées par le code présenté dans le Tableau 32. L'appartenance aux groupes de prospections identifiés par CAH est indiquée par des couleurs différentes.**

Le premier groupe est composé des prospections réalisées lors de la première phase diurne et le second des prospections réalisées durant la phase nocturne et la seconde phase diurne. Les deux groupes sont différenciés essentiellement par les valeurs de densité acoustique enregistrées entre 20 et 50 m (variable SL18m dans la Figure 64) et au-delà de 70 m (variables SL12m, SL18m et SL16m) qui sont plus fortes dans le groupe 2 (Figure 64 et Figure 65). Le groupe 1 couvre une période temporelle de 6 heures et n'est composé que de prospections diurnes. Le groupe 2 couvre une période temporelle de 7 heures et est composé d'une prospection nocturne et de prospections diurnes.



**Figure 65. Densités acoustiques moyennes par tranche de profondeur dans les 2 groupes de prospections identifiées par ACP/CKM.**

➤ **Conclusions sur l'échelle temporelle de variation des structures micronectoniques autour des DCP ancrés**

Lors de cette série de prospections, la structure verticale de la densité acoustique moyenne de micronecton était stable à une échelle temporelle d'une dizaine d'heures. Des changements de structure significatifs ont été observés. Ils n'apparaissent pas nécessairement liés à la succession des phases nyctémérales. Les variations de la densité acoustique globale semblaient en revanche liées au cycle nyctéméral.

**La densité totale et la structure verticale du micronecton autour des DCP ancrés en Martinique semblent donc relativement stables sur des périodes d'au moins une douzaine d'heures. Ces périodes correspondent plus ou moins à l'alternance jour/nuit.** L'analyse des couches micronectoniques observées lors des prospections acoustiques en étoile réalisées en milieu de journée et milieu de nuit devrait donc permettre de cerner la variabilité de la densité et de la structure verticale des couches à une échelle temporelle adaptée.

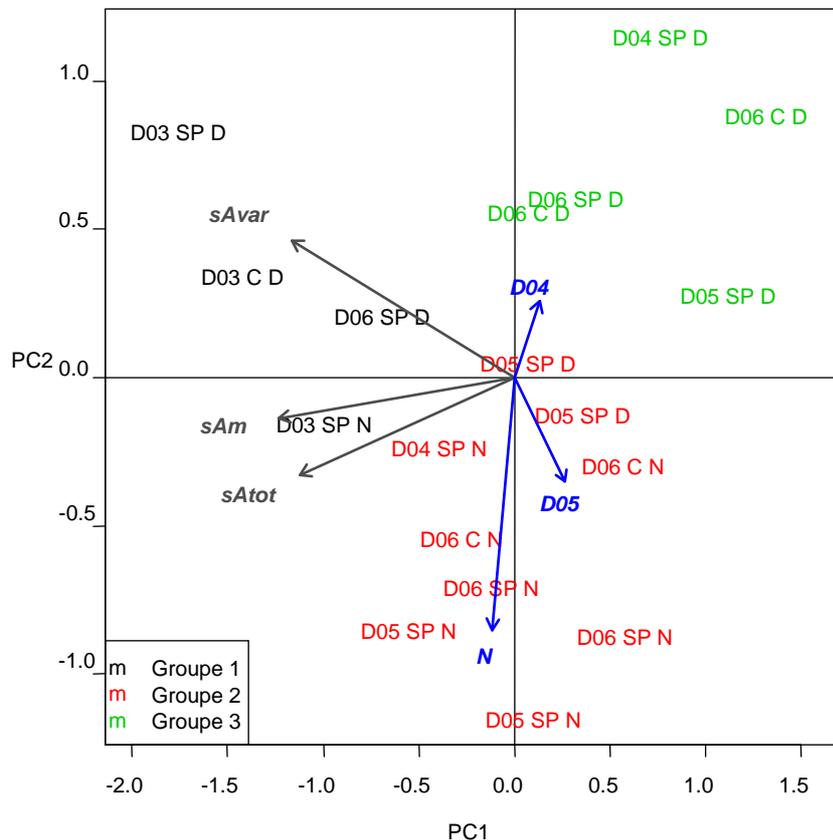
- **Typologie quantitative des structures micronectoniques observées par acoustique à l'échelle mensuelle**

➤ **Analyse des descripteurs globaux des structures micronectoniques**

Le modèle décrivant une relation linéaire significative au seuil de 5% entre les variables des matrices **Y** et **X** et qui expliquait le plus de la variance des descripteurs globaux des couches micronectoniques comportait les effets jour/nuit, mois et DCP et un effet d'interaction entre le mois et le DCP étudié :

$$Y \sim DN + \text{mois} + DCP + DCP : \text{mois}$$

Les deux premiers axes factoriels, déterminés à partir de la matrice  $\hat{Y}$  de l'ACR, expliquaient 63 % de la variabilité totale des descripteurs globaux des couches micronectoniques. Les ACR partielles ont montré que seul l'effet mois était significatif au seuil de 1% et expliquait à lui seul 58% de la variance totale. Les densités acoustiques totales et moyennes étaient corrélées dans le premier plan factoriel de l'ACP sur  $\hat{Y}$ . La CKM a abouti à la distinction de 3 groupes de prospections bien séparés dans le premier plan factoriel de l'ACR (Figure 66).



**Figure 66. Projection dans le premier plan factoriel de l'ACR des objets (prospections acoustiques) et des variables globales décrivant le micronecton (en italique). Les prospections acoustiques sont identifiées par le numéro de la campagne (D03 à 06), une lettre désignant le DCP (SP ou C) et une lettre désignant la période nyctémérale (D : jour, N : nuit). L'appartenance aux groupes de prospections identifiés par CKM est indiquée par des couleurs différentes. Les modalités des variables de X contribuant au plan factoriel sont représentées en bleu.**

Le premier axe factoriel est défini essentiellement par la densité acoustique moyenne de micronecton lors de la prospection (*sAm*) et également par la variabilité de cette densité (*sAvar*). La moyenne et la variance de la densité acoustique sont assez bien corrélées, ce qui indique que les fortes densités de micronecton situées dans la partie gauche de la figure s'accompagnent généralement d'une variabilité verticale importante des couches.

Le second axe factoriel est défini par la variance de la densité acoustique moyenne (*sAvar*) et la densité acoustique totale dans la colonne d'eau (*sAtot*). Les variables de X sont corrélées à cet axe, les mois de juin (D04) et juillet 2003 (D05) étant corrélés négativement. La partie inférieure de la figure rassemble essentiellement les prospections nocturnes, la partie supérieure les prospections diurnes.

Le groupe 1 est situé dans la partie supérieure gauche du plan factoriel et est composé des prospections caractérisées par de fortes densités micronectoniques. Ces prospections ont été réalisées essentiellement de jour en avril/mai 2003 autour des 2 DCP et en août 2003 autour du DCP côtier. Le groupe 2 est situé dans la partie centrale inférieure du plan factoriel. Il est composé de prospections essentiellement nocturnes, caractérisées par une densité micronectonique moyenne. Ces prospections ont été réalisées de juin à août 2003. Le groupe 3 est situé dans la partie supérieure droite du plan factoriel. Il est composé de prospections diurnes de faibles densités micronectoniques. Ces prospections ont été réalisées de juin à août 2003

➤ **Analyse de la structure verticale des couches micronectoniques**

Le modèle décrivant une relation linéaire significative au seuil de 5% entre les variables des matrices **Y** et **X** et qui expliquait le plus de la variance des descripteurs globaux des couches micronectoniques comportait les effets jour/nuit, mois et DCP et les interaction entre l'effet mois et les effets jour/nuit et DCP :

$$Y \sim DN + \text{mois} + DCP + DCP : \text{mois} + DN : \text{mois}$$

Les deux premiers axes factoriels déterminés à partir de la matrice  $\hat{Y}$  de l'ACR expliquent 67 % de la variabilité totale des descripteurs globaux des couches micronectoniques. Les ACR partielles ont montré que les effets jour/nuit et mois étaient significatif au seuil de 0.5% et expliquaient respectivement 47 et 37% de la variance totale.

L'étude des corrélations des variables de  $\hat{Y}$  a abouti à la définition de 4 groupes présentés dans le tableau ci-dessous.

**Tableau 36. Groupes de variables de Y dans le premier plan factoriel de l'ACR sur la structure verticale des couches micronectoniques. La variable représentative est celle représentée dans la Figure 67.**

Variables	Variable représentative	Corrélation moyenne intra-groupe
SL2m, SL3m	SL3m	1.00
SL8m, SL9m, SL10m	SL9m	0.99
SL11m, SL14m, SL15m, SL16m, SL17m, SL18m	SL15m	1.00
SL12m, SLm13 et SLm19	SL19m	1.00

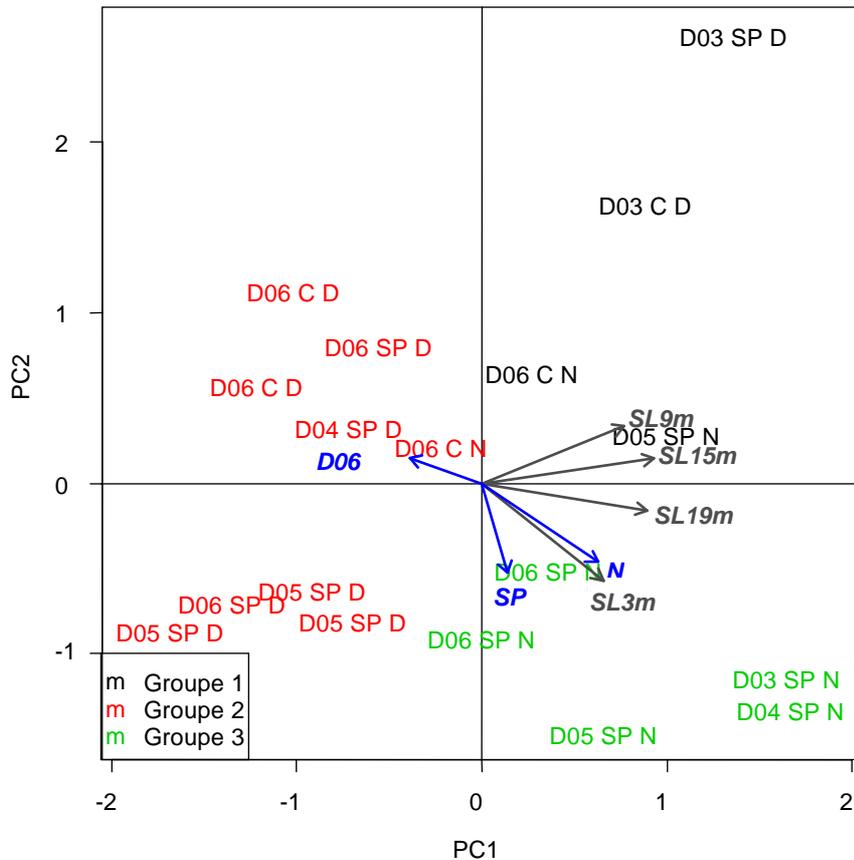
Les densités acoustiques sont fortement corrélées dans 4 strates de profondeur : en surface entre 20 et 40 m (groupe SL3m) et dans 3 strates de sub-surface (SL9m, SL15m et SL19m).

Les corrélations entre les modalités de **X** contribuant au premier plan factoriel sont présentées dans le tableau ci-dessous.

**Tableau 37. Groupes de variables de X corrélées dans le premier plan factoriel de l'ACR sur la structure verticale des couches micronectoniques. La variable représentative est celle représentée dans la Figure 67.**

Variables	Variable représentative	Corrélation moyenne intra-groupe
SP, D05	SP	0.78
D06	D06	1.00
D04:N, D05:N, N	N	0.99

La CKM a abouti à la distinction de 3 groupes de prospections bien séparés dans le premier plan factoriel de l'ACR (Figure 67).



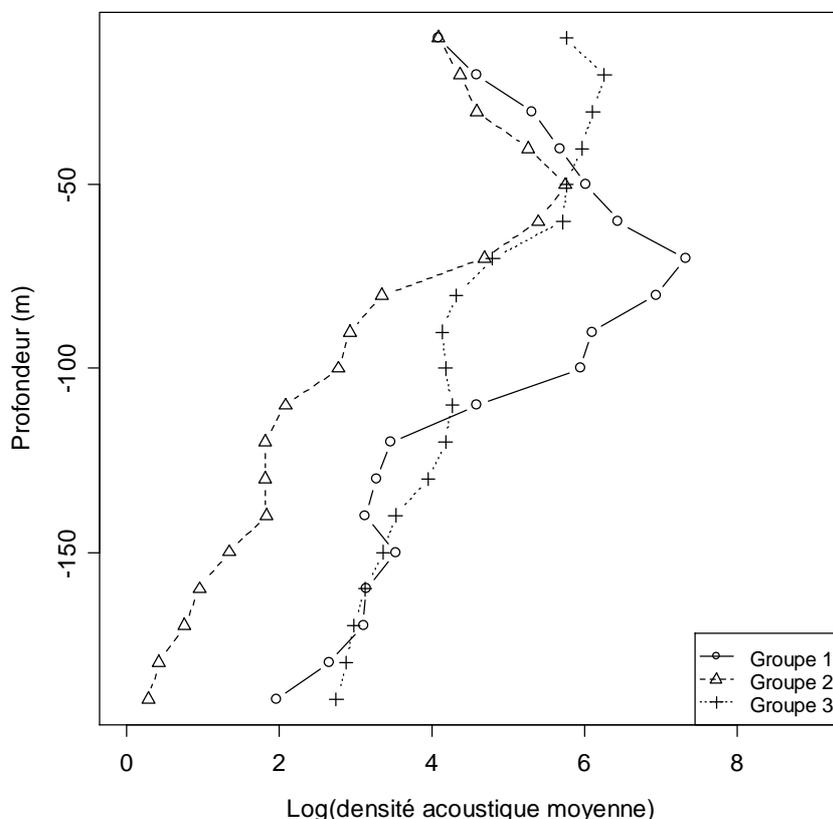
**Figure 67. Projection dans le premier plan factoriel de l'ACR des objets (prospections acoustiques) et des variables décrivant la structure verticale du micronecton (en italique). Les prospections acoustiques sont identifiées par le numéro de la campagne (D03 à 06), une lettre désignant le DCP (SP ou C) et une lettre désignant la période nyctémérale (D : jour, N : nuit). L'appartenance aux groupes de prospections identifiés par CKM est indiquée par des couleurs différentes. Les modalités des variables de X contribuant au plan factoriel sont représentées en bleu.**

Les densités acoustiques moyennes par strate de profondeur contribuent toutes de façon importante au premier axe factoriel et sont corrélées positivement. Le premier axe factoriel est donc caractérisé par un gradient de densité acoustique croissant de la gauche vers la droite, s'exerçant de 10 à 200 m de profondeur. Les variables décrivant les densités acoustiques moyennes de micronecton entre 20 et 40 m (SL3m) contribuent majoritairement au second axe factoriel. Les prospections situées dans la partie inférieure du plan factoriel ont majoritairement été réalisées en juillet et août 2003 (D05 et D06) autour du DCP SP. L'effet nuit contribue de façon égale aux deux axes. Il définit une troisième partition du plan factoriel de part et d'autre d'un axe SW/NE. L'effet nuit est corrélé positivement avec les densités moyennes de micronecton de surface (SL3m) élevées.

Le groupe 1 est composé des 2 prospections diurnes réalisées en mai 2003 et de 2 prospections nocturnes réalisées en juillet et août 2003. Ces prospections sont caractérisées par une forte densité micronectonique, particulièrement dans la strate de profondeur 60-100 m (SL9m). Le groupe 2 est composé d'une majorité de prospections de nuit, caractérisées par des densités de micronecton élevées en surface. Le groupe 3 est composé

de prospections aux densités micronectoniques relativement faibles. Ces prospections ont été réalisées essentiellement de juin à août 2003.

La figure ci-dessous présente la répartition bathymétrique des densités acoustiques moyennes de micronecton pour chacun des groupes de prospections isolés par CKM.



**Figure 68. Densités acoustiques moyennes ( $s_A$ ) par classes de profondeur et groupes de prospections.**

### 3.3.3.3. Discussion

Comme nous l'avons vu au 3.3.3.1, la densité acoustique écho-intégrée au seuil de -75 dB rend compte de façon inégale de l'abondance des différents taxa du micronecton observée dans les chaluts mésopélagiques. On soupçonne de plus que la réponse acoustique d'organismes de petite taille, contenant des bulles de gaz (organismes gélatineux, larves de poissons avec vessie natatoire...), soit beaucoup plus forte en 38 kHz qu'aux autres fréquences usuelles (Mair *et al.*, 2005). Cette différence de réponse acoustique fréquentielle pourrait expliquer les très fortes différences (jusqu'à 10 dB) observées entre les densités acoustiques en 38 et 120 kHz. La forte proportion pondérale d'organismes gélatineux dans les traits de chalut mésopélagique (plus de 40 %) va dans le sens de cette hypothèse. La très forte réflectivité des organismes à bulles gazeuses aurait ainsi tendance à masquer les contributions des autres taxa du micronecton moins réfléchissants en 38 kHz.

Les échantillonnages du micronecton, réalisés par acoustique et au moyen du chalut mésopélagique, présentent cependant chacun des biais spécifiques et ne sauraient refléter séparément la composition réelle des couches (Bertrand *et al.*, 2002). Notre objectif n'était pas de parvenir à une estimation de l'abondance absolue du micronecton. Nous avons utilisé la densité acoustique de micronecton comme un indice relatif permettant de comparer, d'une prospection acoustique à l'autre, la richesse trophique du milieu, dans le très proche

voisinage des agrégations de macronecton agrégées autour des DCP. Nous avons de plus supposé que la densité acoustique du micronecton, telle qu'imparfaitement mesurée ici, était globalement représentative des grandes tendances de l'abondance de l'ensemble de la communauté micronectonique. Cette hypothèse suppose que la composition taxonomique relative des couches soit restée stable lors des fluctuations d'abondance globale. L'analyse des coups de chalut réalisés en septembre 2003 et avril 2004 a montré que les compositions taxonomiques des couches étaient très similaires, malgré des variations importantes de la densité acoustique moyenne attribuée au micronecton (Chantrel *et al.*, sous presse), ce qui viendrait étayer cette dernière hypothèse.

Dans le cadre de cette hypothèse, le biais introduit par la contribution plus importante à la réponse acoustique totale en 38 kHz des organismes contenant des bulles de gaz n'influerait pas sur la tendance globale de l'abondance de l'ensemble de la communauté micronectonique. La comparaison entre les prospections de la densité acoustique attribuée au micronecton en 38 kHz demeurerait donc possible.

Les valeurs de densité acoustique des couches de micronecton que nous avons utilisées dans nos analyses ont été mesurées à échelle spatiale très fine et rendent compte de la richesse trophique dans une zone très localisée autour des DCP. L'ordre de grandeur de l'hétérogénéité spatiale horizontale des couches diffusantes est inconnu en Martinique. Ménard et Marchal (2003) ont estimé la taille des clusters de bancs de poissons mésopélagiques (*Vinciguerria nimbaria*) dans l'Atlantique Equatorial à une dizaine de kilomètres, ce qui correspond à l'échelle spatiale citée par Haury *et al.* (1978) pour la répartition horizontale du micronecton. **Les estimations de la densité acoustique des couches diffusantes issues d'une prospection acoustique seraient donc représentatives de la structure des couches diffusantes dans un rayon de quelques kilomètres autour du DCP.**

#### 3.3.3.4. Conclusions

- Les classifications par ACR/CAH des prospections acoustiques visant à caractériser les couches de micronecton concordent, qu'elles aient été réalisées à partir des descripteurs de l'ensemble des couches ou de leur structure verticale.
- Aucune différence significative de structure ou de densité des couches micronectoniques n'a été observée entre les 2 DCP étudiés.
- La variabilité des couches a été mise en évidence à deux échelles temporelles principales : nyctémérale et saisonnière. La différence entre les couches nocturnes et les couches diurnes a été mise en évidence pour chacune des campagnes étudiées. Les différences saisonnières sont apparues plus nettement dans le cas des couches micronectoniques diurnes. **Les variations saisonnières de densité du micronecton s'accompagnent d'un changement de la structure verticale des couches diurnes.**
- **Les prospections diurnes sont séparées en 2 groupes.** Le premier est composé des prospections réalisées en avril/mai et août 2003. Les densités micronectoniques les plus élevées ont été observées durant cette période, notamment entre 60 et 90 m de profondeur. Le second groupe est constitué des prospections aux densités micronectoniques les plus faibles observées de juin à août.
- **Les prospections nocturnes apparaissent relativement similaires au cours de toute la période étudiée et autour des 2 DCP.** La remontée des couches diffusantes nocturnes se traduit par une densité acoustique en micronecton élevée, particulièrement en surface, de 10 à 50 m de profondeur.

### 3.3.4. Typologie des agrégations de macronecton autour de DCP ancrés en Martinique

#### 3.3.4.1. Introduction

Nous avons décrit à l'échelle annuelle au § 3.2.3 le macronecton agrégé autour des DCP ancrés en Martinique de façon qualitative. Nous avons également caractérisé quantitativement le macronecton dispersé et les espèces et classes de taille observées dans les captures et en vidéo sous-marine. La comparaison de ces descriptions a permis de formuler des hypothèses quant à la composition des agrégations de macronecton observées autour des DCP ancrés en Martinique à l'échelle annuelle.

L'objectif suivant est de réaliser une typologie quantitative des agrégations de macronecton observées par acoustique autour des DCP ancrés à l'échelle mensuelle. La distribution spatio-temporelle du macronecton agrégé sera décrite quantitativement, puis comparée aux distributions de macronecton dispersé, afin de valider la composition des holons de macronecton suggérée précédemment. Les observations directes réalisées en vidéo sous-marine seront également utilisées pour valider la description des holons de macronecton.

Les limites des holons de macronecton obtenues à partir des typologies acoustiques du macronecton agrégé et dispersé, des observations vidéo et des pêches expérimentales et commerciales seront comparées, afin d'aboutir à une typologie globale des holons de macronecton la plus robuste et précise possible.

#### 3.3.4.2. Matériel et méthodes

- **Référencement géographique des holons du système [DCP ancré - macronecton - environnement - pêche]**

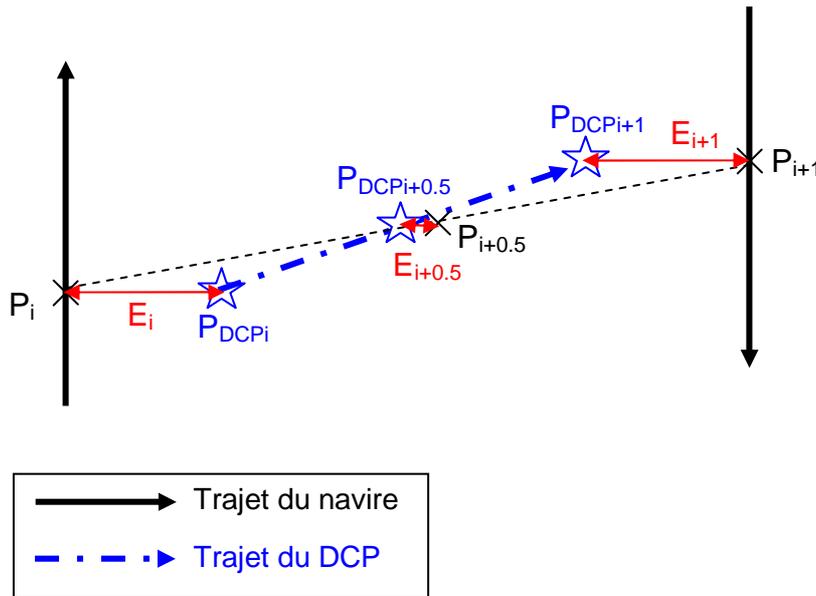
##### ➤ **Définition du référentiel géographique du système**

Du fait de la modification rapide de la direction et de l'intensité des courants, la tête des DCP étudiés pouvait se déplacer de plusieurs centaines de mètres et changer de trajectoire rapidement au cours d'une prospection acoustique en étoile, particulièrement dans le cas du DCP côtier SP.

Nous avons donc choisi de référencer géographiquement le système [DCP ancré - macronecton - environnement - pêche] par rapport à la tête du DCP, de façon à préserver la géométrie des parcours d'échantillonnage. La position dans le plan horizontal d'un holon du système sera exprimée en mètres dans un référentiel orthonormé centré sur la tête du DCP. Le positionnement des holons dans ce référentiel nécessite donc de déterminer la position géographique de la tête du DCP en fonction du temps.

##### ➤ **Modélisation de la trajectoire de la tête du DCP**

La position  $P_i$  du navire au temps  $t_i$  était notée dans le journal du sondeur lors du  $i^{\text{ème}}$  passage près de la tête du DCP au cours des parcours acoustiques en étoile. Ces positions représentaient la position réelle du DCP au  $i^{\text{ème}}$  passage,  $P_{\text{DCPi}}$ , entachée d'une erreur  $E_i$  correspondant à la distance du navire au DCP lors du passage. Nous avons utilisé la moyenne  $P_{i+0.5}$  des paires successives de  $[P_i, P_{i+1}]$  comme estimation de la position réelle du DCP entre les positions  $P_{\text{DCPi}}$  et  $P_{\text{DCPi+1}}$ , notée  $P_{\text{DCPi+0.5}}$ . Cette position moyenne était observée au temps  $t_{i+0.5}$ , défini comme la moyenne des temps de passage  $t_i$  et  $t_{i+1}$ . Cette transformation a permis de limiter l'erreur commise en assimilant  $P_i$  à  $P_{\text{DCPi}}$ , car l'erreur de positionnement  $E_{i+0.5}$  entre  $P_{i+0.5}$  et  $P_{\text{DCPi+0.5}}$  est plus faible que  $E_i$  ou  $E_{i+1}$  (Figure 69).



**Figure 69. Schéma de la dérive de la tête du DCP par rapport au trajet du navire entre les passages i et i+1 près de la tête lors d'un parcours acoustique en étoile. Avec  $P_i$  : position du navire au passage i,  $P_{i+0.5}$  : position moyenne du navire entre les passages i et i+1,  $P_{DCPi}$  : position du DCP au passage i,  $P_{DCPi+0.5}$  : position moyenne du DCP entre les passages i et i+1,  $E_i$  : distance du navire au DCP lors du passage i,  $E_{i+0.5}$  : distance entre les positions moyennes du navire et du DCP.**

Nous avons ensuite considéré que la dérive de la tête du DCP était linéaire dans les intervalles  $[i+0.5, i+1.5]$  entre chacune des positions  $P_{DCPi+0.5}$  (Figure 70) et exprimé les coordonnées de la tête du DCP en fonction du temps :

$$y_{DCP[i+0.5, i+1.5]} = a_{[i+0.5, i+1.5]} t_{[i+0.5, i+1.5]} + b_{[i+0.5, i+1.5]}$$

équation 13

$$x_{DCP[i+0.5, i+1.5]} = c_{[i+0.5, i+1.5]} t_{[i+0.5, i+1.5]} + d_{[i+0.5, i+1.5]}$$

équation 14

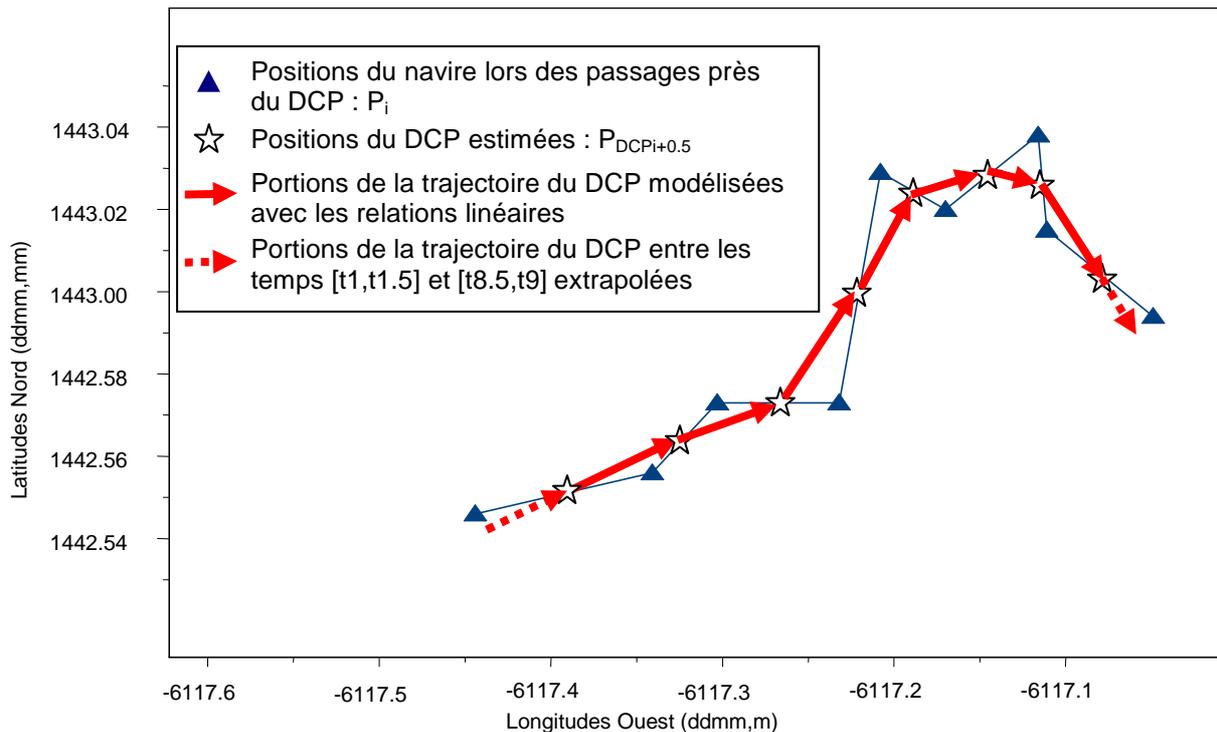
avec :

$$y_{DCP[i+0.5, i+1.5]} = \text{latitude du DCP entre les positions } P_{DCPi+0.5} \text{ et } P_{DCPi+1.5}$$

$$x_{DCP[i+0.5, i+1.5]} = \text{longitude du DCP entre les positions } P_{DCPi+0.5} \text{ et } P_{DCPi+1.5}$$

$$t_{[i+0.5, i+1.5]} = \text{temps entre les temps } t_{i+0.5} \text{ et } t_{i+1.5}$$

Les paramètres  $a_{[i+0.5, i+1.5]}$ ,  $b_{[i+0.5, i+1.5]}$ ,  $c_{[i+0.5, i+1.5]}$  et  $d_{[i+0.5, i+1.5]}$  des relations linéaires ci-dessus ont été déterminés à partir des positions  $P_{DCPi+0.5}$  et des temps moyens  $t_{i+0.5}$ , pour i entier entre 1 et 8. Les positions du DCP dans les intervalles de temps  $[t_1, t_{1.5}]$  et  $[t_{8.5}, t_9]$  ont ensuite été extrapolées à partir des relations donnant la position du DCP en fonction du temps respectivement dans les intervalles  $[t_{1.5}, t_{2.5}]$  et  $[t_{7.5}, t_{8.5}]$  (Figure 70).



**Figure 70. Exemple de reconstitution de la trajectoire de la tête du DCP à partir des positions du navire lors des passages près du dispositif.**

Ce modèle permet d'exprimer la position du DCP en fonction du temps lors des prospections en étoile (Figure 70). Les objets acoustiques détectés lors de ces prospections étant référencés dans le temps et l'espace, leur position géographique a été exprimée en mètres par rapport à la position du DCP au moment de leur détection. Les longitudes des objets détectés lors d'une prospection avaient été préalablement multipliées par le cosinus de la moyenne des latitudes de tous les objets détectés lors de la prospection, afin de travailler dans une projection plane (Rivoirard *et al.*, 2000).

- **Caractérisation des bancs acoustiques**

Nous allons présenter ici les méthodes utilisées pour la caractérisation acoustique des agrégations de macronecton autour de DCP ancrés. La démarche employée repose sur :

1. l'utilisation de la typologie qualitative des agrégations définie précédemment comme hypothèse de travail pour **classifier les bancs acoustiques** ;
2. **la comparaison des distributions spatio-temporelles des types de bancs acoustiques et des types de cibles individuelles** enfin de proposer une typologie globale des agrégations de macronecton qui affine la typologie qualitative initiale.

- **Principe de l'écho-intégration par banc**

Afin de définir de façon précise les limites des holons de macronecton, il est important de les extraire d'une part des couches de micronecton qui les entourent et d'autre part de recueillir des informations sur leur morphologie.

**Un algorithme d'écho-intégration par banc implémenté dans le logiciel Movies+ (Weill *et al.*, 1993) a été utilisé afin d'atteindre ces objectifs.** L'écho-intégration par banc est une méthode de traitement du signal ping à ping qui permet d'isoler des ensembles

d'échantillons acoustiques contigus apparaissant sous forme d'agrégats sur les échogrammes. La méthode est basée sur la définition d'un seuil minimal de densité des échantillons acoustiques à intégrer et de critères de contigüité permettant de contrôler l'extension spatiale des « bancs » identifiés (Diner *et al.*, 1994; Scalabrin *et al.*, 1996). Movies+ fournit ensuite pour chaque banc un ensemble de descripteurs morphologiques, positionnels et énergétiques (Weill *et al.*, 1993).

Un biais positif des paramètres morphologiques des bancs introduit lors des phases de détection durant lesquelles le faisceau acoustique est incomplètement occupé par le banc a été mise en évidence (Diner, 2001). Ce biais a été corrigé par le logiciel Movies+ pour les bancs dont la longueur était supérieure à 1.5 fois le diamètre du faisceau acoustique (Diner, 2001).

#### ➤ **Définition des paramètres d'écho-intégration par banc et extraction des bancs acoustiques**

La période diurne a été définie comme débutant 30 minutes après l'heure légale du lever du soleil et s'achevant 30 minutes avant l'heure légale du coucher du soleil. La période nocturne a été définie comme débutant à l'heure légale de coucher du soleil et s'achevant à l'heure légale du lever du soleil. Les périodes de transition (aube et crépuscule du soir) séparent les périodes diurnes et nocturnes (Fréon *et al.*, 1993a).

La possibilité de visualiser sur l'échogramme les contours des bancs acoustiques isolés lors de l'écho-intégration a été utilisée afin de définir le seuil minimal d'intégration et les critères de contigüité les plus adaptés pour extraire les agrégations de macronecton des couches diffusantes souvent denses. Les **paramètres d'écho-intégration par banc** ont ainsi été ajustés visuellement, à partir des échogrammes de chacune des prospections acoustiques, afin de définir au mieux les limites des agrégations de macronecton. Les paramètres d'écho-intégration ont de plus été définis de façon à extraire les bancs acoustiques les plus grands possibles, afin de permettre la correction de leur géométrie avec l'algorithme de Diner (2001). Cet ajustement visuel des paramètres d'écho-intégration par banc permet de définir des limites cohérentes pour les agrégations, mais sa mise en œuvre nécessite un temps important. Cette étude quantitative n'a de ce fait été réalisée que sur un sous échantillon de 60 prospections en étoile réalisées de jour, 13 prospections de nuit, 7 prospections à l'aube et 3 prospections au crépuscule du soir lors des 4 premières campagnes de collecte de données en routine (avril/mai à août 2003).

La longueur de l'**unité élémentaire d'échantillonnage** (ESU) a été définie de façon à ce qu'une ESU puisse contenir entièrement les plus grands bancs acoustiques isolés par écho-intégration par banc. La valeur de la longueur des ESU a ainsi été fixée à 0.1 MN à partir des longueurs observées maximales des bancs acoustiques.

Les bancs acoustiques identifiés par écho-intégration par banc ont été classifiés en deux étapes successives :

1. les bancs ont d'abord été classés en **bancs de macro ou micronecton**, en fonction de critères morphologiques et de densité. Du fait de la présence de noyaux denses dans les couches diffusantes, des portions de couches avaient en effet été identifiées comme bancs acoustiques à l'issue de l'écho-intégration par banc (Figure 71) ;
2. les bancs acoustiques de macronecton ont ensuite été affectés à un **type et à une section verticale d'agrégation de macronecton** (Figure 71). La structure des agrégations de macronecton étant assez lâche, leurs sections verticales étaient en effet fréquemment composées de plusieurs bancs acoustiques. Les types d'agrégations de macronecton utilisés étaient ceux identifiés lors du visionnage des échogrammes (cf. § 3.2.3).

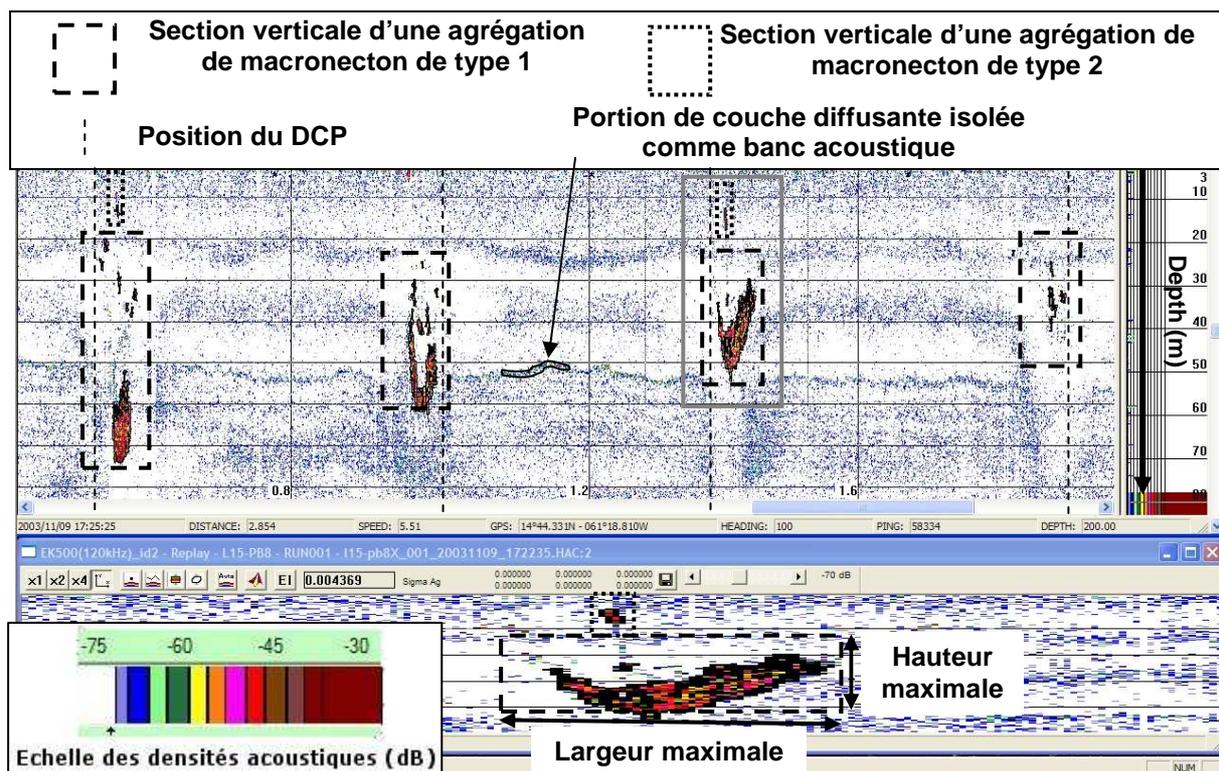


Figure 71. Echogramme 120 kHz ( $S_v$ ) d'une prospection en étoile montrant 1) un exemple d'écho-intégration par banc (les bancs isolés sont entourés d'un trait noir continu) 2) la classification des bancs acoustiques par section verticale et type d'agrégation. La fenêtre inférieure présente un zoom de la portion d'échogramme encadrée en gris. Seuil de visualisation : -70 dB.

➤ **Calcul des descripteurs des bancs acoustiques et des sections verticales d'agrégations**

Les petits bancs dont les dimensions n'ont pas pu être corrigées ont été conservés dans la suite de l'analyse. Nous avons en effet considéré que, du fait de leurs faibles dimensions, le biais introduit par la prise en compte de leurs descripteurs géométriques non corrigés était négligeable.

Les paramètres décrivant les bancs acoustiques peuvent être classés en quatre catégories : descripteurs morphologiques, de position, énergétiques et de l'environnement du banc (Reid *et al.*, 2000). Les descripteurs d'environnement ne seront pas abordés ici. Des paramètres décrivant la morphologie, la position et l'énergie totale des sections verticales de chacun des types d'agrégation de macronecton ont en revanche été définis, à partir des descripteurs des bancs acoustiques fournis par Movies+ (Tableau 38).

**Tableau 38. Formules pour le calcul des paramètres décrivant les bancs acoustiques et les sections verticales des agrégations de macronecton. En grisé, paramètres qui seront utilisés pour calculer les descripteurs globaux des agrégations. Adapté de (Diner *et al.*, 2004).**

	Banc acoustique	Section acoustique verticale
<i>Paramètres de position</i>		
Coordonnées géographiques du premier ping dans le référentiel DCP (m)	$B_{sh}$	$B_{cs}$
Coordonnées géographiques du dernier ping dans le référentiel DCP (m)	$E_{sh}$	$E_{cs}$
Profondeur minimum (m)	$Z_{min-sh}$	$Z_{min-cs} = \min(Z_{min-sh})$
Profondeur maximum (m)	$Z_{max-sh}$	$Z_{max-cs} = \max(Z_{max-sh})$
Profondeur du barycentre (m)	$BZ_{sh}$	$BZ_{cs} = \sum (\sigma_{ag-sh} BZ_{sh} / \sum \sigma_{ag-sh})$
Coordonnées géographiques du barycentre dans le référentiel DCP (m)	$BC_{sh}$	$BC_{cs} = \sum (\sigma_{ag-sh} BC_{sh} / \sum \sigma_{ag-sh})$
Distance du barycentre au DCP (m)	$dDCP_{sh} = \sqrt{(BC_{sh})^2}$	$dDCP_{cs} = \sqrt{(BC_{cs})^2}$
<i>Paramètres morphologiques</i>		
Nombre de pixels dans le banc	$N_{sh}$	$N_{cs} = \sum N_{sh}$
Nombre de bancs acoustiques		$N_{su_{cs}}$
Hauteur (m)	$H_{sh}$	$H_{max-cs} = Z_{max-cs} - Z_{min-cs}$
Largeur (m)	$W_{sh}$	$W_{max-cs} = \sqrt{(B_{cs})^2 - E_{cs}^2}$
Aire insonifiée (m <sup>2</sup> )	$A_{sh}$	$A_{cs} = \sum A_{sh}$
Périmètre (m)	$P_{sh}$	$P_{cs} = \sum P_{sh}$
Elongation	$E_{sh} = W_{sh}/H_{sh}$	$E_{cs} = W_{max-cs}/H_{max-cs}$
<i>Paramètres énergétiques</i>		
Facteur de rétrodiffusion agrégée = énergie acoustique totale (m <sup>2</sup> )	$\sigma_{ag-sh}$	$\sigma_{ag-cs} = \sum \sigma_{ag-sh}$
Indice de réverbération de volume (m <sup>-1</sup> )	$S_{v-sh} = \sigma_{ag-sh} / A_{sh}$	$S_{v-cs} = \sigma_{ag-cs} / A_{cs}$
Moyenne de l'énergie des pixels (V)	$V_{m-sh}$	$V_{m-cs} = \sum (N_{sh} V_{m-sh} / \sum N_{sh})$
Coefficient de variation de l'énergie des pixels	$V_{CV-sh}$	$V_{CV-cs} = \sum (N_{sh} V_{CV-sh} / \sum N_{sh})$

La profondeur et la position géographique du barycentre des bancs acoustiques sont calculés par Movies+ comme les moyennes respectives des profondeurs et des positions des échantillons acoustiques, pondérées par leur énergie acoustique (Weill *et al.*, 1993).

➤ **Calcul de descripteurs des agrégations de macronecton**

Une agrégation de macronecton est décrite lors d'une prospection en étoile par 9 sections acoustiques verticales (cf. Figure 51), chacune décrite par un ensemble de 16 paramètres quantitatifs en grisé dans le Tableau 38. Le *i*<sup>ème</sup> paramètre en grisé dans le Tableau 38 décrivant la *j*<sup>ème</sup> section d'agrégation lors d'une prospection en étoile sera noté  $P_{ij}$ .

Le barycentre des agrégations de macronecton n'étant pas nécessairement centré sur la position de la tête du DCP. La largeur de chaque section verticale d'une agrégation de macronecton  $W_{max-cs}$  dépendait non seulement des dimensions de l'agrégation, mais également du décalage entre le barycentre de l'agrégation et le centre du parcours en étoile. Ne pouvant pas déterminer à quelle distance du barycentre réel de l'agrégation chaque section acoustique verticale avait été réalisée, nous n'avons pas cherché à reconstruire l'agrégation en 3 dimensions. Les paramètres  $P_{ij}$  décrivant en 3 dimensions les sections

verticales de chaque agrégation (cf. Tableau 38) ont simplement été moyennés de manière à fournir une série de descripteurs globaux de la structure moyenne de chaque agrégation de macronecton, pour chaque prospection en étoile. La structure moyenne des agrégations a ainsi été évaluée en 2 dimensions dans le plan vertical, défini par la profondeur et la distance au DCP (Tableau 39).

**Tableau 39. Descripteurs globaux des agrégations de macronecton dans le plan vertical. F : variable factorielle, C : variable numérique continue.**

Code variable	Description	Type
PID	Identifiant prospection en étoile	F
DCP	DCP étudié, SP ou CARLA	F
mois	Campagne : D03 à D06	F
DN	Prospection de jour (D) ou de nuit (N)	F
hclass4	Classe horaire : h8 = 6h-10h ; h12 = 10h-14h ; h16 = 14h-18h ; h20 = 18h-22h ; h0 = 22h-2h	F
cat	Type d'agrégation : T = agrégation de sub-surface ; W = agrégation de surface	F
P <sub>1-moy(j)</sub> à P <sub>16-moy(j)</sub>	Moyennes des P <sub>ij</sub>	C

#### ➤ **Typologie quantitative des agrégations de macronecton**

La classification des bancs acoustiques en types d'agrégation de macronecton repose sur une typologie visuelle réalisée à partir des échogrammes. Afin de valider quantitativement la pertinence de cette typologie qualitative, nous avons successivement appliqué des ACR et des ACP combinées à des CKM sur les descripteurs des bancs, des sections verticales d'agrégations (cf. Tableau 38) et des agrégations elles-mêmes (cf. Tableau 39).

Une ACP suivie d'une CKM a d'abord été réalisée sur les descripteurs acoustiques des bancs, sections verticales et agrégations. La variance expliquée a été évaluée, ainsi que la classification des objets et leur répartition dans le premier plan factoriel.

Une ACR a été ensuite réalisée avec comme matrice **Y** les descripteurs acoustiques des bancs, sections verticales ou agrégations et comme matrice **X** des descripteurs spatio-temporels de la prospection : identifiant du DCP, de la campagne, de la phase nyctémérale et classe horaire de 4 heures. La catégorie qualitative de macronecton (grande agrégation de sub-surface ou petite agrégation de surface) à laquelle appartenait l'objet acoustique a également été incluse dans la matrice **X**, afin de tester si la typologie visuelle permettait d'expliquer une part de la variance des descripteurs acoustiques. Les descripteurs spatio-temporels des prospections ont été inclus dans la matrice **X**, afin d'évaluer leur influence sur les descripteurs des objets acoustiques et tester ainsi la robustesse de la classification des agrégations de macronecton dans le temps et l'espace.

Si une combinaison des variables de la matrice **X** permettait de décrire une part significative de la variance de **Y**, des ACR partielles étaient réalisées afin d'évaluer les contributions respectives des différentes variables de **X** à la variance expliquée. Une CKM était ensuite réalisée sur les coordonnées des objets dans le premier plan factoriel issu de **Ŷ**.

Comme pour l'analyse des profils hydrologiques, les résultats en termes de variance expliquée et de classification des ACP et ACR combinées à des CKM ont été comparés. Si la part de variance expliquée par l'ACR était significative, les variables de **Ŷ** et de **X** ont été regroupées en étudiant les corrélations entre leurs projections dans le premier plan factoriel. Les contributions relatives des variables à la classification des objets ont été estimées en comparant les normes des projections des variables dans le premier plan factoriel. Chaque

groupe de variables a été représenté dans le premier plan factoriel par la variable du groupe contribuant le plus à la classification, afin de simplifier la représentation graphique.

La proportion des objets appartenant aux différentes catégories de macronecton a été étudiée dans chaque groupe issu de la CKM, afin d'évaluer la concordance entre les typologies qualitatives et quantitatives des agrégations de macronecton. Les descripteurs globaux moyens ont ensuite été calculés pour chaque type d'agrégation.

**La correspondance entre les typologies quantitatives et qualitatives ainsi que la robustesse spatio-temporelle des typologies ont ainsi été estimées aux échelles du banc, de la section verticale et de l'agrégation acoustique dans le plan vertical, afin d'évaluer la pertinence de la typologie visuelle des agrégations de macronecton aux différentes échelles.**

- **Comparaison acoustique de la distribution du macronecton agrégé et dispersé**

- ***Etude de la correspondance des types d'agrégations et des types de cibles individuelles de macronecton***

Contrairement aux types d'agrégations de macronecton, les types de cibles individuelles ont été définis de façon quantitative. Nous avons donc utilisé les strates bathymétriques des types de cibles individuelles afin de tester la correspondance entre les typologies des agrégations et des cibles individuelles de macronecton.

Les agrégations de macronecton ont ainsi été réparties dans les strates bathymétriques des cibles individuelles. **La fréquence d'occurrence de chacun des types qualitatifs des agrégations de macronecton dans chacune des strates bathymétriques des cibles individuelles a ensuite été calculée, afin d'estimer la correspondance entre les typologies du macronecton agrégé et dispersé.**

- ***Comparaison de la distribution spatiale du macronecton agrégé et dispersé déterminée par acoustique***

Les distributions spatiales du macronecton agrégé (les types d'agrégations) et dispersé (les cibles individuelles) ont ensuite été comparées de façon plus détaillée. Les distributions spatiales ont été décrites par leur centre et leurs extensions verticale et horizontale dans le plan vertical. Le centre des types d'agrégations de macronecton était leur barycentre, leur extension verticale la différence entre les profondeurs maximales et minimales et leur extension horizontale leur largeur maximale. Le centre de la distribution spatiale des cibles individuelles était leur centre géographique (i.e. la moyenne des positions de tous les TS) et leurs extensions verticale et horizontale ont été définies comme les écarts types de leurs coordonnées le long des axes des ordonnées et des abscisses respectivement (Okubo et Chiang, 1974).

Les différences entre les positions des centres et les extensions spatiales des distributions des types d'agrégations et de cibles individuelles ont été testées deux à deux au moyen du test non paramétrique de Wilcoxon. **Cette comparaison a été réalisée de façon à préciser la correspondance spatiale des types de macronecton agrégés et dispersés et préciser ainsi la composition des agrégations de macronecton au moyen des types de TS.**

- ***Détermination de la densité absolue au sein des agrégations de macronecton***

Nous emploierons ici le terme « **densité absolue** », par opposition à « densité acoustique », afin de désigner la « packing density » (Pitcher et Partridge, 1979; Andreeva et

Belousov, 1996) au sein d'une agrégation de macronecton, exprimée en nombre de poissons par unité de volume.

Des estimations de la valeur des TS moyens au sein des différents types d'agrégations de macronecton ont été déduites des résultats de la comparaison entre les distributions spatiales du macronecton agrégé et dispersé. Ces valeurs de TS et les densités acoustiques globales des agrégations ont été utilisées afin d'évaluer la densité absolue  $d_j$  au sein du type d'agrégation  $j$  à partir de la relation (Diner et Marchand, 1995) :

$$d_j = 10^{\left( \frac{S_{vm(j)} - TS_{m(j)}}{10} \right)}$$

équation 15

avec:

$S_{vm(j)}$  : indice de réverbération de volume moyen de l'agrégation de type  $j$  en dB re 1 m<sup>-1</sup>

$TS_{m(j)}$  : TS moyen au sein de l'agrégation de type  $j$  en dB re 1 m<sup>2</sup>.

- **Détermination de la composition des agrégations de macronecton caractérisées par acoustique par vidéo sous-marine**

- **Données utilisées**

Nous avons utilisé un sous-échantillon des données vidéo récoltées correspondant aux prospections vidéo réalisées lors des 4 premières campagnes. Ce sous-échantillon de 12 h 30 de séquences vidéo enregistrées lors de 13 prospections autour des 2 DCP étudiés permettait de travailler sur les mêmes agrégations de macronecton que celles analysées en écho-intégration par banc.

- **Visionnage et indexation des séquences vidéo**

Les enregistrements vidéo ont été visionnés en accéléré (X2) à l'aide du logiciel WinDVD (Intervideo) et toutes les séquences comportant des images de poissons ont été indexées. Pour chaque séquence, l'heure et la profondeur de début et de fin, la nature et la densité des poissons observés et une description de leur comportement ont été enregistrés dans une base de données Access (Microsoft). Chaque séquence a été notée en termes d'intérêt scientifique et de qualité des images (turbidité) sur une échelle arbitraire. Les critères utilisés pour juger de l'intérêt scientifique de la séquence étaient :

1. la possibilité d'identifier l'appartenance des poissons à un groupe d'espèces ;
2. l'observation d'un nombre significatif de poissons lors de la séquence ;
3. l'intérêt éthologique de la séquence (trait comportemental rare ou caractéristique) ;
4. la possibilité d'utiliser le matériel vidéo, en terme de qualité d'image.

Les meilleures séquences vidéo répondaient à tous les critères énoncés ci-dessus (code qualité 4). La qualité des autres séquences était évaluée en combinant les critères selon les règles définies dans le tableau ci-dessous :

**Tableau 40. Critères d'évaluation de l'intérêt scientifique des séquences vidéos enregistrées lors des campagnes DAUPHIN.**

code	Identification groupe/sp	Quantité significative	Intérêt éthologique	Diffusable
4	✓	✓	✓	✓
3	✓	✓	✓	
2	✓	✓		
1	✓			

Le nombre et la durée des séquences exploitables (de qualité supérieure ou égale à 1) ont été calculés. La durée des séquences exploitables a été rapportée à la durée totale des enregistrements afin de définir **un indice d'efficacité de la vidéo sous-marine comme moyen d'observation et d'identification du macronecton autour de DCP ancrés.**

➤ **Typologie optique des agrégations observées**

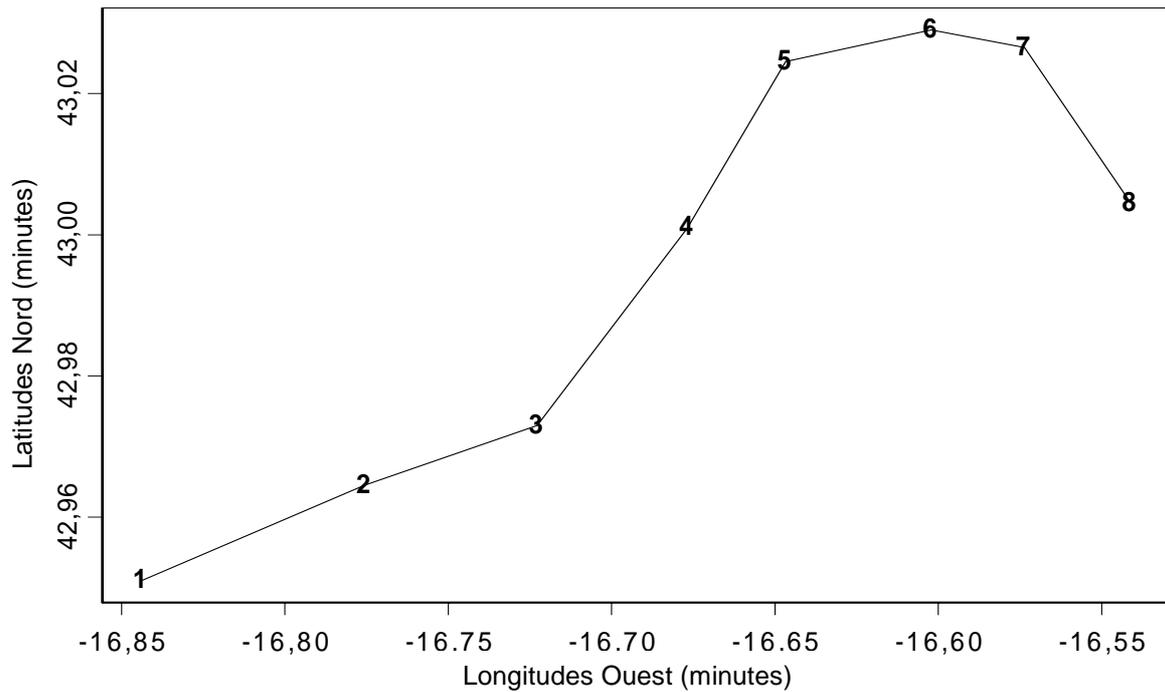
La portée de la caméra vidéo sous-marine a permis d'observer des poissons individuels ou des groupes de poissons formant des portions d'agrégations de macronecton. Des types de groupes d'espèces ont été identifiés visuellement sur les enregistrements vidéo.

La répartition bathymétrique moyenne de chacun de ces groupes a été estimée en calculant les moyennes et écart-types de la profondeur d'observation. La profondeur d'observation moyenne d'un groupe d'espèces observé au cours d'une séquence a été définie comme la moyenne entre la profondeur en début et de fin de séquence. Les moyennes et écart types des profondeurs moyennes par séquence ont ensuite été calculés comme les moyennes et écarts types inter-séquences des profondeurs moyennes par séquences. La répartition par classes horaires des séquences vidéo intéressantes a également été étudiée.

**3.3.4.3. Résultats**

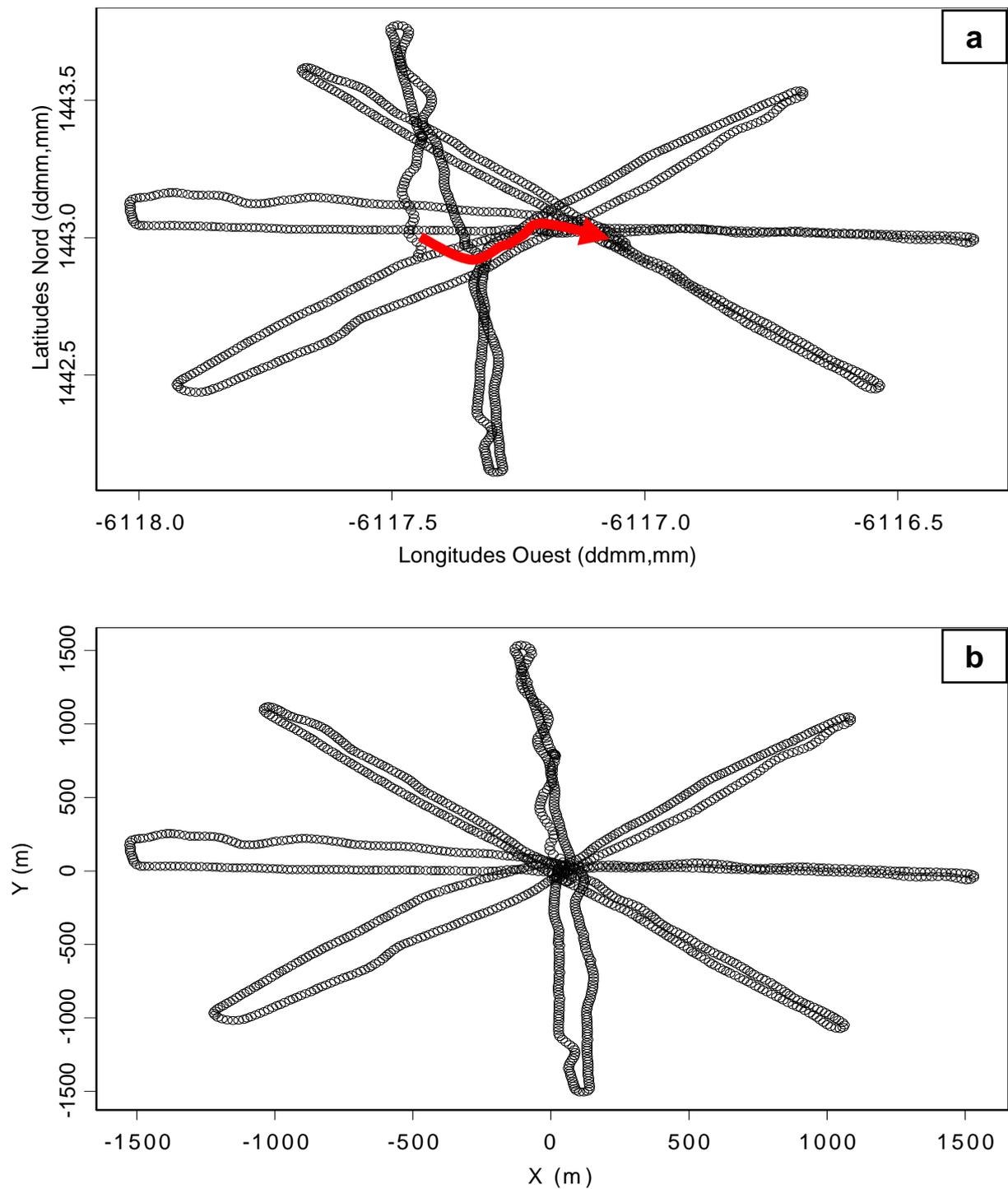
• **Référencement géographique des holons du système**

La modélisation de la position du DCP en fonction du temps a permis de reconstituer la dérive de la tête du DCP pour chacune des prospections en étoile (Figure 72).



**Figure 72. Exemple de trajectoire suivie par la tête du DCP lors d'une prospection en étoile élargie (2h) avec une vitesse de dérive moyenne estimé à 0.2 nœuds. Les numéros indiquent les positions  $P_{DCPi+0.5}$  successives du DCP pour  $i$  entier dans l'intervalle [1,8].**

Le référencement de la position des objets acoustiques par rapport à la tête du DCP a permis de corriger l'effet de la dérive de la tête du DCP sur la géométrie des parcours en étoile (exemple Figure 73).



**Figure 73. Position du milieu des ESU (cercles) d'un parcours acoustique en étoile élargi de 2 heures avec une intensité moyenne du courant estimée à 0.2 nœuds ; a) géométrie du parcours dans le référentiel initial avec la trajectoire de la tête du DCP figurée en rouge ; b) géométrie du parcours avec les positions référencées par rapport à la position de la tête du DCP modélisée en fonction du temps. La tête du DCP est située à l'origine.**

- **Application de l'écho-intégration par banc aux agrégations de macronecton observées autour de DCP ancrés en Martinique**

Les deux types d'agrégation de macronecton définis lors du visionnage des échogrammes : grandes agrégations de sub-surface et petites agrégations de surface ont été isolés avec succès par écho-intégration par banc pour les 60 prospections en étoile diurnes et les 13 prospections nocturnes analysées. Les prospections réalisées lors des périodes de transition n'ont pas été incluses dans l'analyse, car la structure de l'agrégation de sub-surface n'était pas stationnaire au cours d'un parcours en étoile. Le tableau ci-dessous présente les principaux paramètres d'écho-intégration par banc utilisés afin d'extraire les bancs acoustiques de macronecton observés autour de DCP ancrés en Martinique.

**Tableau 41. Paramètres d'écho-intégration par banc moyens (+/- leur écart-type) utilisés pour extraire les bancs acoustiques de macronecton observés autour de DCP ancrés en Martinique.**

Paramètre d'écho-intégration	Jour	Nuit
Seuil minimum d'écho-intégration (dB re 1 m <sup>-1</sup> )	-59 +/- 1	-58 +/- 1
Nombre de pixels manquants autorisé entre 2 pixels successifs dans le plan horizontal	2 +/- 1	1 +/- 1
Nombre de pixels manquants autorisé entre 2 pixels successifs dans le plan vertical	3 +/- 1	2 +/- 1
Indice de réverbération de volume minimum (dB re 1 m <sup>-1</sup> )	-70 +/- 27	-75 +/- 30
Facteur de rétrodiffusion agrégée minimum (m <sup>2</sup> )	3.0E-05 +/- 3.8E-05	3.6E-05 +/- 4.2E-05
Elongation	7 +/- 5	8 +/- 4

Chacun des 2 830 bancs acoustiques isolés par écho-intégration par banc a été attribué à un type d'agrégation et à l'une des 458 sections verticales d'agrégations qui ont été définies visuellement (Figure 74).

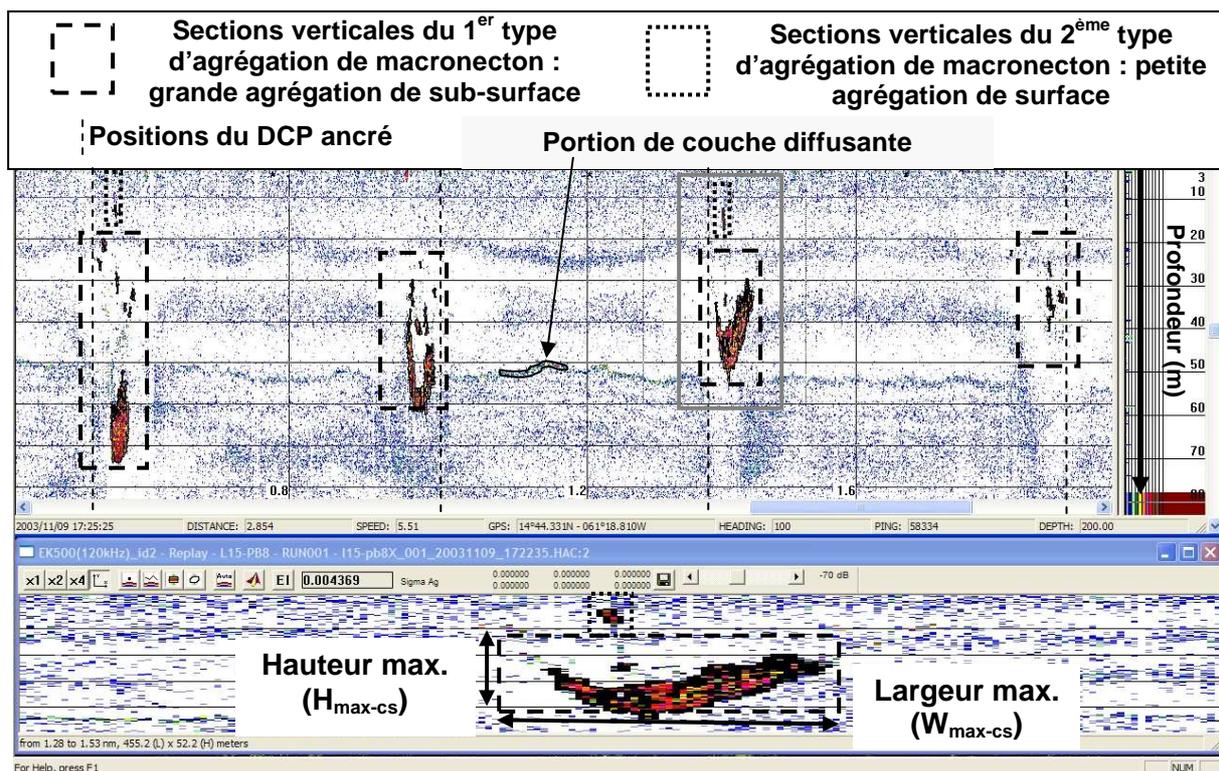


Figure 74. Echogramme 120 kHz issu d'un parcours en étoile diurne présentant un exemple des bancs et sections acoustiques de macronecton isolées par écho-intégration par banc. La fenêtre inférieure présente un zoom de la zone en gris. Seuil de visualisation : -70 dB.

Les descripteurs des sections verticales et des agrégations décrits au § 3.3.4.2 ont ensuite été calculés.

- **Classification quantitative des bancs acoustiques et des sections verticales d'agrégation**

Différents modèles décrivant des relations linéaires significatives au seuil de 5% entre les variables des matrices **Y** et **X** ont été testés sur les descripteurs des bancs acoustiques et des sections verticales d'agrégations traités. Tous les modèles testés n'expliquaient qu'une part très faible de la variance totale des descripteurs (entre 9 et 17%).

Les ACP réalisées sur les mêmes descripteurs ont abouti dans les 2 cas à la définition de plans factoriels permettant de représenter environ 60 % de la variance totale. Les groupes issus des CKM n'étaient cependant pas nettement séparés dans ces plans factoriels. Une large majorité des bancs acoustiques et sections verticales d'agrégations identifiés visuellement comme faisant partie de la petite agrégation de surface était classifiée dans le même groupe à l'issue de la CKM. Ces bancs et sections verticales étaient cependant mélangés avec un nombre important d'objets acoustiques identifiés visuellement comme faisant partie de la grande agrégation de sub-surface. La classification n'était donc pas satisfaisante.

- **Classification quantitative des agrégations de macronecton (analyse 1)**

- **Sélection du modèle d'ACR**

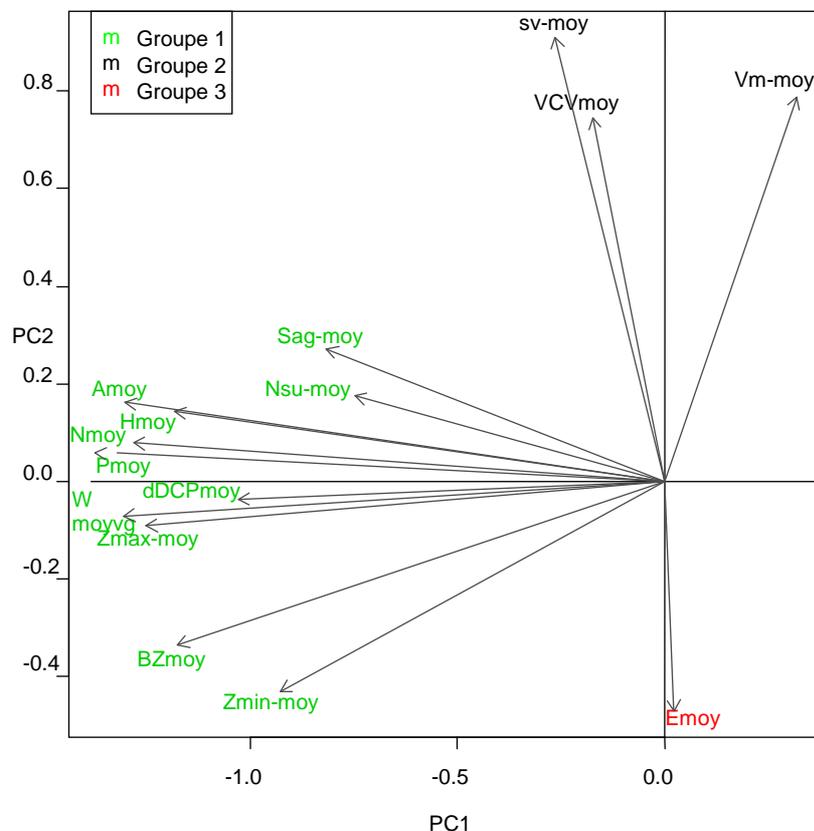
Le modèle décrivant une relation linéaire significative au seuil de 1% entre les variables des matrices **Y** et **X** et qui expliquait le plus de la variance des descripteurs globaux des agrégations de macronecton comportait les effets mois, DCP, jour/nuit, classe horaire (hclass4), catégorie de macronecton (cat) et un effet d'interaction entre mois et DCP.

$$Y \sim \text{mois} + \text{DCP} + \text{DN} + \text{hclass4} + \text{cat} + \text{DCP} : \text{mois}$$

Les deux premiers axes factoriels déterminés à partir de la matrice  $\hat{Y}$  de l'ACR expliquaient 53 % de la variabilité totale des descripteurs globaux des agrégations de macronecton. Les deux premiers axes factoriels de l'ACP réalisée sur **Y** expliquaient 68 % de la variance totale. Les ordres de grandeur de la variance expliquée et les classifications obtenues avec l'ACR et l'ACP étant comparables, nous avons privilégié l'utilisation de l'ACR qui permet de réaliser une analyse de la variance expliquée et de tester statistiquement la relation entre les variables de **Y** et **X**. Les ACR partielles ont montré que toutes les variables explicatives du modèle étaient significatives au seuil de 1%. Les variables expliquant le plus de variance étaient la catégorie de macronecton (31%), la classe horaire (17%) et la phase nycthémerale (12%) et l'effet mois (12%).

- **Classification des variables de Y**

L'étude des corrélations entre les descripteurs globaux de  $\hat{Y}$  dans le premier plan factoriel a abouti à distinguer 3 groupes (Figure 75).



**Figure 75. Projection dans le premier plan factoriel de l'ACR des descripteurs globaux de Y et groupes de descripteurs identifiés.**

Le premier groupe est constitué de presque tous les descripteurs globaux morphologiques et de position, associés aux descripteurs de l'énergie acoustique totale des agrégations (Tableau 42). Le premier plan factoriel est essentiellement défini par ce groupe. Les agrégations de macronecton caractérisées par des dimensions, une énergie acoustique totale, une distribution bathymétrique et une distance au DCP importantes sont ainsi situées dans la partie gauche du plan factoriel.

Le deuxième groupe est composé exclusivement de descripteurs énergétiques décrivant la densité acoustique des agrégations (sv, Vm) et la variabilité des valeurs des échantillons acoustiques au sein des agrégations (VCV). Ce groupe contribue majoritairement au deuxième axe factoriel et distingue les agrégations de densité et variabilité acoustiques élevées situées dans la partie inférieure du plan factoriel des agrégations moins denses et plus homogènes de la partie supérieure.

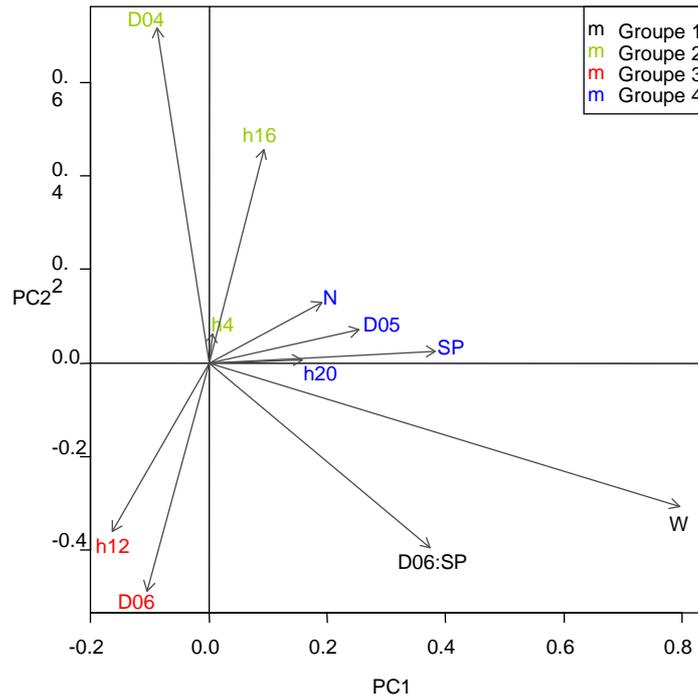
Le troisième groupe est composé du seul descripteur d'élongation. Ce descripteur contribue essentiellement au deuxième axe factoriel et est négativement corrélé au deuxième groupe le long de cet axe (Figure 75). Cette corrélation négative indique que les agrégations les plus denses sont généralement caractérisées par une élongation plus faible. Ce descripteur contribue peu à la définition du premier plan factoriel.

**Tableau 42. Groupes de variables de  $\hat{Y}$  corrélées dans le premier plan factoriel de l'ACR des descripteurs des agrégations de macronecton. Les groupes de variables sont représentés par leur variable représentative dans la Figure 77.**

Variables			Corrélation moyenne	Variable représentative
<i>Morphologie</i>	<i>Position</i>	<i>Energie</i>		
Amoy, Hmoy, Nsu-moy, Nmoy, Pmoy, Wmoy	Zmax-moy, Zmin-moy, dDCPmoy, BZmoy	Sag-moy	0.95	Pmoy
		sv-moy, VCVmoy, Vm-moy	0.87	sv-moy
Emoy				Emoy

➤ **Classification des variables de X**

L'étude des corrélations entre les variables de X dans le premier plan factoriel a abouti à distinguer 4 groupes (Figure 76). Les modalités des variables sont décrites dans le Tableau 39.



**Figure 76. Projection dans le premier plan factoriel de l'ACR des descripteurs globaux de X et groupes de descripteurs identifiés. Classes horaires : h4 = 2-6h ; h8 = 6-10h ; h12 = 10-14h ; h16 = 14-18h ; W = agrégation de surface ; N = prospection de nuit**

Le premier groupe est constitué de la modalité W de la catégorie qualitative de macronecton et de l'effet interaction entre la campagne d'août 2003 et le DCP côtier (D06:SP). La catégorie qualitative de macronecton est la variable de X qui contribue le plus au premier plan factoriel, dont elle définit le premier axe (Tableau 43). Elle explique donc le plus de la variance de la structure des agrégations de macronecton. Les agrégations identifiées comme « petites agrégations de surface » sont situées dans la partie droite du plan factoriel.

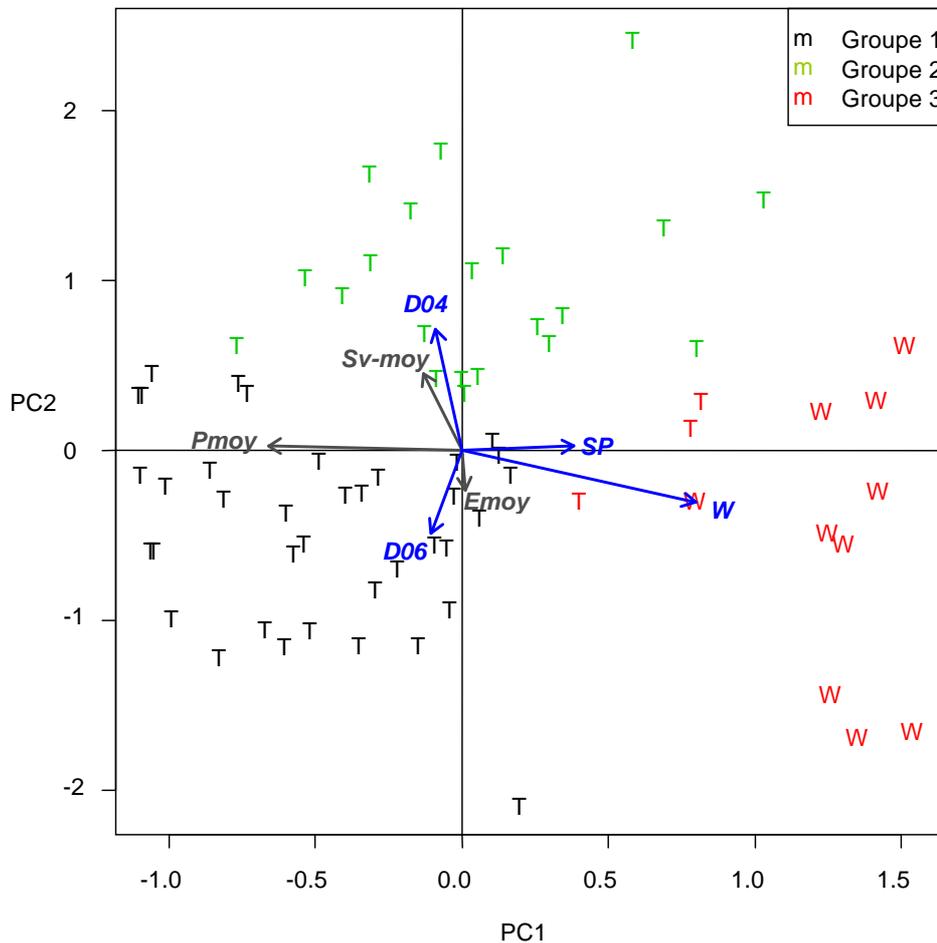
Le deuxième groupe est composé du mois de juin 2003 et de la classe horaire 16 (14h-18h), ainsi que de la classe horaire 4 (2h-6h). Cette dernière modalité contribue cependant très peu au premier plan factoriel. Les modalités D04 et h16 contribuent de façon importante à la définition du deuxième axe factoriel (Tableau 43). Les agrégations observées lors de la campagne D04 et/ou dans la plage horaire entourant 16h présentent donc des similitudes en terme de structure et se trouvent dans la partie supérieure du plan factoriel. Les troisième et quatrième groupes contribuent de façon moins nette au premier plan factoriel (Tableau 43). Les modalités h12 et D06 du troisième groupe sont corrélées négativement avec le deuxième groupe le long du deuxième axe factoriel.

**Tableau 43. Groupes de variables de X corrélées dans le premier plan factoriel de l'ACR des descripteurs des agrégations de macronecton. La norme est la norme de la projection de la variable représentative dans le premier plan factoriel.**

Variables	Corrélation moyenne	Variable représentative	Norme
W, D06:SP	0.85	W	0.85
D04, h16	0.95	D04	0.72
D06,h12	0.97	D06	0.5
SP, D05, N, h20,h4	0.69	SP	0.38

➤ **Classification globale des agrégations de macronecton**

La CKM a permis d'isoler 3 groupes d'agrégations séparés dans premier plan factoriel de l'ACR (Figure 77).



**Figure 77. Projection dans le premier plan factoriel de l'ACR des agrégations de macronecton et des groupes de variables décrivant leur structure globale dans le plan vertical (numéros de groupes et flèches en gris). Les agrégations sont identifiées par une lettre indiquant leur appartenance à une catégorie qualitative de macronecton ; T : grande agrégation de sub-surface, W : petite agrégation de surface. L'appartenance aux groupes issus de la CKM est indiquée par des couleurs différentes. Les groupes de variables de la matrice X sont représentés en bleu.**

Le premier groupe issu de la CKM est composé exclusivement d'agrégations classifiées visuellement comme grandes agrégations de sub-surface (T). Ces agrégations sont situées essentiellement dans le quadrant SW du plan factoriel ce qui indique qu'elles ont des dimensions importantes, qu'elles sont moyennement denses et situées relativement en profondeur et loin du DCP (Figure 77).

Le second groupe issu de la CAH est également composé exclusivement d'agrégations classifiées visuellement comme grandes agrégations de sub-surface (T). Ces agrégations sont situées essentiellement dans la zone centrale inférieure du plan factoriel, ce qui indique qu'elles sont caractérisées par des dimensions moyennes et une densité acoustique importante et qu'elles sont situées assez près de la surface et du DCP. La quasi-

totalité des agrégations de sub-surface observées lors de la campagne D04 est classifiée dans ce groupe.

Le troisième groupe est composé presque exclusivement d'agrégations classifiées visuellement comme petites agrégations de surface (W). Seules trois agrégations observées de nuit et classifiées comme agrégations de sub-surface ont été incluses dans ce groupe, soit 77 % de bonne classification au sein du groupe. Ce résultat est confirmé par la projection de la modalité « W » de la matrice **X** dans le plan factoriel, qui est orientée dans la direction de ce groupe et participe de façon importante à la définition du deuxième axe factoriel. Les agrégations de ce groupe sont situées essentiellement dans le quadrant SE du plan factoriel. Ce résultat indique qu'elles sont caractérisées par des dimensions et une densité acoustique faibles et qu'elles sont situées près de la surface et du DCP.

**En résumé, cette analyse montre que les différences de structure moyenne des agrégations de macronecton dans le plan vertical sont expliquées essentiellement par l'appartenance de l'agrégation à l'un des deux types d'agrégations qualitatifs identifiés lors de l'inspection visuelle des échogrammes.** Des différences de structure secondaires apparaissent également pour les agrégations de sub-surface, qui semblent liés à une combinaison de facteurs horaires et saisonniers. Aucune différence majeure de la structure des agrégations de macronecton n'est apparue entre les 2 DCP étudiés.

➤ **Définition de types d'agrégations de macronecton de sub-surface (analyse 1')**

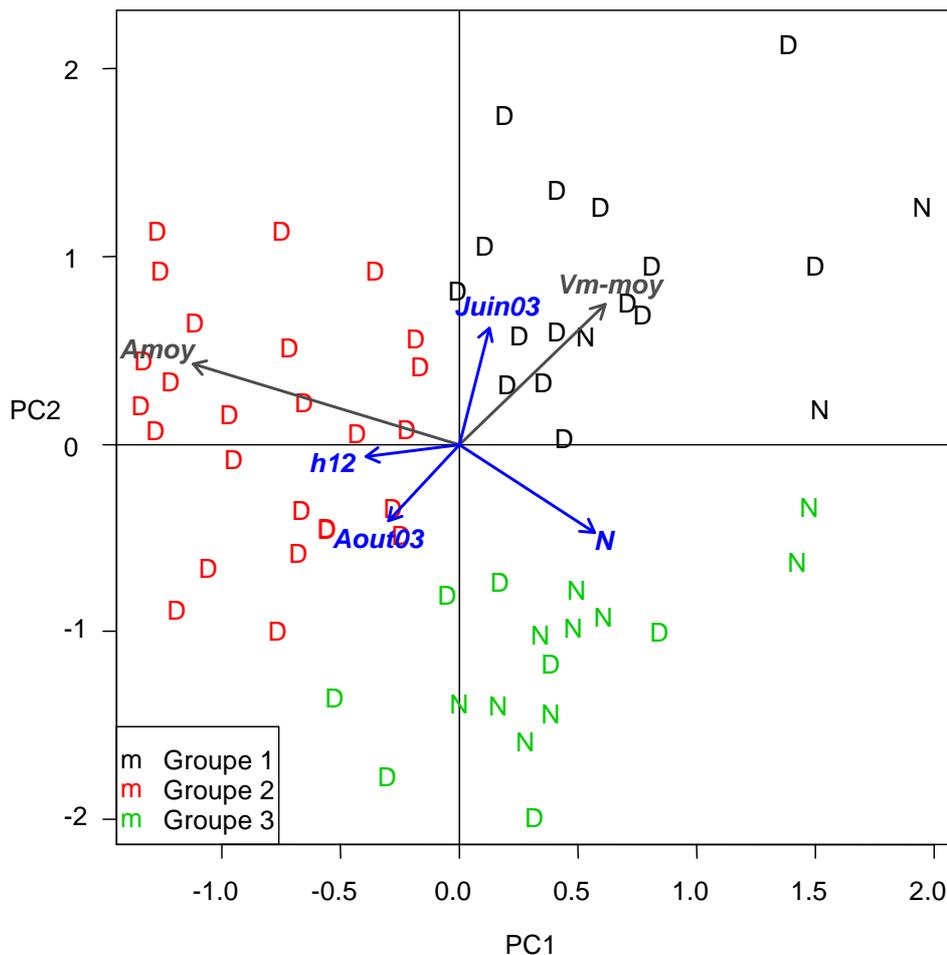
Les agrégations de macronecton de sub-surface (catégorie « T ») ont fait l'objet d'une analyse par ACP/ACR spécifique, afin de préciser l'influence des facteurs horaires et saisonnier sur leur structure et affiner ainsi leur typologie.

Le modèle décrivant une relation linéaire significative au seuil de 1% entre les variables des matrices **Y** et **X** et qui expliquait le plus de la variance des descripteurs moyens des agrégations de macronecton de sub-surface comportait les effets phase nycthémérale (jour/nuit), mois, DCP, classe horaire, jour (day) et un effet d'interaction entre les variables mois et DCP. L'effet jour indique si la prospection a été réalisée lors du premier, deuxième ou troisième cycle de 24 h (défini de minuit à minuit) du leg.

$$Y \sim \text{mois} + \text{DCP} + \text{DN} + \text{hclass4} + \text{day} + \text{DCP} : \text{mois}$$

Les deux premiers axes factoriels déterminés à partir de la matrice  $\hat{Y}$  de l'ACR expliquent 45 % de la variabilité totale des descripteurs globaux des agrégations de macronecton. Le premier plan factoriel de l'ACP réalisée sur les mêmes données permet d'expliquer 65 % de la variance totale. Les ACR partielles ont montré que les variables explicatives mois, phase nycthémérale et classe horaire étaient significatives individuellement au seuil de 1%. Les variables expliquant le plus de variance sont la classe horaire (26%), la phase nycthémérale (18%) et le mois (11%).

La CKM a permis d'isoler 3 groupes d'agrégations assez bien séparés dans le premier plan factoriel de l'ACR (Figure 78).



**Figure 78. Projection dans le premier plan factoriel de l'ACR des agrégations de macronecton de sub-surface et des groupes de variables décrivant leur structure globale dans le plan vertical (flèches en gris). Les agrégations sont identifiées par une lettre indiquant leur appartenance à une phase nyctémérale ; D : jour, N : nuit. L'appartenance aux groupes issus de la CKM est indiquée par des couleurs différentes. Les groupes de variables de la matrice X sont représentés en bleu.**

Les corrélations entre les variables de  $\hat{Y}$  dans le premier plan factoriel sont très semblables à celles décrites pour l'ACR réalisée sur l'ensemble des agrégations de macronecton et le détail de leur composition ne sera donc pas présenté. Le groupe de variables de  $\hat{Y}$  représenté par la variable Amoy est essentiellement composé de variables morphologiques et de position, ainsi que des variables caractérisant l'énergie acoustique totale des agrégations. Le groupe représenté par la variable Vm-moy est constitué de variables caractérisant la densité et la variabilité acoustique des agrégations de sub-surface.

Le premier axe factoriel est essentiellement défini par des variables décrivant des fluctuations temporelles à l'échelle du cycle nyctéméral. La variable de  $X$  qui contribue le plus au premier plan factoriel est la phase nyctémérale représentée dans la Figure 78 par sa modalité « N » (nuit). Cette variable distingue une zone du plan factoriel située à droite d'un axe SW-NE où les agrégations de sub-surface ont été observées en majorité de nuit. Ces agrégations sont globalement de petite taille et situées près de la surface et du DCP. La modalité h12 des classes horaires (10h-14h) est logiquement négativement corrélée à la modalité N et corrélée au groupe de variables morphologiques et positionnelles représenté

par Amoy. Les agrégations de sub-surface observées en milieu de phase diurne étaient donc généralement de grande taille et situées en profondeur et loin du DCP.

Le deuxième axe factoriel est essentiellement défini par des modalités décrivant des fluctuations temporelles mensuelles. Le mois de juin 2003, toujours combiné à la classe horaire 16, est corrélé négativement au mois d'août 2003 le long du deuxième axe factoriel. On retrouve ainsi la dichotomie observée dans l'ACR précédente, avec une zone du plan factoriel située au dessus d'un axe NW-SE dans laquelle les agrégations généralement observées en juin 2003 et/ou en fin d'après midi ont une forte densité acoustique et une zone située dans la partie inférieure dans laquelle la densité acoustique est plus faible.

La CKM a permis de définir 3 groupes d'agrégations de sub-surface. Parmi ceux-ci, on retrouve globalement les 2 groupes d'agrégations distinguées dans l'ACR précédente. Nous qualifierons les agrégations observées dans chacun des groupes d'agrégations de sub-surface diurnes de type 1 et 2. Le type 1 correspond aux grandes agrégations profondes de densité moyenne et le type 2 aux agrégations plus petites de forte densité proches de la surface. Ces deux groupes sont constitués de 93% d'agrégations diurnes. Le troisième groupe est composé d'une majorité (59%) d'agrégations nocturnes de dimensions faibles situées près de la surface. On note ici que la distinction entre agrégations de sub-surface diurnes et nocturnes est moins nette qu'entre les grandes agrégations de sub-surface et les petites agrégations de surface. La variabilité temporelle de la structure des agrégations de sub-surface apparaît ici importante.

➤ **Descripteurs des catégories d'agrégations de macronecton**

Le tableau ci-dessous présente les normes des projections des descripteurs moyens des agrégations de macronecton dans le premier plan factoriel de l'ACR réalisée lors de l'analyse 1. Ces normes ont été divisées par la valeur de la norme maximale pour faciliter la comparaison (norme « relative »).

**Tableau 44. Descripteurs des agrégations de macronecton expliquant le plus de variance dans le premier plan factoriel de l'ACR. M : descripteur morphologique ; P : descripteur de position ; E : descripteur énergétique.**

<b>Descripteur global</b>	<b>Norme relative</b>	<b>Type</b>
Pmoy	1.00	M
Amoy	0.99	M
Wmoy	0.99	M
Nmoy	0.97	M
Zmax-moy	0.95	P
BZmoy	0.93	P
Hmaxavg	0.90	M
dDCPmoy	0.78	P
Zmin-moy	0.77	P
sv-moy	0.72	E
Sag-moy	0.65	E
Vm-moy	0.64	E
Nsu-moy	0.58	M
VCVmoy	0.58	E
Emoy	0.36	M

Les descripteurs contribuant à expliquer le plus de variance (i.e. dont la norme est élevée) sont essentiellement des descripteurs de la morphologie et de la position verticale des agrégations (en grisé dans le tableau).

Les valeurs moyennes et les écart-types de ces descripteurs ont été calculés pour 4 types d'agrégations de macronecton : les agrégations de surface observées uniquement pendant la période diurne (analyse 1) et les trois types d'agrégations de macronecton de sub-surface identifiés à l'occasion de l'analyse 1' (Tableau 45).

**Tableau 45. Descripteurs acoustiques des types d'agrégations de macronecton identifiés autour de DCP ancrés en Martinique. N désigne le nombre de prospections acoustiques au cours desquelles chaque type a été observé.**

Descripteurs acoustiques	Agrégations de sub-surface diurnes de type 1 (N=26)		Agrégations de sub-surface diurnes de type 2 (N=18)		Agrégations de sub-surface nocturnes (N=17)		Agrégations de surface diurnes (N=10)	
	Moyenne	<i>E. type</i>	Moyenne	<i>E. type</i>	Moyenne	<i>E. type</i>	Moyenne	<i>E. type</i>
Largeur (m)	133	28	67	22	69	29	24	24
Hauteur maximum (m)	64	15	35	11	46	17	14	14
Elongation	2.3	0.5	2.2	0.8	1.8	0.7	2.6	2.6
Aire (m <sup>2</sup> )	728	499	210	152	104	36	21	21
Périmètre (m)	3 339	1 898	777	404	625	282	108	108
Nombre de pixels dans le banc	2 888	1 584	826	463	524	191	134	134
Nombre de bancs acoustiques	6	2	4	2	6	2	3	3
Distance du barycentre au DCP (m)	94	34	54	13	51	21	36	36
Profondeur du barycentre (m)	63	11	36	9	54	14	24	24
Profondeur minimum (m)	37	10	24	7	36	12	18	18
Profondeur maximum (m)	102	13	59	14	82	20	32	32
Energie acoustique totale ( $\sigma_{ag}$ en m <sup>2</sup> )	5.62E-03	3.80E-03	4.28E-03	3.40E-03	9.99E-04	3.58E-04	2.66E-04	2.66E-04
Indice de réverbération de volume ( $S_v$ en dB ref.1 m <sup>-1</sup> )	-43		-41		-43		-45	
Energie moyenne des pixels ( $V$ )	2.52E-03	3.32E-04	3.58E-03	6.91E-04	2.61E-03	4.32E-04	2.83E-03	2.83E-03
Coefficient de variation de l'énergie des pixels	50%	6%	58%	10%	40%	7%	40%	40%

**Les agrégations de sub-surface diurnes de type 1** sont caractérisées par des dimensions importantes (133 m de large sur 64 m de haut en moyenne). Chaque agrégation est composée en moyenne d'un nombre élevé de bancs acoustiques (6). Le barycentre de ces agrégations est situé relativement loin du DCP (94 m) et en profondeur (63 m) par rapport aux autres types d'agrégations. Les agrégations de sub-surface diurnes de type 1 couvrent la plus grande gamme de profondeur (de 37 à 102 m). Leur densité acoustique et leur hétérogénéité interne sont moyennes, comparable aux agrégations nocturnes. Ce type d'agrégation a été observé lors de tous les legs, essentiellement de 6h à 14h.

**Les agrégations de sub-surface diurnes de type 2** sont caractérisées par des dimensions relativement réduites, comparables à celles des agrégations nocturnes, mais avec un nombre plus faible de sous unités. Leur densité acoustique et leur hétérogénéité interne sont les plus élevées parmi les types d'agrégations de macronecton identifiées. Ces agrégations ont été observées relativement près de la surface pour des agrégations de sub-

surface (profondeur moyenne du barycentre : 36 m). Ce type d'agrégation a été observé lors de presque tous les legs, essentiellement en fin d'après midi (14h-18h).

La morphologie et la position des **agrégations de sub-surface nocturnes** sont assez similaires aux agrégations de sub-surface diurnes de type 2. Leur densité acoustique et leur hétérogénéité interne sont cependant plus faibles.

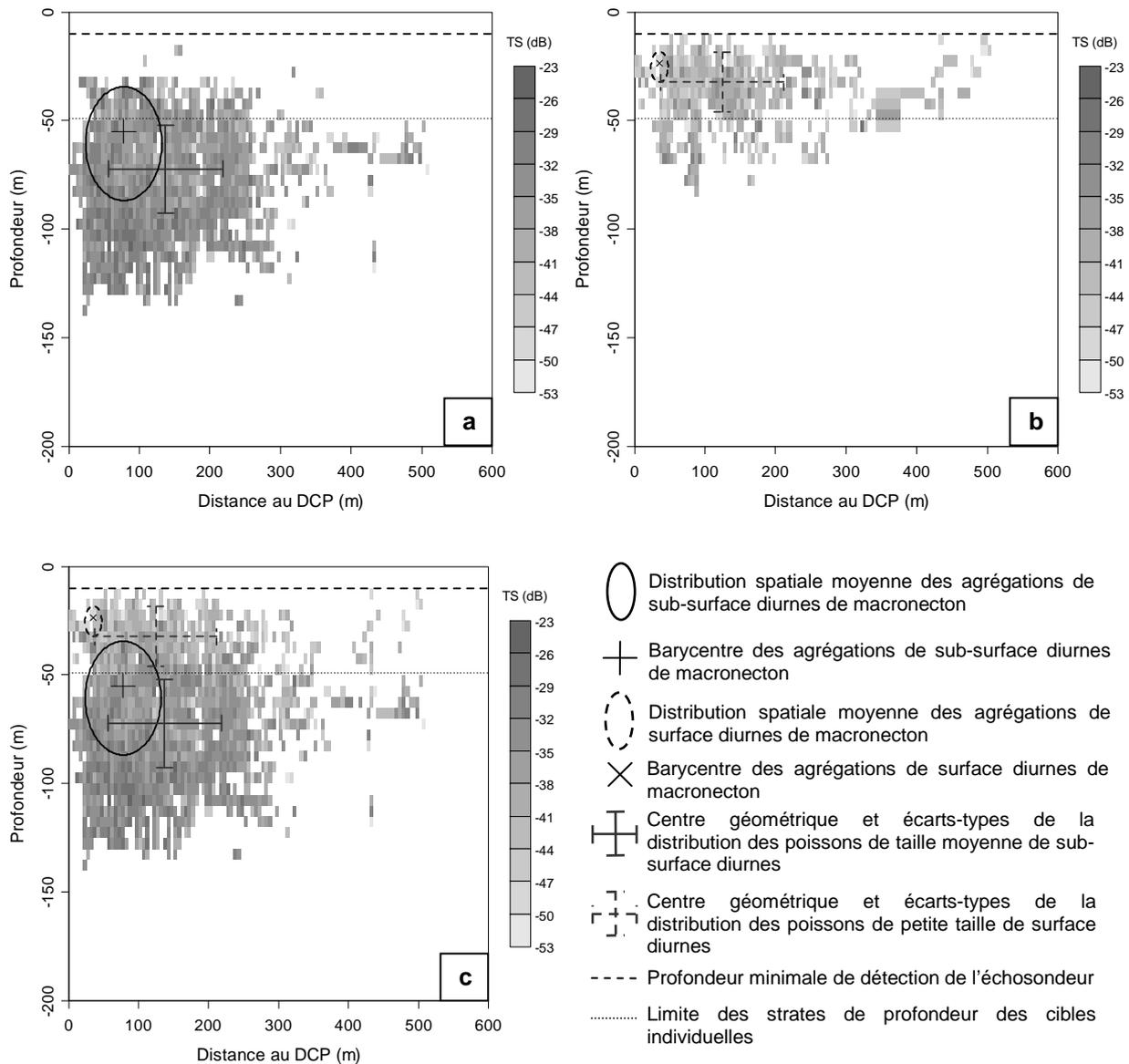
Les dimensions des **agrégations de surface diurnes** sont les plus faibles parmi les types d'agrégations définis autour des DCP ancrés en Martinique (24 m de large, 14 m de haut en moyenne). Leur barycentre est situé très près de la tête du DCP (36 m en moyenne), à une profondeur faible (24 m). Leur densité acoustique moyenne est la plus faible parmi les types d'agrégations définis. Ces agrégations ont été détectées exclusivement de jour autour du DCP SP au cours des 4 campagnes analysées. Elles ont également été observées autour du DCP CARLA dans la suite des campagnes.

### ➤ **Bilan**

- L'ACR testant les effets des types qualitatifs d'agrégation de macronecton et des descripteurs spatio-temporels des prospections acoustiques sur la classification des agrégations a permis de valider et préciser la typologie qualitative des agrégations et tester la robustesse de la typologie quantitative dans l'espace et dans le temps.
- Les variables qui contribuaient le plus à expliquer la variabilité de la structure des agrégations de macronecton étaient par ordre d'importance décroissant : l'appartenance à un type qualitatif de macronecton, le cycle nyctéméral et des effets horaires et saisonniers combinés.
- La classification en espace réduit des descripteurs quantitatifs des agrégations de macronecton a reproduit la dichotomie entre agrégations de surface et sub-surface obtenue lors de la classification visuelle. La pertinence de la classification visuelle a ainsi été validée quantitativement.
- La classification en espace réduit des agrégations de sub-surface a mis en évidence des différences de structure entre les agrégations de jour et de nuit et au sein des agrégations diurnes. Les types d'agrégations de macronecton ainsi définis sont apparus globalement stables dans le temps et l'espace à l'échelle des campagnes étudiées.

- **Comparaison acoustique de la distribution du macronecton agrégé et dispersé**

Les TS des poissons de taille moyenne de sub-surface et des poissons de petite taille de surface ont été moyennés par cellules de 5 m X 5 m dans le plan vertical et représentés avec la position de leur centre géographique et les descripteurs de leur extension verticale et horizontale moyenne (Figure 79). Les distributions moyennes des agrégations de surface et sub-surface diurnes ont été représentées sur les mêmes figures, sous la forme d'ellipses dont les axes principaux sont égaux à la dispersion horizontale et verticale moyenne des agrégations (Figure 79). Les agrégations de sub-surface diurnes de type 1 et 2 ont été regroupées en un seul type d'agrégation de sub-surface diurne dans cette analyse globale. Aucune différence saisonnière majeure n'ayant été mise en évidence dans la distribution spatio-énergétique des cibles individuelles (cf. 3.2.3.2), la distribution spatiale moyenne des cibles individuelles a été calculée à partir des TS détectés lors de l'ensemble des campagnes.



**Figure 79. Comparaison des distributions spatiales du macronecton agrégé et dispersé autour de DCP ancrés en Martinique ; a) distribution spatiale du macronecton agrégé et dispersé en sub-surface ; b) distribution spatiale du macronecton agrégé et dispersé en surface; c) distribution spatiale du macronecton agrégé et dispersé.**

Les barycentres des petites agrégations de surface étaient situés au dessus de la limite des strates de profondeur des cibles individuelles définies par régression en arbre (cf. § 3.2.3.2) lors de toutes les prospections acoustiques réalisées. Les agrégations de surface ont donc toujours été observées dans la strate bathymétrique où étaient distribués majoritairement les poissons de petite taille de surface.

Les tests appariés de Wilcoxon n'ont mis en évidence aucune différence significative entre les paramètres décrivant la distribution spatiale des agrégations et des poissons de petite taille de surface (Tableau 46). Cependant, la distance du centre géographique au DCP des poissons de petite taille dispersés en surface et leur extension horizontale étaient significativement supérieures à celles des agrégations de surface.

**Les agrégations de surface étaient donc manifestement composées d'une majorité de poissons de petite taille qui étaient distribués dans la même strate de**

profondeur superficielle. Ces poissons étaient également distribués horizontalement au-delà des limites moyennes de l'agrégation de surface.

**Tableau 46. Résultats des tests appariés de Wilcoxon comparant les distributions spatiales moyennes du macronecton agrégé et dispersé ; « > » : descripteur du macronecton dispersé significativement supérieur au descripteur du macronecton agrégé, « < » : descripteur du macronecton dispersé significativement inférieur au descripteur du macronecton agrégé, « X » : pas de différence significative entre les descripteurs. Tous les résultats étaient hautement significatifs ( $p < 10^{-3}$ ).**

Catégorie de cible individuelle	Type d'agrégation	Profondeur du centre	Extension verticale	Distance du centre au DCP	Extension horizontale
Poissons de taille moyenne de sub-surface	Agrégation de sub-surface diurne	>	<	>	X
Poissons de petite taille de surface	Agrégation de surface diurne	X	X	>	>

Les barycentres des agrégations de sub-surface diurnes étaient situés en dessous de la limite des strates bathymétriques des cibles individuelles i.e. dans la strate des poissons de taille moyenne de sub-surface dans 62 % des prospections.

Le centre géographique des poissons dispersés de taille moyenne de sub-surface était situé significativement plus profond et plus loin du DCP que le barycentre des agrégations de sub-surface (Tableau 46). L'extension verticale de la distribution spatiale des poissons dispersés de taille moyenne était cependant significativement inférieure à celle des agrégations de sub-surface (Tableau 46).

**Les agrégations de macronecton de sub-surface étaient donc manifestement composées d'une majorité de poissons de taille moyenne, car ces poissons étaient globalement distribués dans la strate bathymétrique de l'agrégation. Les agrégations de sub-surface couvraient cependant une gamme de profondeur supérieure à celle des poissons de taille moyenne dispersés et incluaient potentiellement des poissons de petite taille de surface dans leur partie supérieure (cf. par exemple la première section verticale des agrégations de la Figure 74).**

**En résumé, la comparaison quantitative à échelle mensuelle de la distribution spatiale du macronecton agrégé et dispersé diurne a permis de valider numériquement les hypothèses émises à l'échelle annuelle sur la composition des agrégations de macronecton.** Les résultats de cette comparaison mettent de plus en évidence le fait que les limites entre les agrégations de macronecton définies à partir de l'analyse quantitative des descripteurs des bancs acoustiques ne sont pas absolues. Un chevauchement et vraisemblablement un mélange d'espèces et de classes de taille peuvent ainsi se produire à la frontière entre les agrégations diurnes de surface et de sub-surface dans ce système dynamique. La distribution spatiale du macronecton dispersé inclut de manière générale les agrégations de macronecton, qui apparaissent entourées d'un nuage de poissons dispersés.

➤ **Détermination de la densité absolue au sein des agrégations de macronecton**

Les densités absolues des agrégations diurnes de surface et sub-surface ont été calculées en utilisant respectivement les TS moyens des poissons de petite taille de surface et des poissons de taille moyenne de sub-surface. La densité absolue des agrégations de

sub-surface nocturnes a été calculée en utilisant le TS moyen des cibles individuelles détectées de nuit : -40.3 dB. Les résultats sont présentés dans le tableau ci-dessous :

**Tableau 47. Densités absolues estimées au sein des agrégations de macronecton observées autour de DCP ancrés en Martinique.**

	<b>Agrégations diurnes de sub-surface type 1</b>	<b>Agrégations diurnes de sub-surface type 2</b>	<b>Agrégations nocturnes de sub-surface</b>	<b>Agrégations diurnes de surface</b>
Indice de réverbération de volume de l'agrégation (Sv en dB ref.1 m <sup>-1</sup> )	-43	-41	-43	-45
TS moyen au sein de l'agrégation (dB ref. 1 m <sup>2</sup> )	-36	-36	-40	-43
Densité absolue moyenne au sein de l'agrégation (nb. de poissons m <sup>-3</sup> )	0.20	0.32	0.48	0.64

- **Composition et comportement des agrégations de macronecton caractérisées par acoustique à partir des observations de vidéo sous-marine**
  - **Composition des agrégations de macronecton observées en vidéo-sous marine**

Sur les 12h30 d'enregistrements vidéo réalisés de mai à août 2003, 2h40 présentaient des séquences exploitables (i.e. avec observation d'un nombre significatif de poissons et permettant l'identification des groupes d'espèces). L'efficacité d'échantillonnage, i.e. la durée des séquences exploitables rapportée à la durée d'observation totale était donc de 21 %. Les observations vidéo ont permis d'observer un nombre significatif de poissons en avril/mai, juillet et août 2003. En juin 2003, la très forte turbidité n'a pas permis de réaliser un nombre suffisant d'observations de bonne qualité. Le profondimètre n'ayant été installé sur la caméra que durant la campagne d'août 2003, des estimations de la profondeur des poissons présentées ici ne proviennent que de 6 prospections acoustiques réalisées durant cette campagne (Tableau 48).

**Le principal groupe d'espèce observé en vidéo sous-marine était des thons noirs et/ou albacores distribués en sub-surface.** Un total de 1 h 45 d'enregistrement a ainsi été réalisé, soit 66% de la durée des observations exploitables. Ces thonidés ont été observés en positionnant la caméra à une profondeur moyenne de 68 m, i.e. dans la strate bathymétrique des agrégations de macronecton de sub-surface observées en acoustique, (Tableau 48). Les observations de thonidés ont été réalisées en majorité en début de matinée (30 % de la durée des observations a été réalisée entre 7 et 8 h) et dans l'après-midi (60 % de la durée des observations a été réalisée entre 14 et 15 h).

**Tableau 48. Profondeur moyenne des groupes d'espèces observées lors des prospections vidéo autour de DCP ancrés en Martinique d'avril à août 2003.**

Catégorie de macronecton	Nombre de séquences	Durée totale des séquences	Profondeur moyenne d'observation	Ecart-type de la profondeur d'observation
Extranatants (Carangidés)	3	00:12	15	9
Circumnatants (Thonidés)	22	00:18	68	16

Le second groupe d'espèce le plus couramment observé était un groupe d'extranatants composé d'une majorité de carangues (*C. crysos*) parfois mélangé à des coureurs arc en ciel (*E. bipinulatta*). Ces extranatants étaient distribués près de la surface, dans la strate bathymétrique des agrégations de surface (profondeur moyenne : 15 m) et ont été observés durant un total de 45 minutes. Des thonidés similaires à ceux identifiés en sub-surface ont été très rarement observés dans la même strate bathymétrique que les extranatants (6 minutes en tout lors d'une seule prospection).

En résumé, les observations vidéo sous-marines ont confirmé la présence autour des DCP ancrés de deux communautés d'espèces stratifiées verticalement. Un groupe d'extranatants dominés par de petits carangidés a été observé près de la surface. Ces poissons doivent produire des TS faibles et constituer l'essentiel de la petite agrégation observés en acoustique dans cette strate bathymétrique superficielle. Un groupe de circumnatants composé de thonidés a été fréquemment observé en sub-surface. Ces poissons doivent produire les TS moyens et constituer l'essentiel de l'agrégation diurne observés en acoustique en sub-surface.

#### ➤ **Traits comportementaux observés en vidéo sous-marine**

Le comportement des extranatants était manifestement modifié par la caméra et les observations n'ont donc pas permis d'observer de trait comportemental particulier.

En revanche, lorsque les thons de sub-surface n'évitaient pas activement la caméra, ils semblaient assez indifférents vis-à-vis du système vidéo et des traits comportementaux intéressants ont pu être observés. **Les thons de sub-surface adoptaient deux comportements de nage principaux :**

- **une nage passive sans battement de queue et avec les nageoires pectorales écartées lorsque les thons perdaient de l'altitude du fait de leur flottabilité négative ;**
- **une nage active vers la surface avec des battements de queue rapides.**

Chacune de ces phases de nage était généralement ponctuées d'un demi-tour rapide. L'angle des trajectoires ascendantes et descendantes variait avec l'état d'« agitation » des poissons : les thons très actifs suivaient des trajectoires presque verticales avec les nageoires pectorales très près du corps, alors que les thons moins actifs suivaient des trajectoires plus horizontales. Des comportements de prédation ont également été observés, surtout en fin de journée : des thons qui planaient lentement accéléraient brutalement vers la surface afin d'avalier ce qui semblait être une particule de micronecton.

- **Bilan**

- Les agrégations de surface et sub-surface étaient majoritairement composées des poissons dont les TS avaient été enregistrés dans la même strate bathymétrique.
- **Les observations vidéo sous-marines ont permis de confirmer que les agrégations de surface étaient composées essentiellement de carangidés extranants de petite taille et que les agrégations de sub-surface étaient composées majoritairement de thonidés de taille moyenne.**
- Les limites des types d'agrégation ne sont pas absolues : un mélange entre les deux classes de tailles de poissons doit cependant se produire dans la partie supérieure des agrégations de sub-surface, ce qui traduit le dynamisme de la structure des agrégations.
- Des estimations de la densité absolue au sein des agrégations ont pu être dérivées de l'analyse conjointe du macronecton agrégé et dispersé.

#### **3.3.4.4. Discussion**

- **Référencement géographique des holons du système [DCP ancré - macronecton - environnement - pêche]**

La méthode employée pour reconstituer les positions réelles des bancs acoustiques détectés dans un référentiel centré sur la tête du DCP s'est avérée efficace, même en cas de dérive rapide et de brusques changements de direction de la tête du DCP. Elle pourrait manifestement être appliquée à l'étude de dispositifs plus mobiles comme des DCP dérivants. Malgré l'efficacité de la méthode de correction de la position des barycentres des bancs acoustiques par rapport à la tête du DCP, l'estimation de la distance du barycentre des agrégations de macronecton moyenne au DCP demeure peu précise. Cette position est en effet obtenue à partir des moyennes successives des distances au DCP des bancs acoustiques puis des sections verticales d'agrégations pondérées par l'énergie acoustique des objets acoustiques, ce qui dégrade vraisemblablement la précision de l'estimation finale.

Les positions des cibles individuelles sont également entachées d'une incertitude importante, car elles ont été reconstituées à partir des positions moyennes de la tête du DCP entre 2 prospections en étoile. La cohérence des distances moyenne au DCP des types de macronecton agrégé et dispersé indique cependant que leurs positions relatives dans le plan horizontal sont valables.

- **Application de l'écho-intégration par banc aux agrégations de macronecton observées autour de DCP ancrés en Martinique**

Jusqu'à présent, la distribution spatiale et la densité des agrégations comprenant des poissons situés trop près les uns des autres pour être résolus comme des cibles acoustiques individuelles avaient été estimés autour de DCP par écho-intégration par couche (Josse *et al.*, 2000; Doonan *et al.*, 2003). Comme nous l'avons vu au § 3.3.3.1, la sélection des échos acoustiques utilisés dans l'analyse repose avec cette méthode sur la simple définition d'un seuil minimum d'écho-intégration. Ce seuil doit être ajusté subjectivement en fonction de la distribution spatio-énergétique des espèces et classes de taille d'intérêt et de leur environnement acoustique (pour une discussion sur la sélection du seuil minimal d'écho-intégration par couche dans le contexte des DCP ancrés, voir par exemple Josse *et al.*, 1999). Dans le cas des agrégations de macronecton observées autour des DCP ancrés en Martinique, la présence dans les couches diffusantes de noyaux de micronecton aussi denses que certaines parties des agrégations de macronecton compliquait l'utilisation de l'écho-intégration par couche pour caractériser quantitativement ces agrégations.

**L'utilisation du module d'écho-intégration par banc du logiciel Movies+ a permis de contrôler visuellement chaque banc acoustique inclus dans l'analyse. Cette méthode a ainsi autorisé une extraction raisonnée des bancs acoustiques de macronecton des couches diffusantes environnantes.** Cette démarche d'extraction des agrégations de macronecton impose cependant de définir des paramètres d'écho-intégration par banc pour chaque prospection et est donc très demandeuse en temps. La définition des paramètres d'écho-intégration repose sur un critère visuel, ce qui peut biaiser l'estimation des dimensions des bancs acoustiques lors de l'extraction.

L'utilisation de critères visuels afin de définir des bancs acoustiques est une pratique commune en acoustique halieutique (Reid et Simmonds, 1993 ; Barange, 1994; Petitgas *et al.*, 1998 ). Une étude a été menée afin de comparer : i) les résultats de l'extraction de bancs acoustiques de petits pélagiques obtenue au moyen de différentes méthodes manuelles et plus ou moins automatisées ii) l'interprétation visuelle d'échogrammes par des experts différents (Petitgas *et al.*, 1998). Cette étude a montré que les résultats des méthodes d'extraction semi-automatiques et manuelles étaient similaires et que l'interprétation des experts était relativement proches. Les auteurs ont notamment conclu que « tous les protocoles d'extraction font appel à la subjectivité (l'expertise) des scientifiques car une sélection (visuelle) des écho-traces est nécessaire à la fin du processus » (Petitgas *et al.*, 1998).

Les bancs acoustiques que nous avons extraits ont de plus été successivement agrégés en sections verticales puis en agrégations. Nous avons donc considéré que l'erreur induite par la définition visuelle de la limite des bancs devait être négligeable dans l'évaluation finale des paramètres globaux des agrégations.

**L'autre avantage de l'écho-intégration par banc est de permettre d'étudier les poissons pélagiques grégaires à l'échelle de leur unité fondamentale d'organisation : le banc.** Là où l'écho-intégration par couche impose l'étude des poissons pélagiques grégaires à l'échelle de cellules d'échantillonnage arbitrairement définies, l'écho-intégration par banc permet de travailler à l'échelle spatiale du banc qui est généralement plus fine et plus significative en terme comportemental.

De nombreuses études acoustiques monofréquentielles utilisant des algorithmes d'extraction de bancs acoustiques ont ainsi été réalisées afin de d'identifier les espèces composant des bancs de petits poissons pélagiques (Rose et Leggett, 1988; Nero et Magnuson, 1989; Nero *et al.*, 1990; Richards *et al.*, 1991; Reid et Simmonds, 1993; Barange, 1994; Diner *et al.*, 1994; Haralabous et Georgakarakos, 1996; Scalabrin *et al.*, 1996). A notre connaissance, notre étude est la première dans laquelle un algorithme d'écho-intégration par banc est utilisé afin de caractériser quantitativement des agrégations de grands poissons pélagiques.

- **Classification des bancs acoustiques**

**L'échelle spatiale d'analyse des bancs acoustiques de macronecton isolés par écho-intégration par banc est apparue comme très importante afin d'obtenir une classification quantitative satisfaisante des structures macronectoniques observées autour de DCP ancrés.** L'analyse des descripteurs des bancs acoustiques et des sections verticales d'agrégations n'a pas permis de regrouper ces objets acoustiques dans des groupes homogènes. L'échec de ces classifications peut s'expliquer par le fait que les bancs acoustiques et les sections d'agrégations sont des structures artificielles, définies l'une par les paramètres d'écho-intégration par banc et l'autre par la position des agrégations échantillonnées par rapport au parcours d'échantillonnage. L'analyse de leurs descripteurs ne peut donc pas aboutir à une classification qui traduit des phénomènes biologiques sous-jacents. En d'autres termes, notre analyse a montré que la variabilité des descripteurs acoustiques des bancs et des sections verticales d'agrégations était trop importante pour permettre de les classer.

La définition des limites des holons de macronecton obtenue à partir de la classification visuelle des bancs acoustiques en sections verticales d'agrégations et du calcul de descripteurs globaux des agrégations est en revanche cohérente avec les limites des holons de macronecton définis à partir de l'analyse des cibles individuelles et des données de vidéo sous-marine.

La bonne correspondance des distributions spatiales des agrégations de macronecton estimées dans le plan vertical, à partir de trois méthodes indépendantes, permet de considérer que la distribution estimée traduit de façon satisfaisante les phénomènes biologiques sous-jacents. **Ce résultat est une bonne illustration de l'influence de l'échelle d'analyse et de l'utilité de disposer de données d'origines différentes afin d'identifier les échelles d'analyse pertinentes et corroborer les résultats obtenus.**

La classification visuelle des bancs acoustiques a été validée par l'ACR, qui présente l'avantage de permettre de tester statistiquement les effets de variables « environnementales » sur la classification (Legendre et Legendre, 1998). Les ACR ont également permis d'affiner la typologie visuelle des agrégations de macronecton en identifiant des groupes d'agrégation de sub-surface relativement homogènes en relation avec des phénomènes nycthémeraux et saisonniers.

Dans l'ACR, les descripteurs morphologiques contribuaient majoritairement à la définition du premier axe factoriel de la classification des agrégations de macronecton observées autour de DCP ancrés en Martinique. Des classifications en espace réduit de bancs acoustiques de différentes espèces de petits pélagiques à partir de leurs descripteurs acoustiques ont été réalisées dans différentes zones en Europe au cours de la décennie 90 (Scalabrin *et al.*, 1992; Scalabrin et Massé, 1993; Muino *et al.*, 2003). Dans ces analyses, les descripteurs morphologiques étaient également fortement corrélés et contribuaient majoritairement à définir le premier axe factoriel des classifications

La densité de nos agrégations de macronecton contribuait majoritairement à définir le second axe factoriel de nos classifications et n'était donc corrélée ni aux descripteurs morphologiques ni aux descripteurs positionnels, comme l'avaient précédemment montré différents auteurs, dans le cas des bancs acoustiques de petits pélagiques de différents stocks européens (Misund, 1993; Scalabrin et Massé, 1993; Muino *et al.*, 2003).

L'énergie acoustique totale des agrégations de macronecton autour de DCP ancrés en Martinique était fortement corrélée à leurs dimensions. Des résultats similaires avaient été obtenus avec des bancs monospécifiques de hareng en Ecosse et d'anchois ou de sardine en Grèce (Muino *et al.*, 2003). La corrélation observée entre l'énergie acoustique totale et la morphologie de nos agrégations pourrait ainsi corroborer nos conclusions sur la présence d'une espèce dominante dans la composition des agrégations de surface et sub-surface. Muino *et al.* (2003) et Scalabrin et Massé (1993) ont de plus observé que les bancs de petits pélagiques les plus denses étaient généralement situés plus près de la surface. Nous avons observé une tendance similaire avec les agrégations de thons de sub-surface autour de DCP ancrés en Martinique.

- **Descripteurs des agrégations de macronecton**

- **Influence de l'échantillonnage acoustique sur les descripteurs des agrégations**

Les strates bathymétriques superficielles situées dans la zone aveugle du sondeur, entre 0 et 10 m n'ont pas été échantillonnées en acoustique verticale. Les agrégations observées en acoustique horizontale très près de la surface n'ont donc pas pu être caractérisées quantitativement.

Au-delà de 10 m de profondeur, le volume échantillonné par l'échosondeur était proportionnel au diamètre du faisceau acoustique. La strate bathymétrique dans laquelle se trouvaient en moyenne les agrégations de surface était échantillonnée à 84 % par l'échosondeur avec le transducteur et la vitesse de prospection utilisés. La strate de profondeur dans laquelle ont été observées en moyenne les agrégations de sub-surface était située en dessous de la profondeur à laquelle les faisceaux acoustiques se chevauchent et le volume de cette strate était donc échantillonné par plus de 2 faisceaux acoustiques successifs (taux d'échantillonnage de 230 %). Les descripteurs quantitatifs des agrégations de sub-surface sont donc vraisemblablement plus représentatifs que ceux des agrégations de surface.

La comparaison de la largeur moyenne des agrégations de macronecton et du diamètre du faisceau acoustique aux profondeurs où elles ont été observées indique cependant que les agrégations occupaient en moyenne la totalité du faisceau. Les erreurs de mesure des descripteurs des agrégations induites par l'occupation incomplète du faisceau acoustique devaient donc être très limitées dans le cas des agrégations de macronecton que nous avons observées.

#### ➤ **Descripteurs morphologiques et positionnels**

Les dimensions horizontales des agrégations de macronecton observées autour de DCP ancrés en Martinique étaient plus importantes que leur dimension verticale, comme cela a été observé pour la plupart des bancs de poissons (Misund *et al.*, 1995; Ohshimo, 1996; Fréon et Misund, 1999; Muino *et al.*, 2003). Les valeurs d'élongation moyennes étaient proches de 2 pour tous les types d'agrégations de macronecton. Des valeurs d'élongations similaires avaient été observées pour des bancs de petits pélagiques (Squire, 1978; Gerlotto et Paramo, 2003).

Les dimensions et la position moyennes des agrégations de macronecton observées autour de DCP ancrés en Martinique les positionnent dans la même portion du plan vertical que les « poissons agrégés en surface » observés par Josse *et al.* (2000) autour de DCP ancrés en Polynésie Française.

Les dimensions des agrégations de surface sont du même ordre de grandeur que les dimensions des bancs de petits poissons pélagiques précédemment observés au moyen d'un échosondeur vertical (Muino *et al.*, 2003) ou d'un sonar multifaisceaux (Gerlotto et Paramo, 2003). Les dimensions moyennes de l'agrégation de thonidés de sub-surface sont en revanche de 3 à 6 fois plus importantes que les dimensions habituelles des bancs de petits pélagiques citées dans la littérature.

#### ➤ **Densité absolue des agrégations de macronecton**

Peu de références sont disponibles dans la littérature sur la densité absolue au sein de bancs ou agrégations d'organismes d'une taille supérieure à celle de petits poissons pélagiques (Pitcher et Partridge, 1979; Andreeva et Belousov, 1996).

L'analyse croisée des données acoustiques, vidéo et halieutiques suggère que la taille moyenne des poissons qui composent les agrégations de surface et sub-surface observées autour de DCP ancrés en Martinique serait respectivement environ 30 et 60 cm LF. En se basant sur ces tailles moyennes, la densité absolue au sein des agrégations de sub-surface serait de l'ordre de grandeur des densités absolues « maximales » citées par Andreeva and Belousov (1996) pour des poissons de cette taille. Ces densités absolues ne représenteraient que 4 % de la densité absolue prédite par le modèle de Pitcher and Partridge (1979), qui relie densité absolue et taille des poissons au sein d'un banc. La densité absolue des agrégations de sub-surface estimée en Martinique est de plus très proche de la densité moyenne de poissons calculée dans les cellules d'échantillonnages occupées par les « poissons agrégés de surface » autour de DCP ancrés en Polynésie par Josse *et al.* (2000).

Les densités absolues calculées au sein de l'agrégation de surface sont de l'ordre de grandeur des valeurs « typiques » de densité citées par Andreeva and Belousov (1996) pour des poissons de cette taille et représenterait seulement 2 % de la densité absolue prédite par le modèle de Pitcher and Partridge (1979).

Les valeurs de densités absolues au sein de bancs de poissons cités dans la littérature varient beaucoup en fonction de l'origine des données utilisées pour les estimer (Gerlotto *et al.*, 2005). Les densités absolues varient également de façon importante au sein d'un même banc (Cushing, 1977; Graves, 1977; Serebrov, 1984; Fréon *et al.*, 1992; Misund, 1993; Misund et Floen, 1993) et rapidement dans le temps (Misund et Floen, 1993).

Les valeurs de densité absolue au sein des agrégations de macronecton observées autour de DCP ancrés en Martinique ont été estimées sur l'ensemble de l'agrégation et en moyennant des observations réalisées au cours d'une prospection de 30 minutes. Cette méthode d'estimation a ainsi permis de lisser l'hétérogénéité spatiale interne et de réduire la variabilité temporelle. Leur ordre de grandeur est de plus comparable à celui des densités précédemment observées pour ces gammes de taille de poissons (Andreeva et Belousov, 1996). Nous considérons donc que ces valeurs doivent être assez représentatives de la densité absolue moyenne au sein d'une agrégation de macronecton mouvante agrégée autour d'un DCP.

Ces densités absolues estimées demeurent cependant largement inférieures aux prédictions du modèle de Pitcher and Partridge (1979) qui est couramment utilisé dans le cas de bancs de petits pélagiques. D'après Pitcher (1995), "*the behavioural characteristics of pelagic fish intimately reflect the type of ecological niche they have evolved to exploit*". **La différence de densité que nous avons observée entre l'agrégation de thons de sub-surface et un banc de petits poissons pélagiques pourrait donc traduire des différences de comportement agrégatif intrinsèques existant entre une agrégation de grands prédateurs apicaux et un banc de petits poissons planctonophages.** On peut ainsi supposer que les thons doivent faire face à une pression de prédation plus faible que celle que subissent de petits poissons pélagiques. La fonction anti-prédateur du banc (cf. Pitcher et Parrish, 1993) serait alors moins importante pour les thons, ce qui pourrait se traduire par une densité plus faible et donc une aptitude moins grande à développer des mouvements de nage synchronisés visant à échapper aux prédateurs. **Le terme « agrégation » (compris ici comme l'équivalent du « shoal » de Pitcher (1983)) serait alors plus approprié que le terme « banc » pour qualifier un groupe de thons.**

Il a de plus été démontré que les bancs de poissons se densifient lorsque leur vitesse de nage augmente (Partridge *et al.*, 1980; Partridge, 1981). **La densité plus faible de l'agrégation de thons de sub-surface et de l'agrégation de surface pourrait donc être également une conséquence de leur comportement statique autour du DCP.**

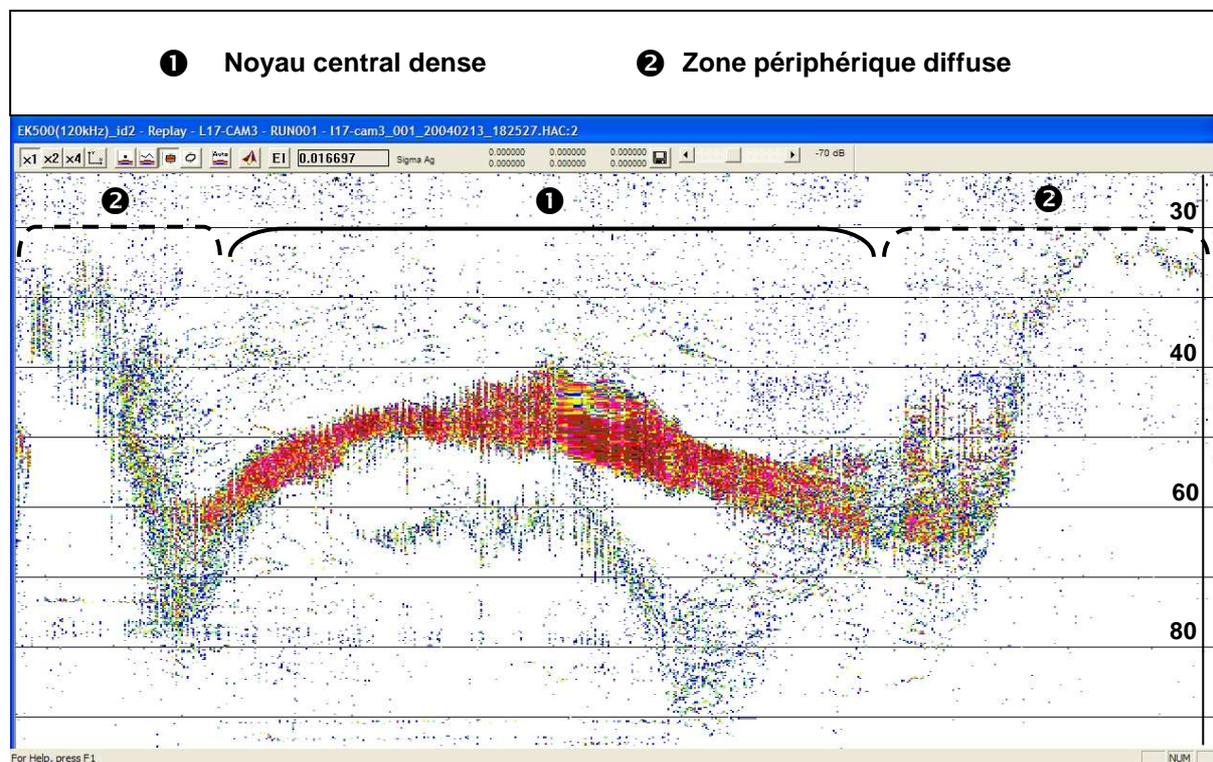
- **Etude comparative du macronecton agrégé et dispersé**

- **Combinaison écho-intégration par banc/analyse TS**

L'étude acoustique quantitative conjointe du macronecton agrégé à partir des données issues de l'écho-intégration par banc et du macronecton dispersé à partir de l'analyse des TS a permis de mettre en évidence une stratification verticale des types d'agrégations. Cette stratification concordait avec la stratification verticale des tailles des poissons individuels détectés par acoustique. Cette étude comparée à deux échelles différentes a permis d'estimer la composition en taille globale des agrégations de macronecton et d'estimer la densité absolue au sein des agrégations. La densité modérée des agrégations de macronecton a facilité cette étude comparative, en permettant de détecter un nombre significatif de cibles individuelles en bordure des agrégations lors de prospections acoustiques à très faible vitesse.

### ➤ Structure interne des agrégations de sub-surface

L'analyse comparée des distributions spatiales du macronecton agrégé et dispersé a également fourni des résultats intéressants en terme de comportement agrégatif du macronecton autour de DCP ancrés. Les agrégations de carangidés de surface et de thonidés de sub-surface étaient entourées d'un nuage de poissons dispersés, étiré dans le plan horizontal. La présence d'un noyau central dense en profondeur et de portions périphériques plus diffuses a de plus souvent été observée dans le cas des agrégations de sub-surface, ce qui leur conférait leur forme en V caractéristique (Figure 80).



**Figure 80. Echogramme 120 kHz ( $S_v$ ) d'une section verticale d'une agrégation de sub-surface réalisées lors d'une prospection vidéo en dérive très lente. Seuil de visualisation : -70 dB.**

Comme nous l'avons vu précédemment, l'existence d'une forte hétérogénéité de la densité au sein d'agrégations sociales de poissons est bien documentée chez les petits pélagiques (e.g. Fréon et Misund, 1999) et la présence de « noyaux » denses a également été décrites dans les bancs de ces espèces (Soria, 1997; Gerlotto et Paramo, 2003).

**La présence d'un noyau plus dense au sein de l'agrégation de thons de sub-surface confirme le caractère fractal de la distribution spatiale des thonidés** (cf. Fréon et Misund, 1999 ; Fréon *et al.*, 2005). L'existence d'une zone moins dense en périphérie des agrégations de thonidés de sub-surface peut être rapprochée de la « zone de confusion » de densité plus faible observée en périphérie de bancs d'anguilles. La présence de cette zone de confusion serait due à une baisse de la cohésion du banc lors de la jonction avec d'autres bancs (Pitcher et Wyche, 1983).

**La couche de poissons dispersés observée autour des agrégations de macronecton autour de DCP ancrés en Martinique pourrait être interprétée, par analogie avec cette zone de confusion, comme une zone frontière dans laquelle les poissons entrent et sortent de l'agrégation.** Cette interprétation est partiellement corroborée par le fait que des phénomènes de mélange, donc d'échanges, ont été mis en évidence à la frontière entre les agrégations de surface et de sub-surface. **Une agrégation de macronecton autour d'un DCP ancré pourrait ainsi être décrite comme un groupe**

**de poisson en équilibre dynamique, dont la structure serait partiellement maintenue par des flux entrant et sortant de poissons.** Cette hypothèse sur la dynamique agrégative du macronecton a été suggérée à l'issue de l'analyse détaillée de l'ensemble des trajectoires des pistages acoustiques d'albacores réalisés autour de DCP ancrés (Girard *et al.*, 2004).

- **Composition et comportement des agrégations de macronecton caractérisées par acoustique à partir des observations de vidéo sous-marine**

Les engins acoustiques actifs et les systèmes de vidéo sous-marine avaient jusqu'à présent été utilisés essentiellement en milieu marin à des fins de cartographie des biotopes benthiques (Foster-Smith *et al.*, 2004; Humborstad *et al.*, 2004; Brown *et al.*, 2005; Williams *et al.*, 2005), d'observation des peuplements benthiques ou démersaux (Hewitt *et al.*, 2004; Hideyuki *et al.*, 2005; Roberts *et al.*, 2005) ou d'organismes zooplanctoniques (Baamstedt *et al.*, 2003; Lawson *et al.*, 2004). **Les observations combinées des agrégations de macronecton au moyen d'un échosondeur et d'une caméra vidéo sous-marine réalisées au cours des campagnes DAUPHIN démontrent qu'il est également possible d'utiliser conjointement un échosondeur et un système de vidéo sous marine peu onéreux, afin d'étudier *in situ* des agrégations de grands poissons pélagiques autour de DCP ancrés, dans des eaux tropicales claires.**

Malgré le comportement d'évitement marqué des thonidés de sub-surface, le système vidéo utilisé a permis d'observer ces poissons lors de presque toutes les campagnes DAUPHIN. Le rapport entre la durée des séquences permettant une identification de la composition des agrégations de macronecton observées en acoustique et la durée totale des prospections vidéo sous-marine est intéressant. (20 % de la durée des enregistrements réalisés étaient utilisables). **Compte tenu de la faible quantité de captures de thons de sub-surface réalisées lors des campagnes, la vidéo sous-marine a donc suppléé efficacement aux méthodes halieutiques classiques d'identification des détections acoustiques.**

La précision de l'identification des espèces et classes de tailles par vidéo était inférieure à celle obtenue par pêches expérimentale mais, dans notre cas, la quantité de poissons échantillonnés était bien supérieure. La possibilité de déterminer la profondeur des poissons observés par vidéo sous-marine a permis de corroborer les hypothèses émises à partir de l'analyse des données acoustiques et halieutiques sur la stratification verticale des groupes de tailles et d'espèces autour des DCP ancrés en Martinique.

Le comportement de nage en dents de scie (ou « dive and glide » (Weihs, 1973)) observé en vidéo sous-marine avait été suggéré par les résultats de pistages ultrasoniques de d'albacores et de patudos en transit (Weihs, 1973 ; Carey et Olson, 1982 ; Holland *et al.*, 1990 ; Block *et al.*, 1997) et observé en aquarium chez des albacores (Block *et al.*, 1997). **Ce comportement de « dive and glide » a été observé pour la première fois dans le milieu naturel à proximité de DCP au cours des campagnes DAUPHIN.** Ce comportement de nage permettrait aux thons d'économiser leur énergie lorsqu'ils « planent » au cours de la phase de descente passive (Weihs, 1973; Holland *et al.*, 1990). Les thons agrégés autour de DCP semblent donc utiliser également cette stratégie de nage, ce qui a été confirmé par les observations acoustiques réalisées en station fixe.

Ce comportement de nage particulier pourrait de plus expliquer en partie la forme en V caractéristique des agrégations de thons de sub-surface. Les thons observés en vidéo à la périphérie de l'agrégation étaient en effet généralement en groupes peu denses et adoptaient une nage ascendante ou descendante, avec une trajectoire assez verticale, ce qui pourrait expliquer la forme de la périphérie de l'agrégation observée en acoustique (Figure 80). Les thons proches du noyau de l'agrégation étaient plus nombreux et adoptaient au contraire des trajectoires plus horizontales. **On peut ainsi supposer que la forme en V de l'agrégation pourrait résulter de la combinaison du mouvement de nage en dents**

**de scie et du mouvement circulaire classique des bancs de poissons** (e.g. Pitcher et Parrish, 1993).

### **3.3.4.5. Conclusions**

- L'étude quantitative par acoustique et vidéo sous-marine du macronecton agrégé et dispersé autour des DCP ancrés à l'échelle mensuelle a permis de valider les hypothèses émises à l'échelle annuelle sur leur structure et leur dynamique.
- **Une stratification verticale en tailles et espèces du macronecton agrégé autour des DCP ancrés en Martinique a été mise en évidence. Une petite agrégation composée essentiellement d'extranatants de petite taille a été décrite en surface, ainsi qu'une grande agrégation de thonidés de taille moyenne (60 cm LF en moyenne) en sub-surface.**
- Des corrélations similaires ont été mises en évidence entre les descripteurs acoustiques des agrégations de thonidés de sub-surface et ceux des bancs de petits pélagiques étudiés en Europe. Ce résultat révèle des similitudes entre le comportement agrégatif des petits poissons pélagiques grégaires et des thonidés de taille moyenne.
- La densité absolue au sein de l'agrégation de thons de sub-surface était plus faible que la densité théorique au sein d'un banc de petits poissons pélagiques. Cette faible densité pourrait au contraire être une caractéristique des agrégations de prédateurs apicaux, ou résulter de leur comportement statique autour du DCP.
- L'hétérogénéité interne de la densité des agrégations de thonidés de sub-surface a été mise en relation avec des phénomènes d'immigration/émigration, qui maintiendraient en partie la structure dynamique de l'agrégation.

### **3.3.5. Etude des relations entre les holons du système à échelle mensuelle**

#### **3.3.5.1. Introduction**

Après avoir réalisé successivement des typologies des holons de macronecton et de leur environnement et défini des descripteurs synthétiques de leur variabilité à l'échelle mensuelle, nous allons combiner les descripteurs des différents holons du système, afin de mettre en évidence d'éventuelles dynamiques communes.

Des variations temporelles (nycthémérales et mensuelles) de la structure des agrégations de macronecton (principalement des agrégations de thonidés de sub-surface) ont été mises en évidence lors des analyses par ACR visant à définir des types de holons de macronecton. L'objectif de ce paragraphe est de déterminer si ces variations structurelles peuvent être mises en relation avec des variations concomitantes de l'environnement des agrégations de macronecton. **La cohérence des spectres de variation de la structure des agrégations de macronecton et de leur environnement pourrait en effet indiquer l'existence d'une relation entre les différents holons et apporter des éléments sur la dynamique globale du système** (cf. Legendre et Demers, 1984).

Nous étudierons dans un premier temps les relations entre les variations de l'environnement biotique et abiotique et dans un second temps l'influence de l'environnement sur les agrégations de macronecton.

### 3.3.5.2. Matériel et méthodes

- **Etude comparée de la variabilité de la structure de l'environnement biotique et abiotique**

#### ➤ **Variables utilisées et échelle d'analyse**

L'analyse des profils courantologiques n'ayant pas abouti, l'environnement abiotique des agrégations de macronecton sera caractérisé par les seuls paramètres hydrologiques issus des profils CTD. L'analyse de ces profils a montré que l'environnement hydrologique autour des DCP était stable à l'échelle mensuelle et qu'il n'existait pas de différences significatives des structures hydrologiques entre les 2 DCP étudiés (§ 3.2.2.2). Nous avons donc utilisé les moyennes mensuelles des coordonnées principales issues de l'ACP sur les descripteurs des profils hydrologiques, afin de synthétiser la structure hydrologique verticale mensuelle. Les 4 premiers axes principaux de cette ACP expliquaient 78% de la variance totale et ont été utilisés dans cette analyse.

Des variations mensuelles et nycthémerales importantes ont été observées lors de l'analyse de la densité moyenne et de la structure verticale des couches micronectoniques. Des différences moins marquées ont également été observées entre les couches observées autour des 2 DCP ancrés étudiés (§ 3.3.3.2). Ne disposant pas systématiquement d'une évaluation acoustique des couches diffusantes pour chaque période nycthémerale étudiée autour de chacun des DCP, nous avons choisi d'utiliser des descripteurs moyens de la densité et de la structure verticale des couches. Les descripteurs de la densité des couches diffusantes étaient la moyenne et la variance du  $s_A$ . Les descripteurs de la structure verticale des couches étaient les coordonnées principales des deux premiers axes de l'ACP sur les descripteurs acoustiques de la structure verticale des couches. Ces deux axes factoriels expliquaient 78 % de la variance totale. Nous avons calculé la moyenne des valeurs de ces descripteurs pour toutes les prospections de jour et de nuit réalisées pour chaque leg.

Le Tableau 49 présente les groupes de variables qui contribuaient à la définition des axes factoriels des ACP de la structure verticale de l'environnement biotique et abiotique.

**Tableau 49. Groupes de variables contribuant aux axes principaux des ACP utilisés pour caractériser la variabilité verticale de l'environnement biotique et abiotique.**

<b>Axes principaux</b>	<b>Variables</b>	<b>Coordonnées principales moyennes</b>
SSL.PC1	Densité acoustique moyenne (10-200 m)	0.75
SSL.PC2	Densité acoustique moyenne (40-120 m)	0.35
	Densité acoustique moyenne (10-40, 120-200 m)	-0.27
SBE.PC1.1P	Oxygène (0-295m), température (45-285 m), salinité (0-295 m)	0.49
	Température (0-45 m)	-0.19
SBE.PC2.1P	Oxygène (0-295 m), salinité (0-135 m)	0.32
	Salinité (135-295 m), Température (0-295 m), profondeur couche de mélange	-0.59
SBE.PC3.1P	Température (0-165, 275-295 m), salinité (55-165, 235-295 m), oxygène (45-75, 105-295 m)	0.19
	Température (165-275 m), salinité (0-55, 165-265 m), oxygène (75-105 m), profondeur couche de mélange	-0.12
SBE.PC4.1P	Température (0-65, 175-295 m), salinité (195-255 m), oxygène (0-295 m)	0.01
	Température (65-175 m), salinité (0-195 m), profondeur couche de mélange	-0.24

La moyenne des coordonnées principales des variables de chaque groupe a été calculée, afin de quantifier la contribution du groupe à la définition des axes factoriels et les corrélations entre les groupes. Le Tableau 50 synthétise les descripteurs de l'environnement utilisés.

**Tableau 50. Descripteurs des environnements biotique et abiotique utilisés dans l'analyse des relations au sein du système à l'échelle mensuelle.**

Catégorie	Code	Description
<i>Environnement biotique : densité micronectonique globale</i>	sAmD	Moyenne du $s_A$ moyen de toutes les prospections de jour d'un leg
	sAvarD	Moyenne de la variance du $s_A$ de toutes les prospections de jour d'un leg
	sAmN	Moyenne du $s_A$ moyen de toutes les prospections de nuit d'un leg
	sAvarN	Moyenne de la variance du $s_A$ de toutes les prospections de nuit d'un leg
<i>Environnement biotique : ACP sur la structure verticale moyenne des couches diffusantes</i>	SSLD.PC1	Moyenne des coordonnées le long du 1 <sup>er</sup> axe factoriel de toutes les prospections acoustiques de jour d'un leg
	SSLD.PC2	Moyenne des coordonnées le long du 2 <sup>ème</sup> axe factoriel de toutes les prospections acoustiques de jour d'un leg
	SSLN.PC1	Moyenne des coordonnées le long du 1 <sup>er</sup> axe factoriel de toutes les prospections acoustiques de nuit d'un leg
	SSLN.PC2	Moyenne des coordonnées le long du 2 <sup>ème</sup> axe factoriel de toutes les prospections acoustiques de nuit d'un leg
<i>Environnement abiotique : ACP sur la structure verticale moyenne des profils CTD</i>	SBE.PC1	Moyenne des coordonnées le long du 1 <sup>er</sup> axe factoriel de tous les profils d'une campagne
	SBE.PC2	Moyenne des coordonnées le long du 2 <sup>ème</sup> axe factoriel de tous les profils d'une campagne
	SBE.PC3	Moyenne des coordonnées le long du 3 <sup>ème</sup> axe factoriel de tous les profils d'une campagne
	SBE.PC4	Moyenne des coordonnées le long du 4 <sup>ème</sup> axe factoriel de tous les profils d'une campagne

➤ **Méthode d'analyse**

Une matrice a été créée avec en lignes les 7 legs réalisés d'avril à août 2003 et en colonnes les 12 descripteurs moyens de l'environnement biotique et abiotique présentés dans le Tableau 50. Nous avons appliqué sur la transformée logarithmique de cette matrice une ACP suivie d'une CKM afin de classer les legs en fonction des descripteurs de l'environnement biotique et abiotique.

- **Etude de l'influence de la variabilité de la structure de l'environnement biotique et abiotique sur la structure des agrégations de thonidés de sub-surface**

➤ **Variables utilisées et échelle d'analyse**

L'agrégation de thonidés de sub-surface est le seul type d'agrégation à avoir été observé de jour et de nuit lors de quasiment toutes les prospections acoustiques. Sa

composition en espèces et tailles est de plus apparue relativement stable au cours de la période étudiée. Nous avons donc supposé que les variations de la structure de cette agrégation devaient essentiellement traduire des phénomènes d'adaptation aux changements de son environnement. Nous avons donc choisi d'étudier l'influence de l'environnement uniquement sur les descripteurs de la structure des agrégations de thonidés de sub-surface.

Les variables utilisées pour caractériser la structure de ces agrégations étaient les descripteurs acoustiques utilisés pour définir la typologie des agrégations de macronecton (cf. § 3.3.4). Une matrice **Y** a été créée avec en ligne chaque agrégation de thonidés de sub-surface observée lors d'une prospection acoustique et en colonnes leurs descripteurs acoustiques.

Les descripteurs de l'environnement biotique et abiotique de chaque leg ont été regroupés dans une seconde matrice de variables auxiliaires **X**. Les descripteurs de l'environnement ont ainsi été dupliqués afin que le nombre de lignes de la matrice **X** soit égal au nombre de lignes de la matrice **Y**. Des colonnes contenant des variables factorielles codées en modalités indiquant autour de quel DCP la prospection acoustique avait été réalisée et à quelle période temporelle ont été ajoutées à la matrice **X** (Tableau 51).

**Tableau 51. Variables de la matrice X décrivant l'environnement des agrégations de thonidés de sub-surface. Type : C = variable continue ; M = variable factorielle codée en modalités**

Code	Description	Type
sAmD	Moyenne du $s_A$ moyen de toutes les prospections de jour d'un leg	C
sAvarD	Moyenne de la variance du $s_A$ de toutes les prospections de jour d'un leg	C
sAmN	Moyenne du $s_A$ moyen de toutes les prospections de nuit d'un leg	C
sAvarN	Moyenne de la variance du $s_A$ de toutes les prospections de nuit d'un leg	C
SSLD.PC1	Moyenne des coordonnées le long du 1 <sup>er</sup> axe factoriel de toutes les prospections acoustiques de jour d'un leg	C
SSLD.PC2	Moyenne des coordonnées le long du 2 <sup>ème</sup> axe factoriel de toutes les prospections acoustiques de jour d'un leg	C
SSLN.PC1	Moyenne des coordonnées le long du 1 <sup>er</sup> axe factoriel de toutes les prospections acoustiques de nuit d'un leg	C
SSLN.PC2	Moyenne des coordonnées le long du 2 <sup>ème</sup> axe factoriel de toutes les prospections acoustiques de nuit d'un leg	C
SBE.PC1	Moyenne des coordonnées le long du 1 <sup>er</sup> axe factoriel de tous les profils d'une campagne	C
SBE.PC2	Moyenne des coordonnées le long du 2 <sup>ème</sup> axe factoriel de tous les profils d'une campagne	C
SBE.PC3	Moyenne des coordonnées le long du 3 <sup>ème</sup> axe factoriel de tous les profils d'une campagne	C
SBE.PC4	Moyenne des coordonnées le long du 4 <sup>ème</sup> axe factoriel de tous les profils d'une campagne	C
DCP	DCP où a eu lieu la prospection	M
hclass4	Classe horaire de 4 heures : 0 = 22-2h ; 4 = 2-6h ; 8 = 6-10h ; 12 = 10-14h ; 16 = 14-18h	M
DNI	Phase nyctémérale : D = jour, N = nuit	M
D	Identifiant de la campagne mensuelle : D03 à D06	M

La matrice **X** contient à la fois des variables continues caractérisant de façon numérique les variations de l'environnement des agrégations de thons de sub-surface et des variables factorielles, qui désignent des strates temporelles entre lesquelles peuvent se produire des variations mais dont l'origine n'est pas explicitée.

### ➤ **Méthode d'analyse**

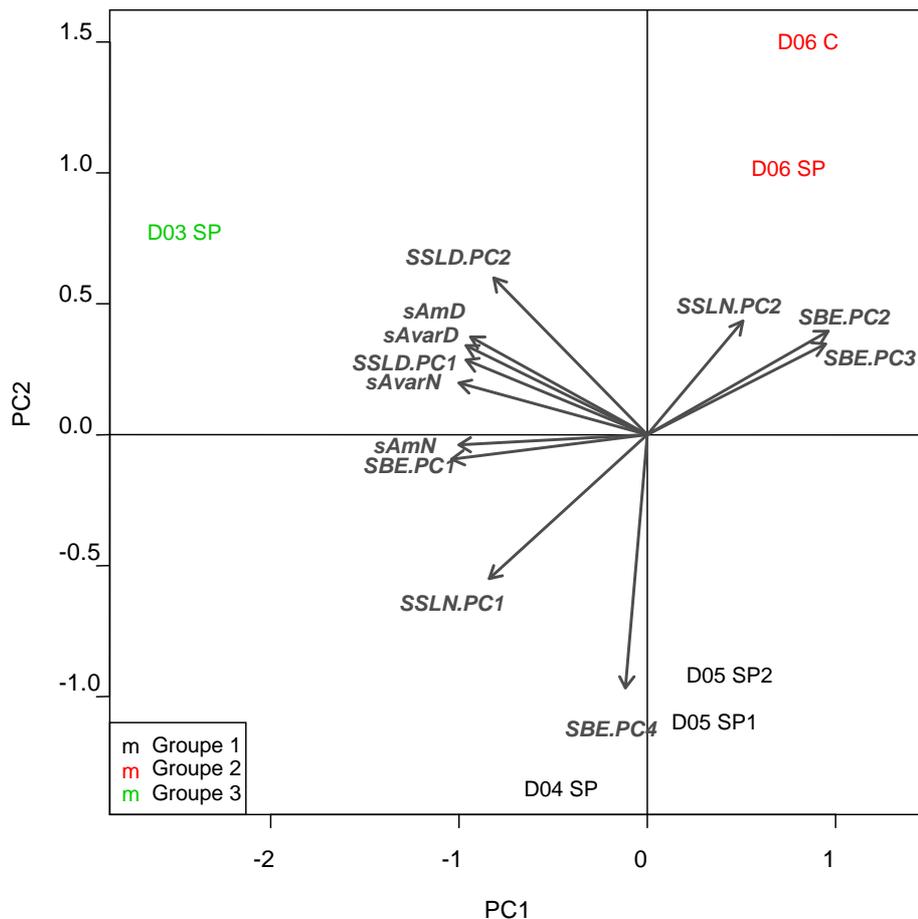
Nous avons vu au § 3.3.4 que les variables factorielles temporelles et implicites de la matrice **X** pouvaient décrire une part de la variabilité de la structure des agrégations de thons de sub-surface au travers d'une relation linéaire. L'objectif est ici de déterminer si certaines des variables numériques explicites du Tableau 51 peuvent se substituer aux variables factorielles implicites dans un modèle linéaire reliant **Y** et **X** et permettre ensuite de classer de façon pertinente les agrégations de thons de sub-surface. Si tel est le cas, une relation pourrait être établie entre les compartiments de l'environnement décrits par les variables numériques de **X** et la structure des agrégations de thons de sub-surface. Nous avons appliqué la méthode d'analyse suivante :

- i) **sélection des variables de X** : une ACR a d'abord été réalisée avec le modèle linéaire complet contenant toutes les variables de **X**. La significativité et la part de la variance de **Y** expliquée par chacune des variables de **X** ont ensuite été testées et comparées en réalisant des ACR successives, avec comme variable explicative chaque variable de **X** prise individuellement. Les variables non significatives ont été éliminées du modèle ;
- ii) **sélection du modèle linéaire le plus parcimonieux** : nous avons ensuite appliqué une ACR sur **Y** avec toutes les variables de **X** sélectionnées à l'étape i). Des modèles plus parcimonieux ont été testés en combinant les variables **X** et en réalisant des ACR/CKM. Les effets sur la variance expliquée et la classification des prospections de l'inclusion et de la permutation des différents termes dans les modèles ont été testés. En régression linéaire multiple, les termes sont en effet testés successivement dans l'ordre d'apparition dans la formule (Draper et Smith, 1981) et cet ordre peut donc modifier les résultats de l'ACR, notamment la contribution des variables de **X** aux plans factoriels. Le modèle linéaire significatif reliant **Y** et **X** le plus parcimonieux et contenant le maximum de variables numériques de **X** a ainsi été sélectionné ;
- iii) **ACR et CKM** : une CKM a été appliquée sur les coordonnées principales obtenues dans l'ACR avec le modèle le plus parcimonieux. La contribution de chacune des variables à la variance expliquée a été évaluée par ACR partielles. Les corrélations entre les variables de **Y** et **X** ont été étudiées comme dans les ACR précédentes. La classification des agrégations de thons de sub-surface dans le premier plan factoriel a ensuite été comparée à celle obtenue au § 3.3.4.

### **3.3.5.3. Résultats**

- **Etude comparée de la variabilité de la structure de l'environnement biotique et abiotique**

Les 2 premiers axes factoriels de l'ACP sur les descripteurs numériques de l'environnement biotique et abiotique expliquaient 90 % de la variabilité totale. La CKM a abouti à distinguer 3 groupes de legs temporellement proches et bien séparés dans le premier plan factoriel (Figure 81).



**Figure 81. Projection dans le premier plan factoriel de l'ACP des legs caractérisés par les variables décrivant la structure de l'environnement (flèches en gris). Les legs sont identifiés par une lettre indiquant le code de la campagne et une lettre identifiant le DCP. L'appartenance aux groupes issus de la CKM est indiquée par des couleurs différentes.**

Le premier groupe est composé des legs réalisés autour du DCP SP en juin et juillet 2003. L'environnement hydro-biologique qui régnait autour du DCP à cette période est essentiellement caractérisé par une salinité de surface faible (SBE.PC4) et dans une moindre mesure par des couches diffusantes nocturnes denses (SSLN.PC1). **Ce climat hydro-biologique a été observé lors de l'incursion du panache de l'Amazonie dans la zone des Petites Antilles.**

Les descripteurs de l'environnement abiotique SBE.PC2 et SBE.PC3 sont corrélés positivement aux descripteurs de la structure nocturne des couches nocturnes SSLN.PC2 et négativement au descripteur SSLN.PC1. Ils définissent le deuxième groupe de legs caractérisé par une salinité en surface élevée et des couches diffusantes nocturnes relativement peu denses, sauf en sub-surface (40-120 m). **Ce type d'environnement hydrologique a été observé en août 2003 autour des 2 DCP (D06 SP et D06 C) et correspond à la période suivant l'incursion du panache de l'Amazonie.**

Les descripteurs de la structure et de la densité globale des couches diffusantes diurnes (SSLD.PC1, SSLD.PC2, sAmD, sAvarD) sont corrélés avec les descripteurs de la densité globale des couches nocturnes (sAmN et sAvarN) et un descripteur de l'environnement abiotique (SBE.PC1). Ces variables décrivent le troisième groupe de legs, caractérisé par des valeurs élevées de température, salinité et oxygène dissous (cf. Tableau

49 pour les variables contribuant à SBE.PC1) et des densités micronectoniques fortes, homogènes de jour de 10 à 200 m de profondeur. **Cette situation hydro-biologique a été observée en avril/mai 2003 autour du DCP SP (D03 SP) et correspond à la période précédant l'incursion du panache de l'Amazone.**

L'analyse conjointe des descripteurs de l'environnement biotique et abiotique a mis en évidence des corrélations entre ces descripteurs. Ces corrélations traduisent vraisemblablement un forçage de l'environnement abiotique sur la densité et la structure de l'environnement biotique. L'influence de l'incursion du panache de l'Amazone a nettement été mise en évidence, avec la distinction de trois groupes de legs correspondant à la situation hydrologique avant, pendant et après cet évènement hydrologique majeur.

- **Etude de l'influence de la variabilité de la structure de l'environnement biotique et abiotique sur la structure des agrégations de thons de sub-surface**

➤ **Sélection du modèle linéaire**

Le modèle complet incluant toutes les variables de **X** a permis d'expliquer 55% de la variabilité de Y avec 10 axes factoriels, dont 43% avec les deux premiers axes. Les résultats des ACR des variables du modèle prises individuellement sont présentés dans le Tableau 52.

**Tableau 52. Résultats des analyses canoniques de redondance des termes individuels du modèle complet décrivant la relation linéaire entre la structure des agrégations de thons de sub-surface et les descripteurs de l'environnement. F : statistique de Fisher, P : probabilité d'erreur de type I.**

Variable	Nombre de degrés de liberté (ddl)	Variance expliquée	Variance expliquée / variance totale	Variance expliquée par ddl	F	Nombre de permutations	P
hclass4	5	3.40	23%	0.68	0.97	200	<0.01
DCP	1	2.67	18%	2.67	3.55	200	<0.01
D	3	2.66	18%	0.89	1.18	200	<0.01
SSLN.PC2	1	2.64	18%	2.64	3.50	200	<0.01
SSLD.PC2	1	2.43	16%	2.43	3.17	200	<0.01
DNI	1	1.78	12%	1.78	2.20	200	<0.01
SSLD.PC1	1	1.05	7%	1.05	1.38	200	<0.01
SSLN.PC1	1	1.00	7%	1.00	1.16	200	<0.01
SBE.PC3	1	0.96	6%	0.96	1.11	200	0.01
SBE.PC4	1	0.89	6%	0.89	1.03	200	0.01
sAvarD	1	0.78	5%	0.78	0.89	200	0.01
SBE.PC2	1	0.76	5%	0.76	0.87	300	0.02
sAmD	1	0.75	5%	0.75	0.86	300	0.02
SBE.PC1	1	0.46	3%	0.46	0.51	100	0.12
sAvarN	1	0.37	2%	0.37	0.41	100	0.24
sAmN	1	0.22	1%	0.22	0.25	100	0.41

Le descripteur de la structure verticale de l'environnement abiotique SBE.PC1 et les descripteurs de la densité micronectonique globale (sAvarN et sAmN) ne sont pas significatifs au seuil de 5%. Ils ont donc été retirés du modèle.

Les variables expliquant le plus de la variance des descripteurs de la structure des agrégations de thons de sub-surface sont par ordre décroissant : l'appartenance à une classe horaire (hclass4), le DCP autour duquel a eu lieu la prospection (DCP), l'effet mois (D) et des descripteurs proportionnels à la densité des couches micronectioniques de sub-surface (40-120 m) de nuit (SSLN.PC2) et de jour (SSLD.PC2). On retrouve parmi ces variables 3 variables factorielles et 2 variables continues.

Un modèle linéaire *m1* a été testé avec comme variables explicatives les descripteurs continus significatifs du Tableau 52 :

$$Y \sim \text{SSLD.PC1} + \text{SSLD.PC2} + \text{sAmD} + \text{sAvarD} + \text{SSLN.PC1} + \text{SSLN.PC2} + \text{SBE.PC2} + \text{SBE.PC3} + \text{SBE.PC4} \quad (\text{modèle } m1)$$

Ce modèle permet d'expliquer 37 % de la variance de la matrice **Y** avec 5 axes factoriels (30% avec deux axes). L'inclusion dans le modèle de la variable *hclass4* (modèle *m1*) permet d'expliquer la même part de variance que le modèle complet. Les variables décrivant l'environnement abiotique (SBE.PC2, SBE.PC3, SBE.PC4) et deux descripteurs de la structure verticale de l'environnement biotique (SSLD.PC1 et SSLN.PC2) ne contribuent pas à la définition du premier plan factoriel de l'ACR et peuvent être supprimés du modèle *m1* sans diminution de la variance expliquée.

Nous avons donc obtenu deux modèles linéaires plus parcimonieux que le modèle complet. Ces modèles permettent de plus d'expliquer la même part de variance et d'obtenir une classification équivalente des agrégations de thons de sub-surface dans le premier plan factoriel de l'ACR :

$$Y \sim \text{SSLD.PC2} + \text{sAmD} + \text{sAvarD} + \text{SSLN.PC1} + \text{hclass4} \quad (\text{modèle } m1)$$

$$Y \sim \text{DCP} + \text{D} + \text{hclass4} \quad (\text{modèle } m2)$$

Le terme *hclass4* est présent dans les deux modèles et contribue de façon équivalente à la définition du premier plan factoriel de l'ACR, quelle que soit sa position dans les formules des modèles. L'inclusion des variables décrivant l'environnement biotique du modèle 1' et des variables factorielles DCP et D du modèle 2 aboutit sensiblement aux mêmes résultats en termes de variance expliquée et de classification dans l'ACR. **La comparaison des deux modèles montre donc que la variance de la structure des agrégations de thons de sub-surface imputable à des différences de localisation géographique (DCP) et des fluctuations mensuelles (D) peut être expliquée de façon similaire par des descripteurs moyens de la densité et de la structure verticale des couches micronectioniques durant le leg.**

Le tableau ci-dessous présente les résultats des ACR partielles appliquées aux termes du modèle 1' :

**Tableau 53. Résultats des ACR partielles appliquées au modèle 1' décrivant la relation entre la structure des agrégations de thons de sub-surface et leur environnement.**

Variable	Nombre de degrés de liberté (ddl)	Variance expliquée	% de variance expliquée	Variance expliquée par ddl	F	Nombre de permutations	P
SSLD.PC2	1	0.64	4%	0.64	1.40	200	<10 <sup>-3</sup>
sAmD	1	0.85	6%	0.85	1.84	200	<10 <sup>-3</sup>
sAvarD	1	0.84	6%	0.84	1.83	200	<10 <sup>-3</sup>
SSLN.PC1	1	1.42	9%	1.42	3.09	200	<10 <sup>-3</sup>
hclass4	5	2.97	20%	0.59	1.30	200	<10 <sup>-3</sup>

La variable qui explique le plus de variance lorsque les effets des autres variables du modèle ont été pris en compte est la classe horaire. Cette variable possède cependant 5

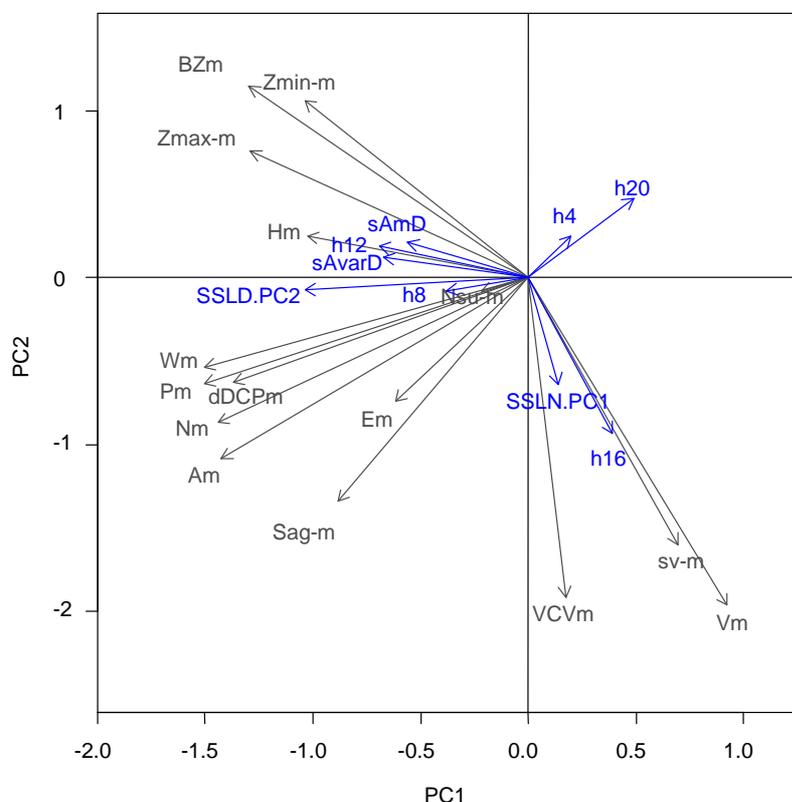
degrés de liberté et c'est la densité des couches diffusantes nocturnes (SSLN.PC1) qui explique le plus de variance par degré de liberté. Les descripteurs des couches micronectoniques et l'heure de la journée contribuent à hauteur de respectivement 56% et 44% à la variance totale expliquée par le modèle.

**L'heure de la journée à laquelle une agrégation de thons de sub-surface est observée autour des DCP ancrés étudiés en Martinique et la structure des couches micronectoniques environnantes influent ainsi de façon sensiblement équivalente sur la structure de l'agrégation dans le plan vertical.**

Nous avons donc utilisé le modèle 1' dans la suite de l'ACR car il permettait d'étudier la variabilité de la structure des agrégations de thons de sub-surface en relation avec la variabilité de leur environnement biotique.

➤ **Etude des corrélations entre les variables des matrices X et Y**

La projection des variables de X et Y dans le premier plan factoriel des variables de l'ACR est présentée dans la figure ci-dessous.



**Figure 82. Projection dans le premier plan factoriel de l'ACR des variables de Y décrivant la structure des agrégations de thons de sub-surface (en gris) et des variables de X du modèle 1' (en bleu) ; h4 = 2-6 h ; h8 = 6-8h ; h12 = 10-14 h ; h16 = 14-18h.**

L'étude des corrélations entre les variables de Y a permis de définir trois groupes (Tableau 54) dont la composition est similaire aux groupes de variables identifiés lors de la typologie des agrégations de macronecton (cf. § 3.3.4.3). Le premier groupe est composé de variables relatives à la position et à l'extension verticale de l'agrégation. Le second groupe comprend des variables décrivant la morphologie et l'énergie acoustique totale de l'agrégation. Ces deux groupes contribuent de façon importante à la définition du premier axe factoriel (Figure 82). Le dernier groupe est composé de variables décrivant la densité et

l'homogénéité des échantillons acoustiques au sein de l'agrégation et contribue essentiellement à la définition du deuxième axe factoriel. Ce groupe est corrélé négativement avec le groupe 1 (Figure 82).

**Tableau 54. Corrélation entre les variables de Y dans le premier plan factoriel de l'ACR décrivant les relations entre les agrégations de thons de sub-surface et leur environnement.**

Variables	Variable représentative	Corrélation intra-groupe
Hm, Zmaxm, Zmin-m, BZm	BZm	0.92
Am, Nsu-m, Nm, Pm, Wm, Sag-m	Am	0.96
sv-m, VCVm, Vm	Vm	0.91

L'étude des corrélations entre les variables de X a permis de mettre en évidence trois groupes de variables (Tableau 55).

**Tableau 55. Corrélation entre les variables de X dans le premier plan factoriel de l'ACR décrivant les relations entre les agrégations de thons de sub-surface et leur environnement.**

Variables	Variable représentative	Corrélation intra-groupe
h12, h8, sAmD, sAvarD, SSLD.PC2	SSLD.PC2	0.94
h16, SSLN.PC1	h16	0.98
h20, h4	h20	0.99

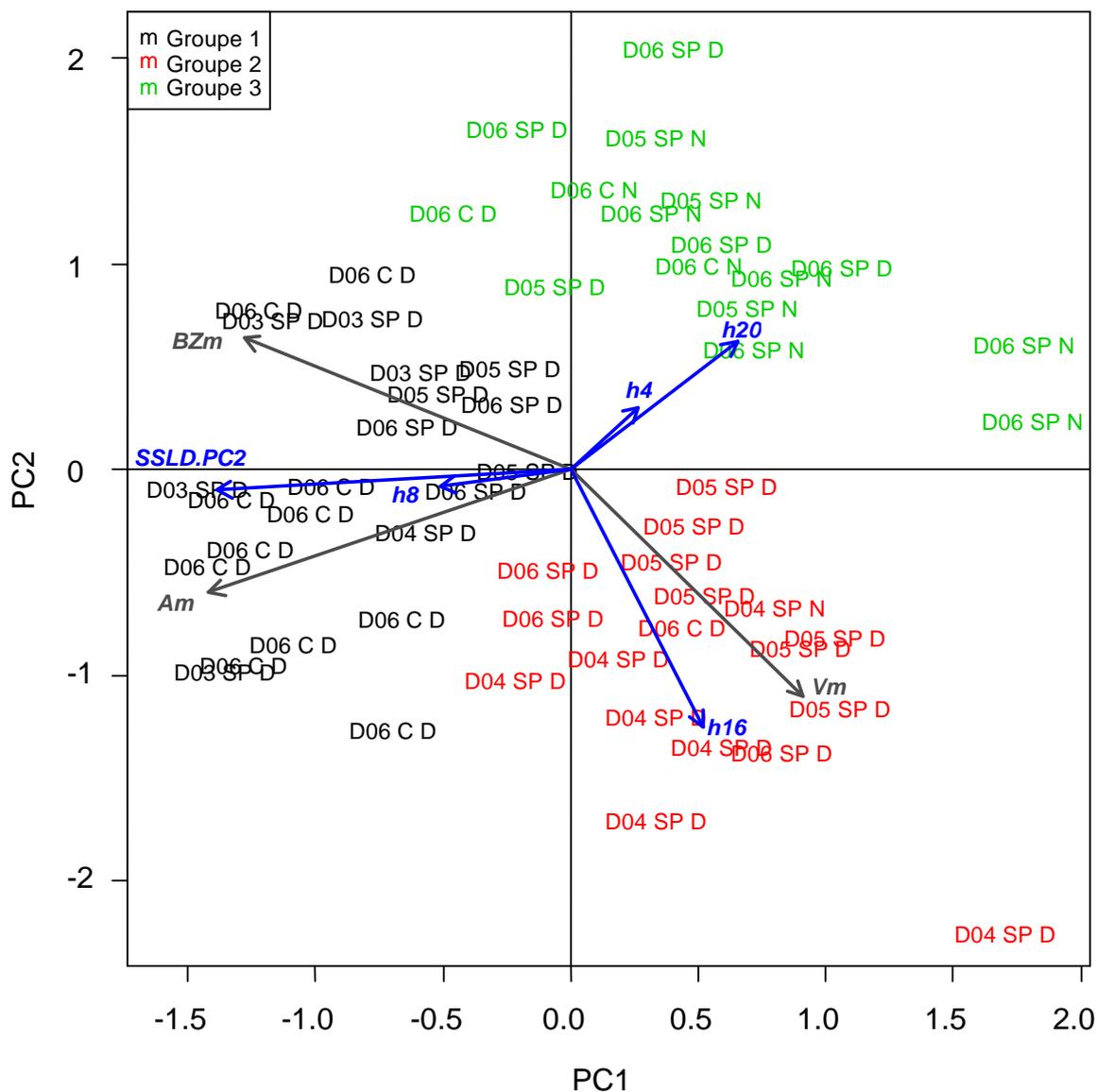
Le premier groupe de variables regroupe les descripteurs de l'environnement biotique diurne et les classes horaires correspondant au matin (h8) et au milieu de journée (h12). Ce groupe est corrélé positivement aux variables de Y décrivant la morphologie et la distribution verticale des agrégations (Figure 82). **Les dimensions dans le plan vertical, l'énergie acoustique totale et la profondeur des agrégations de thons de sub-surface sont donc en moyenne relativement plus importantes lorsque la densité diurne en micronecton est élevée et/ou en début et milieu de journée.**

Le deuxième groupe de variables de X est composé de la classe horaire 16 correspondant à l'après midi et du descripteur de la structure verticale de l'environnement biotique nocturne (SSLN.PC1). Ce groupe est corrélé positivement aux variables de Y décrivant la densité et l'hétérogénéité acoustique des agrégations et négativement aux variables décrivant leur distribution bathymétrique (Figure 82). **Les agrégations de thons de sub-surface sont donc en moyenne relativement plus denses, moins étalées verticalement et situées plus près de la surface en fin de période diurne et/ou lorsque la densité des couches micronectoniques nocturne est importante.**

Le troisième groupe de variables de X est composé des classes horaires nocturnes (h4, h20). Ces variables sont corrélées négativement aux descripteurs morphologiques et énergétiques des agrégations (Figure 82). **Les dimensions et l'énergie acoustique totale des agrégations de thons de sub-surface sont donc en moyenne plus faibles la nuit.**

➤ **Classification des agrégations de thons de sub-surface**

La CKM a permis d'identifier trois groupes d'agrégation de thons de sub-surface bien séparés dans le premier plan factoriel (Figure 83).



**Figure 83. Projection dans le premier plan factoriel de l'ACR des agrégations de macronecton de sub-surface et des groupes de variables décrivant leur structure globale dans le plan vertical (flèches en gris et italique). Les agrégations sont identifiées par le code de la campagne (D03-D06), le code du DCP (SP-C) et le code de la phase nyctémérale (D,N). L'appartenance aux groupes issus de la CKM est indiquée par des couleurs différentes. Les groupes de variables de la matrice X sont représentés en bleu.**

Le premier groupe est composé d'agrégations diurnes observées essentiellement le matin ou en milieu de journée, lors des campagnes D03 autour du DCP SP et D06 autour du DCP CARLA. Ces agrégations sont caractérisées par des dimensions, une énergie acoustique totale et une profondeur relativement importantes. Elles correspondent aux agrégations de sub-surface de type 1 identifiées au § 3.3.4.3.

Le deuxième groupe est composé d'agrégations en large majorité diurnes, de dimensions plus réduites, de densité acoustique importante et situées à faible profondeur. Elles ont essentiellement été observées lors des campagnes D04 et D05 autour du DCP SP

dans l'après-midi. Elles correspondent aux agrégations de sub-surface de type 2 identifiées au § 3.3.4.3.

Le troisième groupe est composé d'une majorité d'agrégations nocturnes (56%) de dimensions réduites. Elles correspondent aux agrégations de sub-surface nocturnes identifiées au § 3.3.4.3 mais comme lors de l'analyse précédente, un certain nombre d'agrégations diurnes a également été classifié dans cette catégorie.

#### **3.3.5.4. Discussion**

- **Relations environnement biotique et abiotique**

Nous avons vu précédemment que les panaches des fleuves amazoniens viennent saisonnièrement « enrichir » l'écosystème pélagique des Petites Antilles en sels nutritifs, induisant ainsi une augmentation des concentrations en Chl-a de surface (cf. § 1.1.2 et §3.2.2). On suppose de plus que cette augmentation de la production primaire saisonnière se répercute sur l'ensemble de la chaîne trophique de l'écosystème pélagique des Petites Antilles, jusqu'à provoquer une augmentation saisonnières des captures de grands poissons pélagiques qui suivraient le déplacement des eaux enrichies (Singh-Renton et Neilson, 1994). La fixation des nutriments des eaux des fleuves amazoniens serait cependant rapide (Marcille, 1985). Singh-Renton et Neilson (1994) ont supposé que les masses d'eau soumises à l'influence des fleuves amazoniens qui traversent la zone des Petites Antilles seraient pauvres en nutriments mais riches en zooplancton.

**Les résultats de l'analyse simultanée de la structure des environnements biotique et abiotique d'avril à août 2003 autour des DCP étudiés tend cependant à montrer que la biomasse micronectonique épipelagique est relativement plus importante avant et après le passage des masses d'eau dessalée issues de l'Amazone (en avril/mai et août 2003) et minimale lorsque l'influence du panache est la plus forte (juin-juillet 2003, campagnes D04 et D05) (cf. Figure 81).** La diminution de la densité micronectonique observée lors du passage du panache de l'Amazone est peut être liée à la baisse de la concentration en oxygène dissous qui a été observée à partir de la campagne de juin 2003. Plusieurs auteurs ont ainsi montré que la distribution verticale du mésozooplancton et du micronecton était limitée par de faibles concentrations en oxygène (Sameoto, 1986; Andersen *et al.*, 1997; Le Borgne et Rodier, 1997; Bertrand *et al.*, 1999b). Les concentrations en oxygène mesurées lors du passage du panache de l'Amazone durant nos campagnes étaient cependant supérieures aux concentrations données comme limitantes pour le micronecton par ces auteurs ( $1.5 \text{ mL.L}^{-1}$ ).

**L'augmentation de la biomasse micronectonique observée environ un mois après l'arrivée des eaux dessalées de l'Amazone (août 2003) pourrait correspondre au temps nécessaire aux populations micro et zooplanctoniques pour tirer partie de l'augmentation de la production primaire dans la zone et/ou au délai nécessaire à une ré-oxygénation de la couche de surface (cf. Garcia et Cota, 1996, Bertrand, 1998 ; Maury, 1998).**

- **Influence de la variabilité de la structure de l'environnement biotique et abiotique sur la structure des agrégations de thons de sub-surface**

Le modèle linéaire reliant la structure des agrégations de thons de sub-surface et leur environnement était hautement significatif et a permis d'expliquer une part substantielle de la variance de la structure des agrégations (43% avec les deux premiers axes factoriels utilisés). L'échelle privilégiée de cette analyse était l'échelle mensuelle, à laquelle les descripteurs continus de l'environnement avaient été calculés. L'inclusion de l'effet mois seul dans le modèle ne permettait d'expliquer que peu de la variance des agrégations de thons de sub-surface. L'ajout de l'effet horaire a permis d'améliorer sensiblement la variance

expliquée. **Ce résultat démontre l'importance de l'influence de l'heure de la journée sur la structure des agrégations. Cette influence du cycle nyctéméral est comparable à celle du forçage des descripteurs de l'environnement à échelle mensuelle.**

➤ **Influence de l'environnement abiotique hydrologique**

**Aucune relation entre la structure des agrégations de thons de sub-surface et les descripteurs de l'environnement abiotique des agrégations que nous avons utilisé n'a été mise en évidence durant la période étudiée.** Les agrégations de thons étaient situées au dessus du sommet d'une thermocline peu marquée lors des campagnes considérées : la structure verticale des agrégations n'était donc pas contrainte par un fort gradient de température.

La distribution spatiale et le comportement de la majorité des autres espèces de thons exploitées commercialement ne semblent pas être directement influencés par des salinités dans la gamme de leur habitat usuel (32-36 psu) (Sund *et al.*, 1981). Les faibles valeurs de salinité observées dans les lentilles d'eau issues de l'Amazone restent dans cette gamme et ne doivent donc pas avoir une influence importante sur les albacores et listaos observés dans les agrégations de sub-surface. La tolérance du thon noir vis-à-vis de la salinité n'est pas connue. Le fait que les thons noirs soient souvent observés à l'intérieur des baies laisse cependant supposer que ces poissons ne doivent pas être plus sensibles que les autres espèces de thonidés à la salinité.

La concentration en oxygène a également diminué consécutivement au passage des eaux issues de l'Amazone autour des DCP étudiés mais est demeurée dans la gamme de tolérance des albacores estimée par Bertrand (1998). La concentration en oxygène pouvait cependant être limitante pour le listao dont les besoins sont très élevés (Dizon, 1977; Sharp, 1978). La tolérance du thon noir vis-à-vis de l'oxygène dissous est inconnue mais cette espèce est communément capturée au filet de fond à 300 m de profondeur (P. Gervain, comm. pers.) où la teneur en oxygène est faible. Cette observation suggère que le thon noir pourrait supporter les concentrations en oxygène de 1.8 mL.L<sup>-1</sup> mesurées en juillet et août 2003.

**Les valeurs des paramètres physico-chimiques utilisés dans l'analyse sont donc restées dans la gamme de tolérance supposée des thons formant les agrégations de sub-surface, ce qui peut expliquer qu'aucune relation n'ait été mise en évidence entre la structure des agrégations et leur environnement abiotique.**

Maury (1998) et Bertrand (1998) ont de plus montré que les échelles caractéristiques auxquelles les variations de température, salinité et oxygène dissous influent les populations d'albacores et patudos étaient de l'ordre de la méso à la méga-échelle et étaient donc largement supérieures à notre échelle spatiale d'étude. Les données courantologiques n'ayant pas été récoltées à une échelle temporelle appropriée, elles n'ont pas pu être utilisées dans cette analyse. L'influence du courant sur la structure des agrégations de thons de sub-surface a cependant été mise en évidence visuellement lors de l'analyse des échogrammes (cf. § 3.2.3.2)

➤ **Influence de l'heure de la journée**

**La variable explicative du modèle expliquant le plus de la variance des agrégations était la classe horaire durant laquelle l'agrégation a été observée.** Des différences dans la morphologie et la position moyenne des agrégations de thons de sub-surface ont ainsi été mises en évidence dans le plan vertical entre le jour et la nuit, mais également au cours de la période diurne. Des variations d'abondance d'agrégations de thons avaient été observées en Polynésie Française en relation avec le cycle nyctéméral (Josse *et al.*, 2000) et des expériences de pistage ultrasonique de thons avaient montré que les albacores, listaos et patudos nageaient plus près de la surface de nuit (Cayré et Chabanne, 1986; Holland *et al.*, 1990; Cayré, 1991; Marsac et Cayré, 1998). **Nos résultats montrent**

**que, dans le cas des thons de sub-surface étudiés, ces variations d'abondance et de comportement de nage individuel s'accompagnent de changements structuraux à l'échelle de l'agrégation.**

Ces changements structuraux de l'agrégation peuvent être liés directement aux variations d'intensité lumineuse car la vision est un sens essentiel pour maintenir la cohésion d'une agrégation sociale de poissons (Pitcher et Parrish, 1993; Fréon et Misund, 1999). En Martinique, les agrégations de thons de sub-surface les plus profondes ont ainsi été observées principalement en début et milieu de phase diurne, lorsque l'intensité lumineuse était la plus forte et que les agrégations tendaient à se rapprocher de la surface en fin de d'après midi (cf. § 3.3.5.3). Cependant, des agrégations de sub-surface nocturnes ont été observées fréquemment autour des DCP ancrés en Martinique, ce qui semble indiquer que le maintien de la cohésion des agrégations est possible même à de très bas niveaux de lumière. Le diamètre de l'œil des thons noirs est le plus important parmi les thonidés du genre *Thunnus*, avec celui du patudo, pour des tailles inférieures ou égales à 60 cm (Gibbs et Collette, 1967), ce qui tendrait à confirmer que ces thons disposent d'organes de la vision adaptés aux bas niveaux de lumière.

La faim est un facteur qui peut affecter la structure des bancs de poissons pélagiques (Fréon et Misund, 1999). Les prédateurs se nourrissent de plus préférentiellement lors des phases crépusculaires en milieu tropical afin de profiter de la baisse d'acuité visuelle de leurs proies (Helfman, 1993). **Les variations de la structure, de la position et de la densité des agrégations de thons de sub-surface avec l'heure de la journée pourraient également être liées à leur comportement alimentaire.** Leur position plus superficielle et leur densité plus importante en fin de journée pourraient ainsi traduire un comportement de nutrition actif sur les couches diffusantes profondes, qui remontent vers la surface en fin de journée. Des comportements de nutrition ont ainsi été observés lors de prospections vidéo en fin de journée et nous avons vu au § 3.2.4.3 que les captures de thons à la traîne augmentaient en fin de journée.

#### ➤ **Influence de l'environnement biotique**

**Une relation entre la densité et la structure des couches micronectoniques et la structure des agrégations de thons de sub-surface a été mise en évidence dans nos analyses.** Les dimensions et l'énergie acoustique totale des agrégations de thons de sub-surface étaient corrélées positivement avec la densité acoustique des couches micronectoniques diurnes. Si l'on admet que l'énergie acoustique totale d'une agrégation est un proxy de sa biomasse, **la biomasse et la morphologie des agrégations de thons de sub-surface observées autour de DCP ancrés en Martinique seraient ainsi corrélées positivement avec la biomasse du micronecton diurne.**

En supposant de même que la densité acoustique du micronecton telle que nous l'avons estimée est un indicateur de la nourriture disponible dans le milieu pour les thons de sub-surface, ce résultat est en accord avec l'hypothèse de Sund (1981) selon laquelle, au sein de leur zone de confort écophysiological, les thons sont plus abondants dans les secteurs de concentration de nourriture. Cette hypothèse a été validée à méso-échelle par des observations *in-situ* dans le cas de l'albacore, du patudo et du germon en Polynésie Française (Bertrand, 1998) et par simulation dans le cas de l'albacore de l'Atlantique (Maury, 1998) et du listao dans le Pacifique (Bertignac *et al.*, 1998; Lehodey *et al.*, 1998; Lehodey, 2001).

A échelle spatiale fine, l'analyse de données de marques archives implantées sur des patudos autour de DCP dérivants (Schaefer et Fuller, 2005) et ancrés (Musyl *et al.*, 2003) suggère que les thons marqués restent plus longtemps associés à des DCP autour desquels la nourriture est abondante. Des modèles de simulation individus centrées incluant des effets trophiques ont été également utilisés, afin de tester des hypothèses sur le déterminisme du comportement agrégatif des thonidés autour de DCP (Dagorn et Fréon, 1999; Dagorn *et*

*al.*, 2000b). Le modèle de Dagorn et Fréon (1999) prédisait également qu'une diminution de la richesse trophique à proximité du DCP entraînait une baisse de la taille moyenne des agrégations de thons virtuels agrégés autour de DCP.

L'abondance spatiale des petits pélagiques en bancs libres est en revanche généralement corrélée négativement avec l'abondance spatiale de leurs proies à échelle très fine, sauf lors des phases de nutrition active (Rose et Leggett, 1990; Bertrand *et al.*, 2004).

La situation est différente dans le cas des DCP ancrés dont l'environnement biotique évolue continuellement au gré des courants. **Les DCP ancrés sont en effet des éléments fixes au milieu de masses d'eau mouvantes et la corrélation entre les agrégations de thons de sub-surface et leurs proies potentielles doit plutôt être envisagée du point de vue temporel.** Le fait d'utiliser la moyenne des densités acoustique de micronecton observées au cours d'un leg (environ 50h) a permis de lisser les variations temporelles locales de la structure des couches, dont la fréquence a été estimée à une dizaine d'heures (cf. § 3.3.3.2). L'utilisation de cette valeur moyenne a donc permis de rendre compte de la densité et de la structure moyenne des couches diffusantes qui sont passées dans la zone étudiée autour du DCP, au cours de toute la durée du leg. **En cela, cette description moyenne des couches diffusantes est représentative de la situation de l'environnement biotique du DCP dans une portion plus large de l'écosystème local que la zone réduite qui a été échantillonnée autour du dispositif.**

**Les fluctuations de la structure et de l'abondance des agrégations de thons de sub-surface observées en relation avec la densité des couches micronectoniques intègrent donc à la fois des fluctuations temporelles mensuelles de la richesse trophique moyenne du milieu et des différences liées à l'hétérogénéité spatiale locale de l'environnement biotique.** Cette double influence, temporelle globale et spatiale locale, des couches diffusantes sur la structure des agrégations de thons de sub-surface était suggérée par l'équivalence des modèles linéaires 1' et 2 dans l'ACR. L'effet de la localisation géographique du DCP sur la structure des couches diffusantes et à travers elles, sur les agrégations de thons de sub-surface, n'a cependant pas pu être testé car trop peu de prospections ont été réalisées autour du DCP CARLA au cours de la période étudiée.

La densité des couches micronectoniques nocturnes en sub-surface (40-120 m) semble exercer une influence différente sur la structure et l'abondance des agrégations de thons de sub-surface autour des DCP, car elle n'était pas corrélée avec les autres descripteurs des couches nocturnes et diurnes dans nos analyses. Les agrégations de thons de sub-surface de type 2 étaient plus importantes lorsque la densité des couches diffusantes nocturnes de sub-surface était élevée. Ces agrégations ont essentiellement été observées en juin et juillet 2003, lorsque l'influence du panache de l'Amazone était la plus forte. Les structures particulières des couches diffusantes et des agrégations de thons observées durant cette période ont donc peut-être un rapport avec les conditions hydrologiques particulières qui régnaient alors. Il est intéressant de noter que, au cours de la période analysée, les agrégations de thons de sub-surface de dimensions et biomasse maximales ont été observées juste avant et après le passage du panache de l'Amazone, détecté à partir des cartes satellitaires de concentration en Chl-*a*. Cette observation rejoint les résultats du modèle de Maury (1998) dans lequel la distribution spatiale des albacores de l'Atlantique était en moyenne corrélée négativement avec les valeurs de Chl-*a* de surface à mésoéchelle.

L'analyse des données acoustiques sur les couches diffusantes et les agrégations de thons de sub-surface récoltées lors d'un plus grand nombre de campagnes serait nécessaire afin d'approfondir l'étude de la relation entre les agrégations et leur environnement biotique. Le caractère trophique de cette relation nécessiterait d'être démontré et son échelle spatiale et temporelle précisée en analysant conjointement les contenus stomacaux de thons de sub-surface et les captures des traits de chaluts mésopélagiques récoltées lors des campagnes DAUPHIN.

➤ **Echelles et nature des phénomènes influant sur la structure des agrégations de thons de sub-surface et efficacité de la méthode d'analyse**

La variabilité de la structure des agrégations de thons de sub-surface résulte donc d'interactions entre des phénomènes temporels à échelle fine (cycle nyctéméral) et des phénomènes spatiaux (différences entre les environnements biotiques locaux des DCP) et temporels (fluctuation mensuelle de l'environnement biotique) à échelle plus large. La méthode d'analyse par ACR a permis de distinguer ces divers phénomènes agissant à des échelles imbriquées. Une part de variabilité importante subsiste néanmoins dans la classification des agrégations. Des variations aléatoires inter-journalières drastiques de la structure et de l'abondance des agrégations de thons de sub-surface ont ainsi été observées. Cet effet, perçu comme aléatoire, n'a pas pu être pris en compte explicitement dans le modèle linéaire simple de l'ACR et est manifestement responsable d'une part importante de la variance des résidus. L'utilisation de modèles mixtes incluant des effets aléatoires aurait pu rendre compte de façon plus satisfaisante de ces variations inter-journalières. De plus, l'évaluation des variations de la richesse trophique dans une zone plus vaste autour du DCP étude permettrait vraisemblablement d'expliquer une part de ces fluctuations aléatoires.

### 3.3.5.5. Conclusions

- Des relations entre les variations de l'environnement biotique et abiotique des DCP ancrés étudiés ont été mises en évidence. Le maximum de densité acoustique de micronecton a été observé juste avant le passage du panache de l'Amazone dans la zone étudiée.
- Une part substantielle de la variance de la structure des agrégations de thons de sub-surface a pu être expliquée par un jeu restreint de variables décrivant, d'une part la densité et la structure verticale moyenne des couches micronectoniques aux environs immédiats des DCP et d'autre part l'heure de la journée à laquelle ont été observées les agrégations.
- Aucune relation entre les descripteurs de l'environnement abiotique utilisés dans les analyses et la structure des agrégations de thons de sub-surface n'a été mise en évidence. L'influence du courant est cependant manifeste mais n'a pas pu être testée ici.
- Les agrégations de thons de sub-surface de type 1 (agrégations de grande taille et profondes) ont été observées en moyenne en début ou milieu de phase diurne et /ou lorsque les couches micronectoniques étaient relativement plus denses, i.e. avant et après le passage du panache de l'Amazone.
- Les agrégations de thons de sub-surface de type 2 (agrégations dense superficielles) ont été observées en moyenne en fin de phase diurne et /ou lorsque les couches micronectoniques de sub-surface nocturnes (40-120 m) étaient relativement plus denses.
- La structure des agrégations de thons de sub-surface observées de nuit différait généralement de celle des agrégations diurnes mais était très proche des agrégations diurnes les moins grandes et les moins denses.
- La variabilité de la structure des agrégations de thons de sub-surface est importante car elle découle de phénomènes spatio-temporels agissant à des échelles imbriquées.

### **3.4. Conclusion : description hiérarchique du système [DCP ancré - macronecton - environnement - pêche] en Martinique**

L'étude quantitative du système [DCP ancré - macronecton - environnement - pêche] à l'échelle de 4 campagnes a permis de valider et préciser la description à l'échelle annuelle des différents holons empiriques du système et de leurs relations. La Figure 84 présente une description hiérarchique synthétique de la structure du système [DCP ancré - macronecton - environnement - pêche] en Martinique. L'échelle est la même que celle de la représentation théorique du système établie avant les campagnes DAUPHIN (Figure 21).

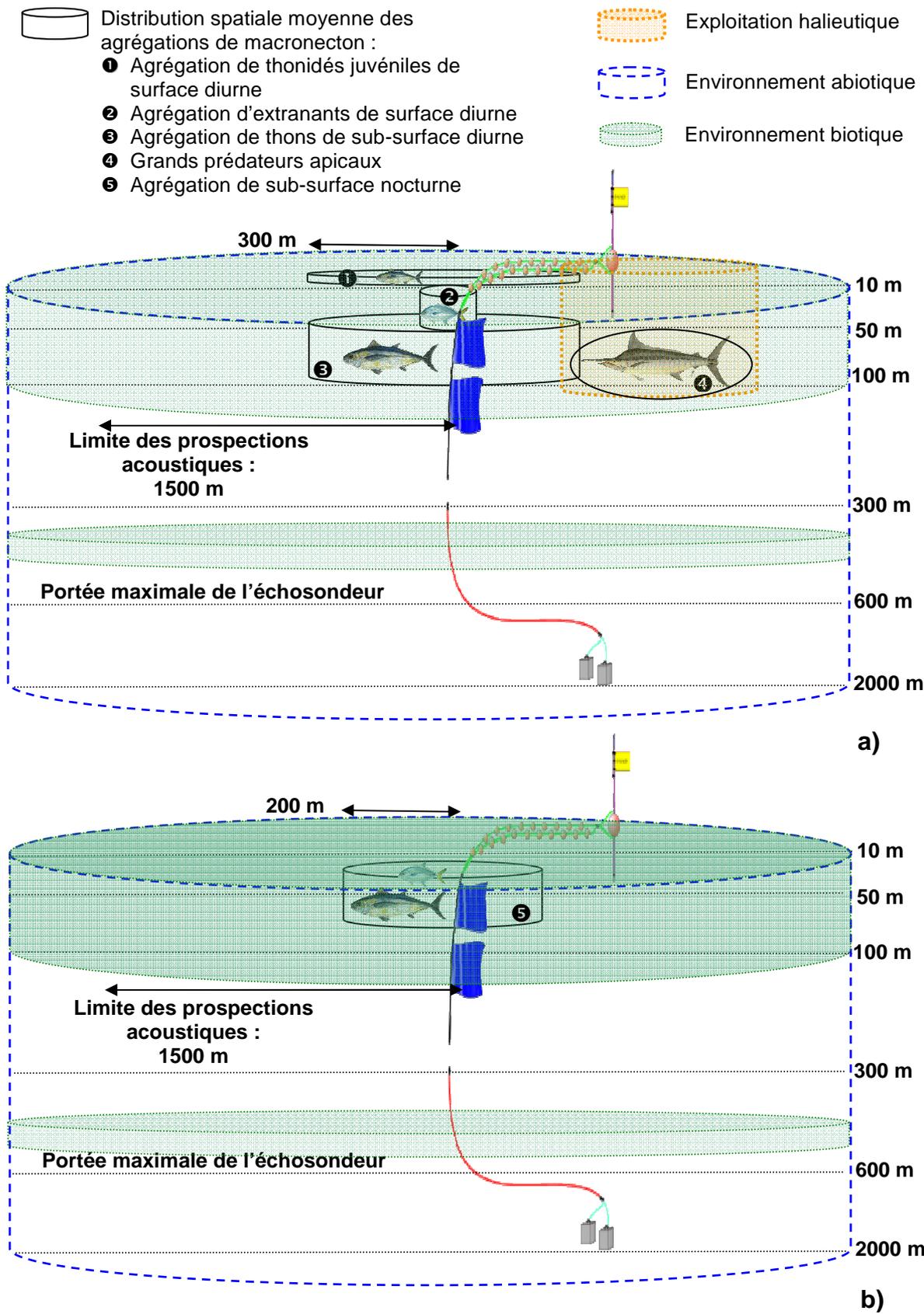


Figure 84. Représentation synthétique du système [DCP ancré - agrégations de macronekton - environnement - pêche] en Martinique basée sur les résultats des campagnes DAUPHIN : a) situation diurne, b) situation nocturne.

### 3.4.1. Types d'agrégations de macronecton

Les changements de structure importants observés entre le jour et la nuit imposent une représentation duale du système distinguant les phases diurne et nocturne. Cinq grands types d'agrégation de macronecton ont été distingués (Figure 84).

#### 3.4.1.1. Agrégations de thonidés juvéniles de surface diurnes

Les agrégations de thonidés juvéniles de surface diurnes n'ont pas été observées en acoustique verticale et leur distribution spatiale a été estimée à partir des captures de thonidés juvéniles à la traîne. Ces poissons étaient distribués très près de la surface (0-10 m) et semblaient assez mobiles dans une zone d'un rayon d'environ 200 m autour de la tête du DCP. Les captures réalisées à la traîne de surface suggèrent que cette agrégation était composée de juvéniles de thon noir, listao et bonite (*A. thazard*), aux proportions sensiblement identiques et de taille moyenne 30 cm LF. La biomasse des agrégations de thonidés juvéniles de surface n'a pas pu être évaluée quantitativement. Les faibles dimensions de ces agrégations observées en acoustique horizontale laissent cependant supposer qu'elles devaient représenter une très faible part de la biomasse totale du macronecton agrégée autour des DCP ancrés.

#### 3.4.1.2. Agrégation d'extranatants de surface diurne

Une agrégation d'extranatants de surface a été observée lors de 65 % des phases diurnes échantillonnées très près du DCP et de la surface (Figure 85 a et b).

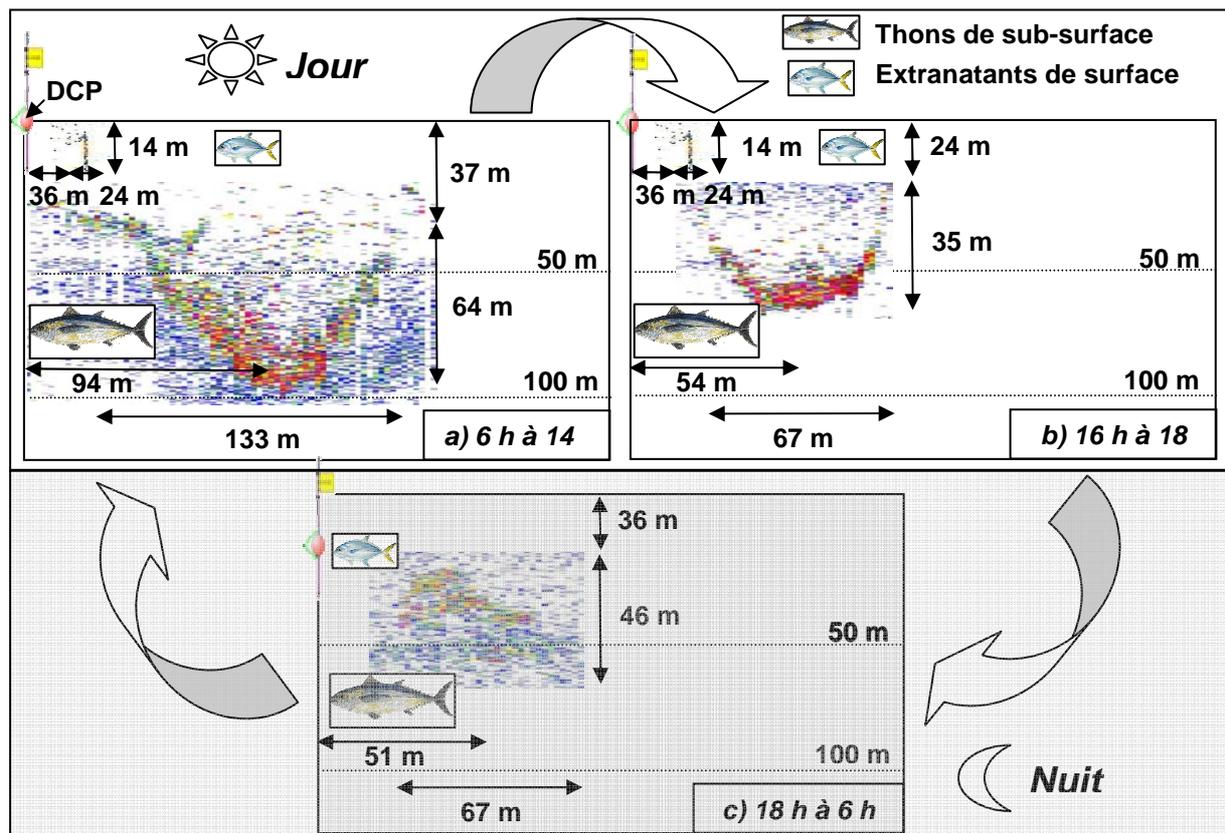


Figure 85. Schéma synthétique de la dynamique temporelle de la structure et de la position des agrégations d'extranatants de surface et de thons de sub-surface dans le plan vertical. Les extraits des échogrammes en 120 kHz utilisés dans la figure sont représentatifs de la structure moyenne des agrégations observées lors de classes horaires de 4 heures au cours d'une phase nyctémérale (seuil de visualisation : -70 dB).

La densité acoustique de l'agrégation d'extranatants de surface était plus faible que celle des agrégations de thons de sub-surface. Elle était composée d'une majorité de carangues jaunes (*C. chrysos*) d'une douzaine de centimètres de longueur moyenne, de juvéniles d'*E. bipinulatta* et de divers Balistidés.

**L'énergie acoustique moyenne, qui peut être utilisée comme une approximation de la biomasse de cette agrégation, représentait en moyenne 5 % de l'énergie acoustique totale des agrégations de surface et sub-surface estimée en acoustique verticale autour des DCP ancrés étudiés.**

#### **3.4.1.3. Agrégation de thons de sub-surface diurne**

Une agrégation de thons a été observée en sub-surface lors de toutes les prospections acoustiques diurnes autour des DCP étudiés. Les dimensions moyennes de cette agrégation étaient importantes et variaient, en même temps que sa position, au cours d'une phase diurne. Cette agrégation était en général plus étendue, profonde et moins dense en début de journée et/ou lorsque la densité des couches micronectoniques était forte (agrégation de sub surface de type 1 : Figure 85a). L'agrégation était de dimensions plus réduites, plus dense et proche de la surface en fin de journée et/ou lorsque la densité des couches micronectoniques de sub-surface était forte (agrégation de sub surface de type 2 : Figure 85b).

L'analyse conjointe de la composition des captures expérimentales et commerciales, des valeurs de TS enregistrées dans le voisinage de ces agrégations et des observations vidéo sous-marines indique que cette agrégation était composée d'une majorité de thons noirs, vraisemblablement mêlés à des albacores. Ces thonidés mesuraient en moyenne une soixantaine de centimètres. Cette agrégation était constituée d'un noyau dense relativement profond, entouré d'une zone périphérique plus diffuse remontant vers la surface. Cette structure interne lui confère sa forme en V caractéristique, qui pourrait résulter de la combinaison de comportements de nage particuliers (en dent de scie et circulaire) et des arrivées et/ou départs de poissons en périphérie de l'agrégation.

**L'énergie acoustique moyenne et donc la biomasse de cette agrégation représentait l'essentiel (95 %) de la biomasse totale de macronecton observée autour des DCP ancrés en Martinique.**

#### **3.4.1.4. Grands prédateurs apicaux diurnes**

Des cibles acoustiques individuelles de très forte intensité ont été enregistrées en sub-surface lors de 16% des phases diurnes échantillonnées. Ces échos acoustiques ont vraisemblablement été émis par les grands prédateurs apicaux observés dans les captures des pêches commerciales : marlins bleus et/ou albacores adultes.

Le taux de détection acoustique de ces poissons sur l'ensemble des campagnes et leur proportion dans les effectifs des captures étaient faibles. En dépit du fait que l'échantillonnage acoustique de ces poissons isolés était manifestement biaisé, ils ne devaient donc représenter qu'une très faible part de la biomasse totale de macronecton agrégé autour des DCP étudiés.

#### **3.4.1.5. Agrégation de sub-surface nocturne**

Une agrégation de sub-surface nocturne a été observée lors de 75 % des phases nocturnes échantillonnées. Les dimensions et la position de cette agrégation étaient comparables à celles des agrégations de thons de sub-surface de type 2, mais sa densité acoustique était plus faible. Sa morphologie était plus diffuse que celle des agrégations de thons diurnes (Figure 85c).

La composition de cette agrégation n'a pas pu être définie précisément. Les TS recueillis à sa périphérie et la composition des captures nocturnes suggèrent que cette agrégation était composée d'un mélange d'extranatants et de thons de sub-surface.

De nombreuses cibles individuelles ont de plus été détectées de nuit dans toute la colonne d'eau sans que leur nature puisse être identifiée.

### **3.4.2. Influence de l'environnement sur les agrégations de macronecton**

**Les agrégations de macronecton observées autour de DCP ancrés en Martinique étaient situées la plupart du temps dans la couche de mélange. Ils bénéficiaient au sein de cette couche de paramètres physico-chimiques stables, dont les valeurs se trouvaient dans les limites de la zone de confort écophysologique des espèces observées.** Le seul effet direct de l'environnement abiotique sur les agrégations de macronecton autour de DCP ancrés en Martinique mis en évidence par nos analyses était un changement de la morphologie des agrégations sous l'effet de forts courants lors de la dernière campagne (cf. § 3.2.3.2). Une occurrence plus importante des agrégations de sub-surface de type 2 a été observée durant le passage du panache de l'Amazone dans la zone. Ce changement de structure est cependant apparu davantage relié aux modifications de la structure de l'environnement biotique plutôt qu'à des modifications de l'environnement abiotique. La structure de l'environnement biotique pourrait cependant avoir changé à cette période, en réponse aux modifications de l'environnement abiotique, qui aurait alors exercé un effet indirect sur les agrégations de thons de sub-surface.

Les couches micronectoniques étaient distribuées en moyenne dans la même strate de profondeur que les agrégations de macronecton (0-100 m). Des couches diffusantes profondes ont été observées occasionnellement autour de 500 m de profondeur. La structure et la densité moyennes des couches micronectoniques diurnes et nocturnes estimées très localement, mais au cours d'une période de 50 h, autour des DCP permettaient d'expliquer une part des changements de structure des agrégations de thons de sub-surface. Le lien mis en évidence entre la structure des couches micronectoniques et la structure et l'abondance des agrégations de thons de sub-surface est vraisemblablement trophique. Une étude du comportement trophique de ces poissons autour des DCP ancrés serait cependant nécessaire afin de préciser la relation existant entre les thons de sub-surface et leur environnement biotique.

**L'heure de la journée expliquait une part de la variabilité des agrégations de thons de sub-surface équivalente à celle expliquée par la structure de l'environnement biotique.** Il est difficile de déterminer si les modifications du comportement agrégatif des thons étaient déclenchées par des variations d'intensité lumineuse, par des phénomènes liés à leur horloge interne et/ou induit indirectement par les migrations journalières des couches diffusantes profondes.

### **3.4.3. Influence de l'activité halieutique sur les agrégations de macronecton**

Les effets de l'activité halieutique sur les agrégations de macronecton autour des DCP ancrés n'ont pas pu être testés quantitativement, du fait des difficultés rencontrées pour collecter des données de captures en nombre suffisant.

**Il apparait cependant nettement que l'agrégation de thons de sub-surface, qui représente la quasi-totalité de la biomasse de macronecton agrégée autour des DCP ancrés, est à l'heure actuelle presque inexploitée par les pêcheurs martiniquais.**

Le nombre de grands prédateurs apicaux présents autour des DCP ancrés en Martinique est manifestement faible. Ces poissons de grande taille constituent les espèces

cibles principales de la pêche associée aux DCP aux Antilles Françaises et la pression de pêche qui s'exerce localement autour d'un DCP sur cette ressource doit être très significative. **Un développement incontrôlé de la pêche associée aux DCP dans l'ensemble des Petites Antilles pourrait vraisemblablement aggraver l'état du stock de marlin bleu qui, malgré toutes les incertitudes qui demeurent, est évalué comme trop fortement exploité.**

Les petits thonidés de surface, qui étaient précédemment ciblés par les pêcheurs artisans martiniquais pour être commercialisés (Doray *et al.*, 2002d), sont maintenant essentiellement capturés pour servir d'appât vivant, ce qui a entraîné une diminution des captures de ces poissons juvéniles. Ils représentent encore néanmoins la majorité des prises en effectifs. La biomasse des agrégations de thonidés juvéniles de surface observées autour des DCP ancrés n'a pas pu être évaluée précisément mais est manifestement très faible comparée à la biomasse des agrégations de thons de sub-surface. L'effet des prélèvements des pêcheurs artisans sur cette ressource n'est pas quantifiable à partir des données que nous avons recueillies.

#### **3.4.4. Comparaison des systèmes DCP martiniquais et polynésiens**

Les agrégations de « thons de sub-surface » et de « poissons agrégés de surface » sont les seuls types d'agrégations de macronecton dont les distributions spatiales et la composition en tailles étaient similaires en Martinique et en Polynésie. Les agrégations de « poissons dispersés profonds » et de « poissons dispersés intermédiaires », qui étaient observées les plus fréquemment en Polynésie Française, n'ont pas été observées en Martinique. A l'inverse, les poissons agrégés de surface ont été observés dans seulement 21 % des cas en Polynésie et leur équivalent, l'agrégation de thons de sub-surface, lors de toutes les campagnes en Martinique. En Polynésie comme en Martinique, les poissons agrégés de surface et l'agrégation de thons de sub-surface représentaient la vaste majorité de l'abondance totale du macronecton autour des DCP ancrés étudiés. La présence d'agrégations de surface de thonidés juvéniles et d'extranatants décrites en Martinique a également été observée en Polynésie Française (E. Josse, comm. pers.). Ces extranatants ont également été signalés autour de DCP ancrés par de nombreux autres auteurs dans de nombreuses régions du monde (Wickham et Russell, 1974; Stretta et Slepoukha, 1986a; Roundtree, 1990; Castro *et al.*, 1999; Taquet, 2004; Dempster, 2005).

Taquet (2004) a noté que la composition spécifique des extranants observés autour de DCP ancrés et dérivants est remarquablement stable à l'échelle mondiale. **Les types d'agrégations de circumnatants présents autour de DCP ancrés et leur fréquence d'occurrence apparaissent plus variables et semblent refléter en partie la composition des populations de thonidés présentes dans l'écosystème pélagique régional.** Le principal type d'agrégation de macronecton observée autour des DCP ancrés en Martinique est ainsi une agrégation de thons de taille moyenne de sub-surface, dans une région où la majorité des grands poissons pélagiques prédateurs sont en général des espèces épipélagiques (cf. § 1.1.3.2), dominées par des thons de taille moyenne (thon noir et listao) associés à des albacores. Les germons et albacores de grande taille dispersés en profondeur, qui constituent, avec le thon obèse, la principale ressource halieutique exploitée dans la ZEE de Polynésie Française (Bertrand, 1998), sont également les principales espèces observées autour des DCP ancrés dans la zone (Josse *et al.*, 2000).

Les pêcheurs artisans polynésiens exploitent préférentiellement l'agrégation de macronecton observée le plus fréquemment autour de leurs DCP ancrés i.e. les thons dispersés profonds (Moarii et Leproux, 1996; Josse *et al.*, 2000). Les pêcheurs artisans martiniquais ciblent à l'inverse des ressources qui représentent une faible part de la biomasse de macronecton agrégée et sont potentiellement plus sensibles à l'exploitation halieutique.

### 3.4.5. L'agrégation des thons de sub-surface, phénomène au cœur du système [DCP ancré - macronecton - environnement - pêche]

Le phénomène le plus significatif qui ressort de l'étude hiérarchique du système [DCP ancré - macronecton - environnement - pêche] en Martinique est donc le processus d'agrégation des thons de sub-surface autour des DCP ancrés. Ce phénomène a été observé lors de presque toutes les prospections acoustiques réalisées durant 16 mois autour de 2 DCP ancrés et concerne la quasi-totalité des poissons agrégés autour des DCP.

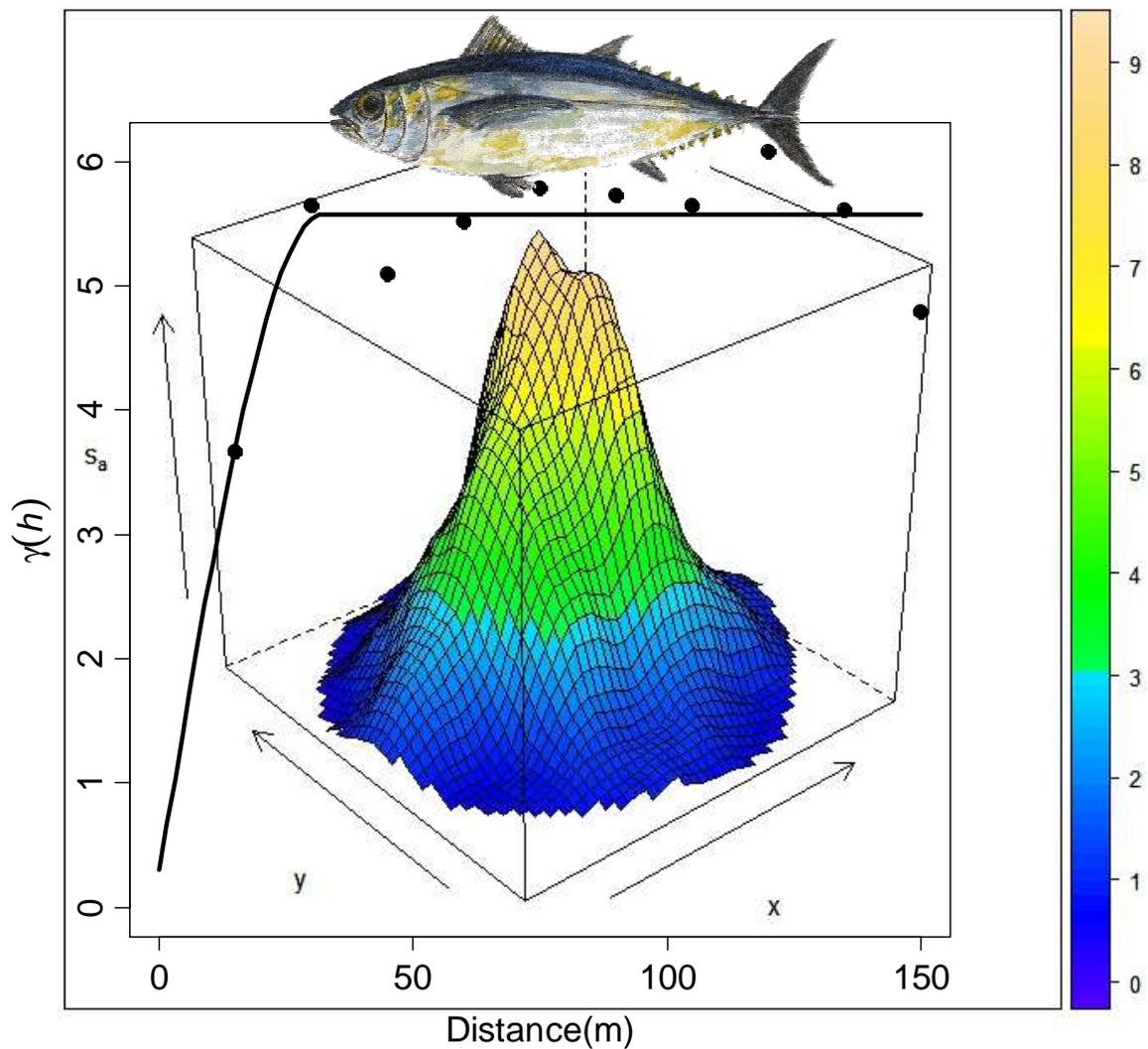
La constance de la présence de l'agrégation autour des DCP étudiés a permis de récolter pour la première fois un grand nombre d'observations *in situ* d'une agrégation de thonidés au cours de nombreux cycles nycthémeraux, parfois consécutifs. La base de données ainsi constituée permet d'aborder l'étude quantitative du comportement agrégatif des thonidés à une échelle presque inexplorée : celle de l'agrégation.

L'importance des dimensions moyennes de l'agrégation de thons de sub-surface et son observation régulière autour des 2 DCP étudiés laisse supposer que ces thons de sub-surface constituent de plus une ressource halieutique majeure pour les îles des Petites Antilles. **Il convient cependant d'évaluer quantitativement l'abondance de cette ressource et l'erreur commise sur cette estimation, afin de pouvoir envisager son exploitation halieutique durable, conformément au code de conduite de la FAO pour une pêche responsable (FAO, 1995).**

La dernière partie de cette thèse est donc consacrée à l'étude quantitative du phénomène d'agrégation des thons de sub-surface autour des DCP ancrés en Martinique. Les objectifs de cette étude seront l'évaluation de la biomasse des agrégations de thons de sub-surface et l'erreur commise sur cette estimation, afin de fournir les premiers éléments scientifiques nécessaires à une gestion durable de la pêche associée aux DCP ancrés aux Petites Antilles.



# CHAPITRE 4. L'agrégation des thons de sub-surface autour de DCP ancrés en Martinique



## 4.1. Introduction

Après avoir caractérisé les différents holons du système [DCP ancré - macronecton - environnement - pêche] en Martinique et étudié leurs interactions dans le plan vertical, nous nous focaliserons dans ce chapitre sur l'étude du phénomène majeur mis en évidence au sein du système : l'agrégation des thons de sub-surface autour du DCP.

**L'objectif de ce chapitre est d'estimer, à partir de nos observations acoustiques, l'abondance maximale des thons agrégés au cours d'un cycle nyctéméral autour d'un DCP ancré, ainsi que la variance d'estimation associée.**

De nombreuses sources d'erreurs plus ou moins corrélées interviennent lors du calcul d'un indice d'abondance acoustique (voir Simmonds et MacLennan, 2005 p. 376 pour une synthèse). Nous avons discuté précédemment les erreurs de mesure (calibration, atténuation due aux mouvements du transducteur, à la couche de bulles de surface, précision des TS) ainsi que les erreurs d'identification des groupes d'espèces. Nous avons conclu que ces erreurs ne devaient pas introduire un biais important dans l'estimation de la densité acoustique des agrégations de thons de sub-surface. L'erreur d'échantillonnage, ou représentativité statistique des échantillons collectés dans la zone géographique prospectée (Rivoirard *et al.*, 2000), intervient en revanche généralement de façon majoritaire dans l'erreur totale commise lors de l'estimation des densités acoustiques (Simmonds et MacLennan, 2005). L'erreur d'échantillonnage découle de la combinaison d'un parcours d'échantillonnage, de la distribution spatiale de la ressource échantillonnée et de la variabilité intrinsèque des densités acoustiques mesurées (Simmonds et MacLennan, 2005).

Un échosondeur vertical fournit un échantillonnage continu le long de l'axe de son faisceau acoustique (cf. § 2.3.3.1). Nous avons donc considéré que les agrégations de thons de sub-surface étaient échantillonnées de façon satisfaisante dans le plan vertical. **L'erreur d'échantillonnage a donc été assimilée à l'erreur commise lors de l'interpolation spatiale entre les portions échantillonnées du système dans le plan horizontal.** Afin de simplifier l'évaluation de l'erreur d'estimation de l'abondance des thons de sub-surface, nous avons donc travaillé sur la distribution spatiale horizontale de la densité acoustique des agrégations de sub-surface. L'erreur d'interpolation spatiale a été évaluée en calculant la variance d'estimation géostatistique, qui quantifie l'erreur d'échantillonnage et les erreurs de mesure aléatoires (Rivoirard *et al.*, 2000; Petitgas, 2001). La géostatistique permet également de calculer par krigeage une moyenne de la densité dans la zone considérée, cette moyenne étant pondérée de façon à minimiser la variance d'estimation (Petitgas et Lafont, 1997; Rivoirard *et al.*, 2000). Cette moyenne krigée a donc été utilisée afin de corriger les effets de l'hétérogénéité du parcours d'échantillonnage en étoile et calculer l'abondance des thons de sub-surface dans la zone. Les méthodes géostatistiques appliquées à l'halieutique seront présentées au § 4.3.

Ces méthodes fonctionnent mieux lorsque la structure spatiale de la variable étudiée demeure relativement constante (Simmonds et MacLennan, 2005). Nous avons donc étudié dans un premier temps la variabilité temporelle de la distribution spatiale horizontale de la densité de thons de sub-surface, afin de définir des strates temporelles au sein desquelles cette distribution spatiale était relativement stable. La forme d'une agrégation animale est une propriété émergente, résultant de décisions collectives prises par les individus qui la constituent, en réponse à leur environnement local (Parrish et Edelman-Keshet, 1999). L'étude de la dynamique temporelle de la surface de densité de l'agrégation de thons de sub-surface nous a donc permis de préciser la dynamique de leur comportement agrégatif.

Une méthode de krigeage universel a ensuite été appliquée à chaque strate où la distribution spatiale de la densité de thons était stable, afin d'estimer l'abondance maximale journalière des thons de sub-surface et l'erreur associée (§ 4.3). Les variances d'estimation de la densité de l'agrégation de sub-surface obtenue avec différents parcours d'échantillonnage ont enfin été comparées.

## 4.2. Etude de la distribution spatiale horizontale de la densité des agrégations de thons de sub-surface

### 4.2.1. Matériel et méthodes

#### 4.2.1.1. Calcul des valeurs de densité acoustique de l'agrégation de thons de sub-surface dans le plan horizontal

- **Extraction des valeurs de densité par écho-intégration par bancs**

Nous avons utilisé le module d'écho-intégration par banc de Movies+ afin d'extraire les valeurs de densité correspondant aux thons de sub-surface détectés de 10 à 200 m de profondeur en 120 kHz. Les ESU utilisées étaient cependant beaucoup plus réduites que dans le chapitre précédent, afin de disposer de la meilleure résolution possible dans le plan horizontal, en vue des analyses géostatistiques. La longueur de l'ESU a été fixée à 5 pings, soit environ 15 m à 6 nœuds. La densité acoustique enregistrée dans une ESU a été attribuée à son centre. Les dimensions de l'ESU ont ainsi été choisies de façon à ce que son centre se trouve toujours dans les limites de l'ESU, en tenant compte de l'incertitude sur le positionnement GPS (cf. § 3.3.3.1).

Ce type d'écho-intégration par banc a été appliqué une première fois sur les prospections réalisées d'avril/mai 2003 (D03) à août 2003 (D06) en adaptant les paramètres d'écho-intégration à chaque prospection, afin d'isoler au mieux les agrégations de macronecton des couches diffusantes. Les paramètres définis pour chaque prospection diurne ont ensuite été moyennés. La procédure d'écho-intégration par banc a été appliquée de nouveau à un sous-échantillon de prospections diurnes en utilisant les paramètres moyennés.

Chaque banc acoustique isolé à partir de l'écho-intégration par banc avec paramètres ajustés visuellement et paramètres moyens a ensuite été attribué à un type et à une section verticale d'agrégation. Les énergies acoustiques totales ( $\sigma_{ag}$ ), attribuées aux agrégations de thons de sub-surface sur l'ensemble du jeu de données, au moyen des deux types d'écho-intégration, ont été calculées. Nous avons ensuite déterminé, pour chaque prospection, le rapport entre le  $\sigma_{ag}$  total attribué à l'agrégation de thons de sub-surface obtenu avec les paramètres d'écho-intégration moyens et le  $\sigma_{ag}$  total obtenu à partir des paramètres ajustés visuellement. **La distribution des valeurs de ce rapport a été étudiée, afin de déterminer si l'énergie totale obtenue avec les paramètres moyens était proche de celle estimée avec les paramètres ajustés (considérée comme la plus précise). Nous avons ainsi validé l'utilisation des paramètres d'écho-intégration moyens, considérés comme plus objectifs.**

Les  $\sigma_{ag}$  des bancs acoustiques attribués à l'agrégation de thons de sub-surface et obtenus avec la méthode d'écho-intégration sélectionnée, ont ensuite été sommés par ESU et rapportés au centre des ESU. Nous avons obtenu une distribution spatiale de l'énergie acoustique des thons de sub-surface pour chaque prospection. L'indice de réflexion surfacique ( $s_a$  en  $m^2.m^{-2}$ ), mesure de la densité acoustique surfacique de chaque ESU, a ensuite été calculé en divisant le  $\sigma_{ag}$  par la longueur de chaque ESU (Diner *et al.*, 2004).

Les longitudes des coordonnées des centres des ESU de chaque prospection ont été multipliées par le cosinus de la moyenne de leurs latitudes, afin de travailler dans une projection géographique plane (Rivoirard *et al.*, 2000). Les coordonnées des centres de ESU de chaque prospection ont enfin été exprimées en référence à la position de la tête du DCP modélisée avec la méthode décrite au § 3.3.4.2.

- **Calcul de la densité acoustique des thons de sub-surface dans les cellules d'une grille régulière définie dans le plan horizontal**

Les mouvements des poissons lors d'une prospection acoustique peuvent biaiser considérablement l'estimation de leur densité acoustique (ICES, 1998; Simmonds et MacLennan, 2005). L'agrégation de sub-surface est une structure relativement dynamique, animée par des mouvements constants et complexes des thons qui la composent (cf. § 3.3.4.4). Afin de réduire le biais causé par le mouvement des thons, nous avons réduit au maximum le rayon et donc la durée des prospections acoustiques.

Nous avons de plus utilisé une grille régulière, constituée de cellules de 15 m de côté, au sein desquelles les densités acoustiques surfaciques des ESU ont été moyennées. L'application de cette grille permettait de rapporter les densités acoustiques au centre des cellules et de réduire ainsi les effets de l'erreur de positionnement GPS (chaque ESU incluant le cercle d'incertitude sur le positionnement GPS de leur centre). Les valeurs de densités acoustiques récoltées dans la même cellule, mais le long de branches différentes du parcours en étoile, correspondaient manifestement à des « états » différents de l'agrégation. **L'utilisation de la grille permettait dans ce cas de lisser les effets des décalages spatio-temporels induits par le caractère non instantané de l'échantillonnage dans le plan horizontal.**

#### 4.2.1.2. *Etude de la variabilité de la distribution spatiale de la densité de l'agrégation de thons de sub-surface*

- **Données et descripteurs utilisés**

La distribution spatiale des thons de sub-surface a été analysée dans la zone de 400 m de rayon autour de la tête du DCP, échantillonnée par les parcours acoustiques en étoile.

Nous avons utilisé dans ce chapitre les prospections réalisées lors des campagnes D03 à D06 et analysées dans le chapitre précédent. La structure des agrégations de thons de sub-surface n'étant pas stationnaire durant les phases crépusculaires, celles-ci ont été exclues de l'analyse. Le tableau ci-dessous présente le nombre de prospections réalisées par classes horaires et legs.

**Tableau 56. Nombre de prospections acoustiques en étoile par classe horaire et DCP réalisées de mai 2003 à août 2003.**

Leg/classe horaire	22-2h	2-6h	6-10h	10-14h	14-18h	18-22h	Total
D03 SP1	1	2	2	2	1	0	8
D03 C1	1	1	1	2	0	1	6
D04 SP1	1	1	2	3	2	2	11
D05 SP1	0	1	2	2	4	0	9
D05 SP2	2	1	1	1	2	1	8
D06 SP1	2	2	4	5	3	4	20
D06 C1	1	1	4	5	4	1	16
<b>Total</b>	<b>8</b>	<b>9</b>	<b>16</b>	<b>20</b>	<b>16</b>	<b>9</b>	<b>78</b>

L'effort d'échantillonnage a été plus important de jour et lors de la campagne D06 au cours de laquelle la durée du leg a été portée de 24 à 48 heures.

**Une distribution spatiale peut être caractérisée par 3 groupes de descripteurs principaux : des statistiques globales telles que la moyenne et la variance des densités dans la zone étudiée, la localisation et la forme des zones de plus forte densité et la régularité de sa surface de densité (Petitgas, 1998).** Nous allons étudier successivement la variabilité de ces trois groupes de descripteurs et leurs corrélations, afin

de définir des strates spatio-temporelles au sein desquelles la distribution spatiale de la densité de thons de sub-surface était relativement stable.

➤ **Moyenne et variance de la densité spatiale horizontale des thons de sub-surface**

Si une valeur de densité acoustique  $z_i$  a été collectée dans chacune des  $n$  cellules échantillonnées au cours d'une prospection en étoile  $t$ , la densité acoustique moyenne  $z_{moy}(t)$  dans la zone échantillonnée ou **densité moyenne zonale** est :

$$z_{moy}(t) = \sum_{i=1}^n \frac{z_i}{n}$$

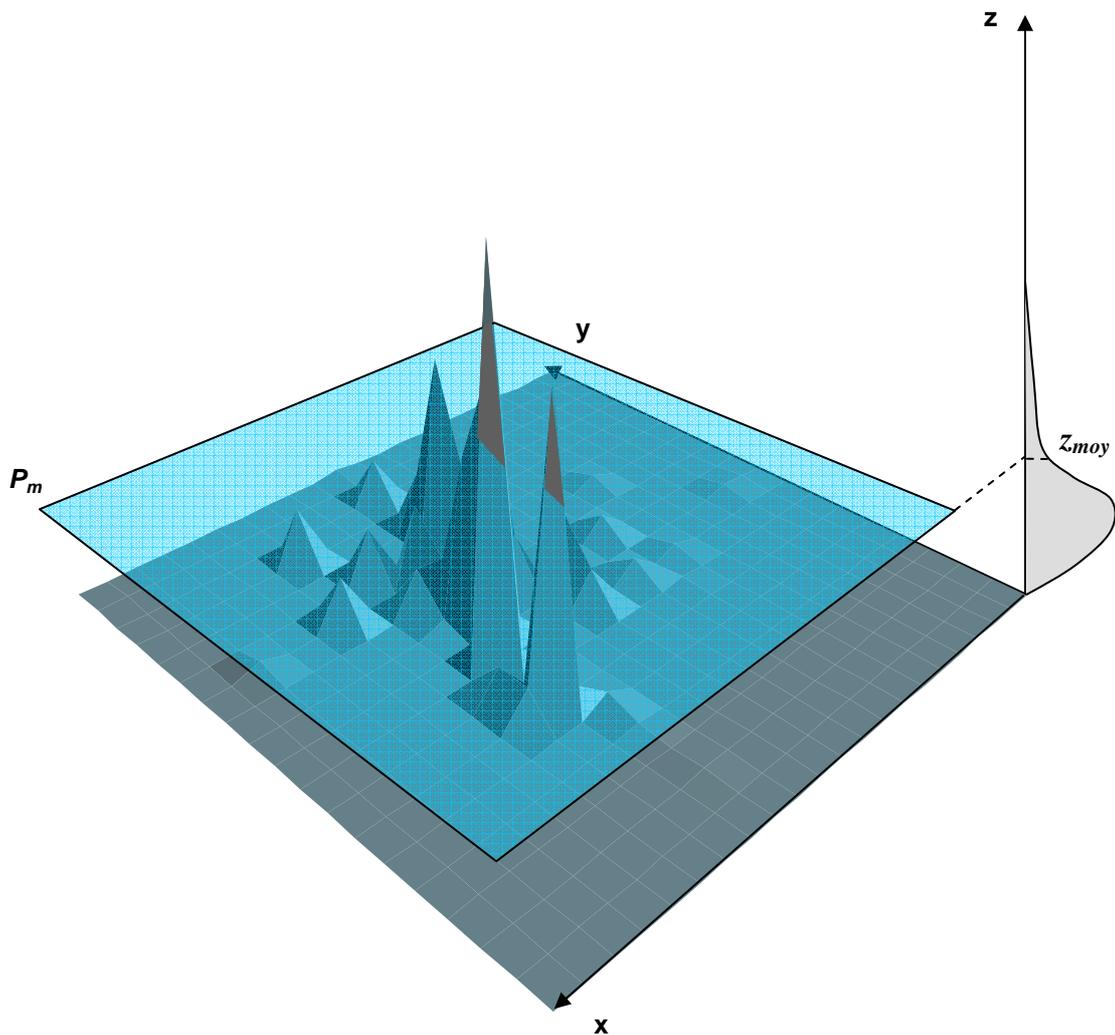
équation 16

La **variance zonale** de cette densité acoustique dans la zone est :

$$\sigma_z^2(t) = \sum_{i=1}^n \frac{(z_i - z_{moy}(t))^2}{n-1}$$

équation 17

Nous avons représenté en 3 dimensions dans la Figure 86 la distribution spatiale de la densité acoustique en thons de sub-surface  $z$ , collectée dans le plan horizontal, lors d'une prospection acoustique en étoile.



**Figure 86. Représentation conceptuelle en 3 dimensions de la distribution spatiale de la densité acoustique de thons de sub-surface collectée lors d'un parcours en étoile. La distribution des valeurs de  $s_a$  est représentée sur l'axe vertical.**

La densité moyenne peut être représentée dans cette figure par un plan  $P_m$  parallèle au plan défini par les axes  $x$  et  $y$ , dont la projection sur l'axe  $z$  vaut  $z_{moy}$ . La variance  $\sigma_z^2$  est la somme des carrés des distances entre les points échantillonnés et le plan  $P_m$ . La variance calculée sur la zone échantillonnée quantifie donc les écarts des valeurs de densités échantillonnées au plan moyen et donc l'hétérogénéité spatiale de la distribution. Comme c'est généralement le cas pour les densités de poissons (Rivoirard *et al.*, 2000), la distribution des valeurs de  $z$  représentée sur l'axe vertical est fortement dissymétrique, avec un grand nombre de valeurs faibles et un petit nombre de très fortes valeurs.

➤ **Localisation et forme de l'agrégation de thons de sub-surface dans le plan horizontal**

La localisation et la forme des zones de plus forte densité peuvent être étudiées au moyen de descripteurs géométriques (Petitgas, 1998), tels le **centre de gravité** (Murawski et

Finn, 1988) et l'**inertie** autour de celui-ci (Atkinson *et al.*, 1997). La position du centre de gravité  $\hat{x}_I$  correspond à la position du centre de l'agrégation de thons de sub-surface. Cette position est calculée à partir des positions géographiques des échantillons  $x_i$ , pondérées par leur valeur de densité acoustique  $z_i$ , selon la formule (Bez, 1997) :

$$\hat{x}_I = \frac{\sum_{i=1}^n x_i z_i}{\sum_{i=1}^n z_i}$$

équation 18

La position du centre de gravité a ensuite été exprimée en coordonnées polaires par la distance à la tête (dDCP) et l'angle par rapport au Nord (GCdir).

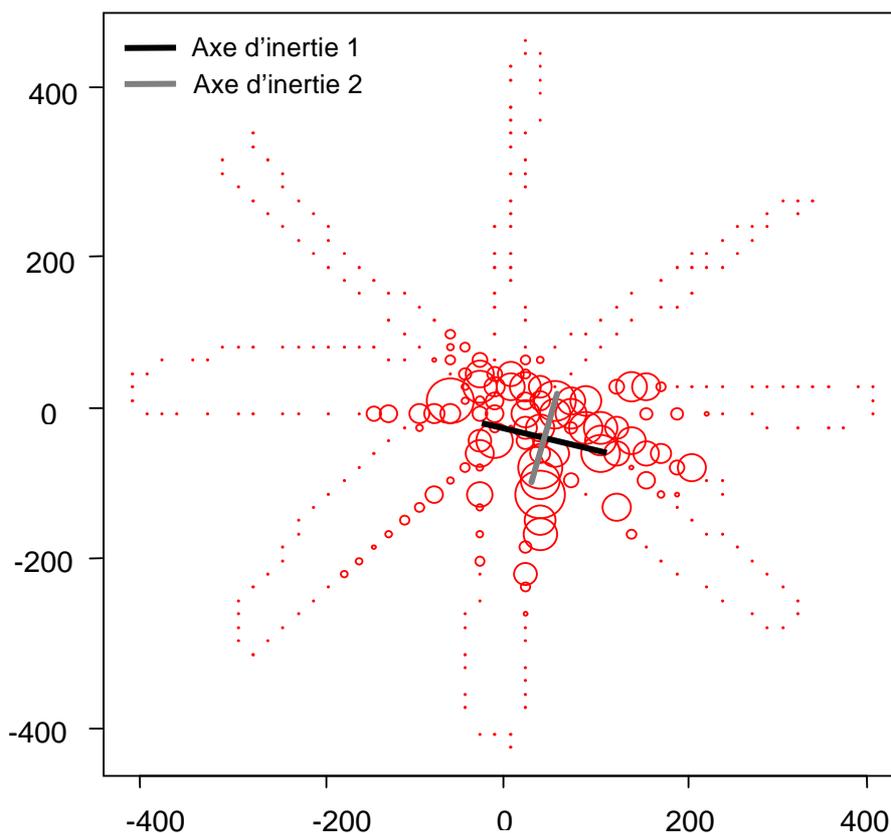
L'inertie est l'analogie d'une variance spatiale, qui traduit la dispersion des échantillons autour du centre de gravité. Elle a été calculée à partir de la formule (Bez, 1997) :

$$\hat{\sigma}_{x_I}^2 = \frac{\sum_{i=1}^n (x_i - \hat{x}_I)^2 z_i}{\sum_{i=1}^n z_i}$$

équation 19

L'inertie peut être décomposée selon 2 axes principaux orthogonaux, qui traduisent les directions préférentielles de dispersion de la distribution spatiale étudiée (anisotropie) (Bez, 1997). Le premier axe traduit la direction où l'inertie est maximale i.e la direction préférentielle d'allongement. Le deuxième axe indique la direction dans laquelle l'allongement de l'agrégation est minimum. Bez (1997) recommande d'utiliser une quantité homogène à une distance, la racine carrée de l'inertie, dans les représentations graphiques des axes.

L'inertie totale et ses axes principaux ont été calculés au moyen du package R d'analyses géostatistiques RGeoS (Renard et Bez, 2005), pour chacune des agrégations de thons de sub-surface étudiée (Figure 87).

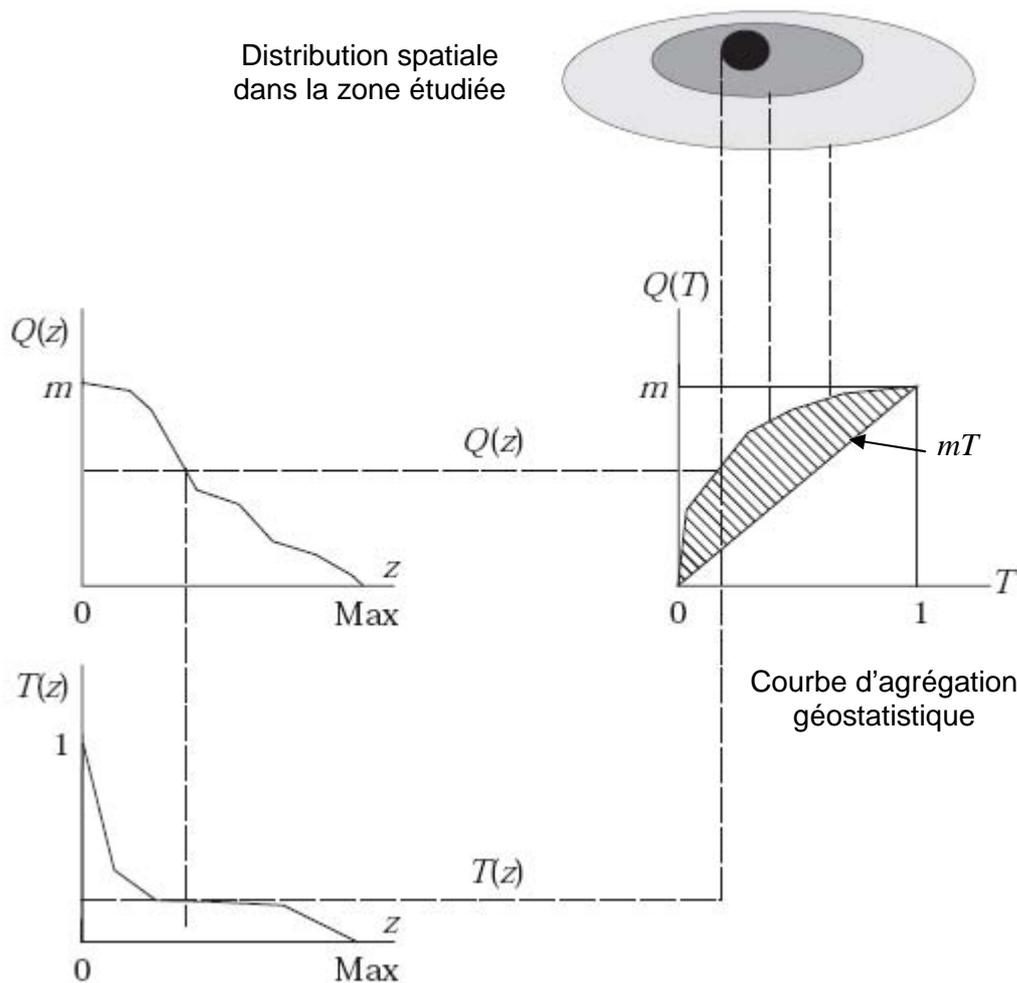


**Figure 87. Exemple de distribution spatiale de la densité acoustique des thons de sub-surface observée lors d'un parcours étoile. Chaque cercle représente un échantillon acoustique dans une cellule de la grille. Le diamètre du cercle est proportionnel à la densité acoustique. Les axes d'inertie sont représentés en trait plein. La position du centre de gravité est donnée par leur intersection. Coordonnées en mètres.**

➤ **Régularité de la distribution de la densité et stratégies spatiales des thons de sub-surface**

Nous avons vu dans le chapitre précédent que des variations de la structure dans le plan vertical de l'agrégation de thons de sub-surface étaient corrélées avec des variations de son abondance. Nous allons étudier ici de façon plus détaillée la stratégie spatiale i.e. la relation entre la densité spatiale locale des thons de sub-surface et la densité moyenne dans la zone échantillonnée (Petitgas, 1994). Nous avons utilisé pour ce faire des **courbes d'agrégation géostatistiques** (Matheron, 1981; Petitgas, 1997; Petitgas, 1998). Ces courbes permettent de comparer simplement des histogrammes de densités observés dans une zone, où la moyenne et la variance globale de la densité varient (Petitgas, 1998).

La méthode est décrite en détail dans Petitgas (1998). Elle consiste à exprimer l'abondance d'une ressource  $Q(z)$  (à l'origine du minéral, dans notre cas des poissons), en fonction de la surface  $T(z)$  des zones de son aire de répartition dans lesquelles la densité est supérieure à un seuil  $z$  (Figure 88).



**Figure 88. Construction graphique des courbes d'agrégations géostatistiques  $Q(T)$  à partir des courbes  $Q(z)$  et  $T(z)$  où  $z$  est un seuil de densité,  $T(z)$  est la portion de l'aire de distribution dans laquelle la densité est supérieure à  $z$ ,  $Q(z)$  est la biomasse de poissons dans la zone. La courbe  $Q(T)$  relie  $Q(z)$  à  $T(z)$  et donne la biomasse maximale qui peut se trouver dans portion  $T$  de la surface totale de la zone. La partie hachurée sous la courbe  $Q(T)$  représente la moitié de l'indice de sélectivité spatiale ( $S_s$ ). Tiré de Petitgas (1998).**

Dans la représentation 3D de la densité de l'agrégation de thons de sub-surface (Figure 86),  $Q(z)$  est l'intégrale des volumes qui se trouvent au dessus d'un plan  $P_z$  parallèle au plan  $P_m$  et dont la projection sur l'axe vertical vaut  $z$ .  $T(z)$  est la somme des aires des intersections de la surface de densité des thons de sub-surface et du plan  $P_z$ .

La diagonale  $mT$  correspond à une distribution de densité homogène dans la zone échantillonnée. La concavité de la courbe  $Q(T)$  ou « **indice de sélectivité spatiale** », ( $S_s$ ) est analogue au coefficient d'asymétrie de la distribution des densités et peut être estimée comme deux fois la surface séparant la courbe de la diagonale  $mT$  (Petitgas, 1998) (Figure 88). Dans notre cas, la moyenne zonale varie d'une prospection à l'autre et il est donc intéressant de calculer également les courbes  $P(T)$ . Ces courbes sont construites de la même façon que les courbes  $Q(z)$ , mais à partir de la grandeur  $P(z)$  qui est la proportion de la biomasse totale présente dans les zones où la densité est supérieure à  $z$  (Petitgas, 1998) :

$$P(z) = \frac{Q(z)}{Q(0)}$$

équation 20

Un indice de sélectivité spatiale  $S_{sp}$  peut être calculé pour les courbes  $P(T)$  de la même façon que pour les courbes  $Q(T)$  (Petitgas, 1998).

Les courbes d'agrégation  $Q(T)$  et  $P(T)$  ont été établies pour chaque prospection acoustique en étoile, à partir des  $n$  valeurs de densité  $z_i$  enregistrées. Les aires d'influences  $a_i$  de chacun des points échantillonnés ont été calculées et les valeurs de  $z_i$  ont été rangées en ordre décroissant. Les courbes  $Q(T)$  et  $P(T)$  ont été calculées à partir des formules (Petitgas, 1998) :

$$Q(Z_p) = \sum_{i=1}^p a_i z_i \quad P(z_p) = \frac{\sum_{i=1}^p a_i z_i}{\sum_{i=1}^n a_i z_i} \quad T(Z_p) = \frac{\sum_{i=1}^p a_i}{\sum_{i=1}^n a_i} \quad \text{où}$$

$z_1 > z_2 > \dots > z_n$

équation 21

Les **aires d'influence spatiale** d'échantillons sont calculées en appliquant une grille très fine sur la zone d'étude. Chaque petite cellule de la grille est ensuite associée à l'échantillon le plus proche et les surfaces des cellules sont sommées, afin de calculer l'aire d'influence de chaque échantillon. Cette aire d'influence peut alors être utilisée pour pondérer spatialement la valeur de l'échantillon et corriger ainsi les effets de plans d'échantillonnage hétérogènes (Isaaks et Strivastava, 1989). Ici, les aires d'influences ont été déterminées uniquement dans un cercle de 50 m de rayon autour de chaque échantillon, afin de ne pas donner une importance disproportionnée aux points situés à l'extrémité des branches du parcours en étoile.

- **Méthodes d'analyse**

La variabilité des descripteurs de la distribution spatiale des thons de sub-surface a été étudiée en relation avec les paramètres de l'environnement qui étaient susceptibles d'exercer un effet dans la plan vertical. Les paramètres de l'environnement retenus sont présentés dans le Tableau 57.

**Tableau 57. Paramètres de l'environnement dont l'influence sur la distribution spatiale a été testée.**

Code variable	Description	Type
DN	Période nyctémérale (D : jour ; N : nuit)	M
hclass4	Classe horaire de 4 heures : 0 = 22-2h ; 4 = 2-6h ; 8 = 6-10h ; 12 = 10-14h ; 16 = 14-18h	M
hclass6	Classe horaire de 6 heures : 3 = 0-6h ; 9 = 6-12h ; 15 = 12-18h ; 21 = 18-0h	M
DCP	DCP prospecté (SP, C)	M
D	Identifiant de la campagne (D03 à D06)	M
curdir	Direction du courant (en degrés)	C
curspd	Vitesse du courant (en nœuds)	C

La direction (curdir) et la vitesse moyenne de déplacement (curspd) de la tête du DCP, calculées pour chaque prospection à partir de la modélisation de sa trajectoire (cf. §

3.3.4.2), ont été utilisées afin d'estimer la courantologie en surface au cours de la prospection. La direction du courant a été exprimée en degrés, la direction du Nord correspondant à 0°.

➤ **Moyenne, variance zonale, inertie et distance du centre de gravité au DCP**

La moyenne et la variance zonales, ainsi que l'inertie et la distance du centre de gravité au DCP par prospection, ont été étudiées dans un premier temps au moyen de statistiques descriptives (boîtes à moustaches). L'objectif était d'identifier des variations liées au DCP, au mois et à l'heure d'observation.

La distribution du rapport entre les valeurs des deux axes d'inertie, calculé pour chaque prospection, a également été étudiée, afin de déterminer le degré d'isotropie de la distribution spatiale de la densité de l'agrégation de thons de sub-surface dans le plan horizontal.

Les moyennes par classe horaire  $h$  de 4 heures, ( $m_z(h)$ ) et par mois  $m$  ( $m_z(m)$ ) de la densité zonale par prospection ont été calculées. Les coefficients de variation des distributions de  $m_z(h)$  et  $m_z(m)$  ont été calculés afin de comparer la variabilité de la densité moyenne de l'agrégation de thons de sub-surface au cours d'un cycle nyctéméral et d'un mois à l'autre.

L'évolution de la moyenne zonale au cours d'un leg a été particulièrement étudiée, afin de préciser l'occurrence temporelle du maximum de densité journalier autour d'un DCP, ainsi que les fluctuations inter-journalières de ce maximum de densité. Les fluctuations inter-journalières du maximum de densité ont été étudiées uniquement à partir des legs pour lesquels la zone autour du DCP avait été échantillonnée pendant au moins 24 h. La moyenne, l'écart-type et le coefficient de variation (CV) des densités maximales journalières ont été calculés pour chacun des legs sélectionnés. La distribution des coefficients de variation des densités maximales journalières de chaque leg a été étudiée afin de quantifier la variabilité inter-journalière du maximum de densité. Cette variabilité inter-journalière a ensuite été comparée aux variabilités journalières et mensuelles.

Des **Modèles Linéaires Généralisés** (GLM) (McCullagh et Nelder, 1999) ont ensuite été utilisés, afin de tester l'effet du DCP, de la campagne, de l'heure de la journée et de la vitesse du courant sur les descripteurs de la distribution spatiale des thons de sub-surface. Les GLM généralisent la régression linéaire, qui suppose une distribution normale des résidus, à d'autres loi de distribution des erreurs (McCullagh et Nelder, 1999). Ces modèles reposent sur le choix d'une loi de la famille exponentielle pour la distribution des erreurs du modèle et d'une fonction de lien qui, appliquée sur l'espérance des observations, permet de linéariser les effets et les rendre additifs. La forme générale d'un GLM est (McCullagh et Nelder, 1999) :

$$g(\mu_i) = X_i \beta \quad \text{où } E(y_i) \equiv \mu_i \text{ et } y_i \sim \text{famille exponentielle}$$

équation 22

avec :  $y$  = variable à modéliser ;  
 $g$  = fonction de lien continue ;  
 $X$  = matrice des variables explicatives ;  
 $\beta$  = matrice des paramètres du modèle.

L'évaluation du modèle ajusté aux données est basée sur l'analyse de la déviance i.e. de la variabilité expliquée par le modèle et de la structure des résidus, qui doit être approximativement normale (Mahevas, 2004). Le test t de Student est utilisé afin de tester si les paramètres  $\beta$  sont significativement non nuls.

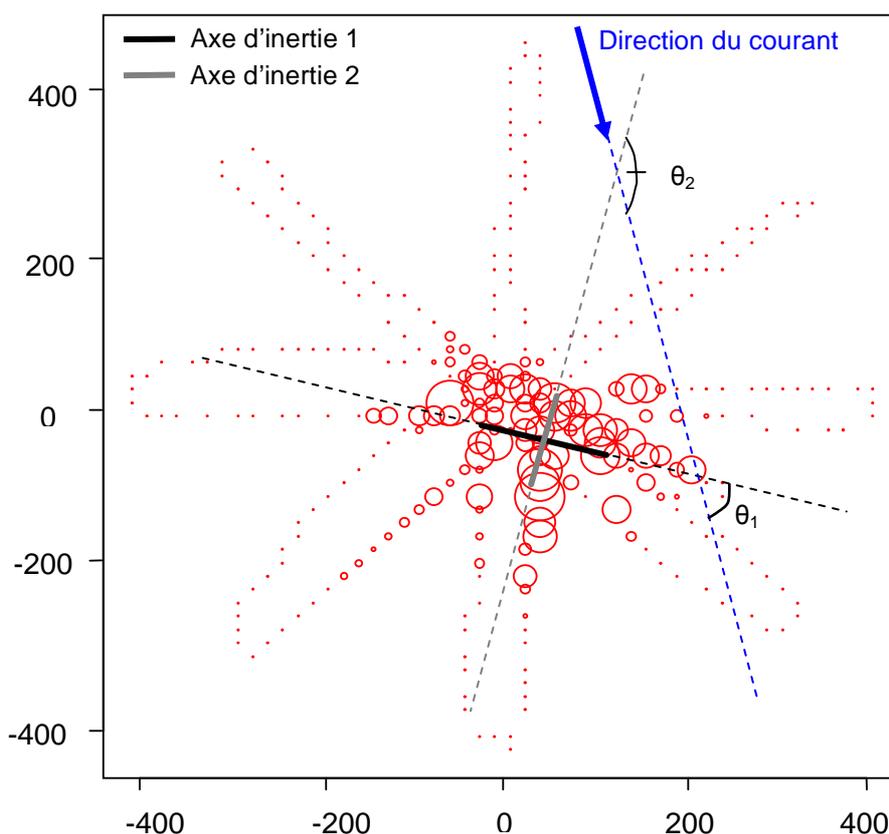
Les GLM permettent ainsi de modéliser des observations discrètes ou continues dont la distribution n'est pas normale, en utilisant le cadre théorique de la régression linéaire. Cette méthode permet donc d'appliquer les tests statistiques classiques.

**Nous n'avons pas utilisé les modèles GLM dans un but prédictif, mais pour explorer les relations qui existent entre la distribution spatiale des thons de sub-surface et les paramètres environnementaux testés.** La contribution des différents paramètres environnementaux à la variabilité des descripteurs de la distribution spatiale des thons de sub-surface a été testée, en comparant la part de déviance expliquée par chacun des termes significatifs du modèle, après inclusion de tous les autres termes dans une table d'analyse de déviance (Mahevas, 2004).

Les différents modèles testés ont été comparés au moyen du Critère d'Information d'Akaike (AIC) (Akaike, 1974). L'indice AIC permet d'évaluer un modèle en terme de déviance expliquée, mais également en terme de parcimonie (nombre de paramètres ou degrés de liberté utilisés minimum). Le modèle avec l'AIC le plus faible est celui qui explique le plus de variance avec le moins de degrés de liberté.

### ➤ *Influence du courant sur le centre de gravité et l'inertie*

Les angles  $\theta_1$  et  $\theta_2$  entre les axes d'inertie de l'agrégation de thons de sub-surface et la direction du courant ont été spécifiquement étudiés, afin de déterminer si le courant avait une influence sur la structure spatiale de l'agrégation dans le plan horizontal (Figure 89).



**Figure 89. Exemple d'analyse des angles entre les axes d'inertie de l'agrégation de thons de sub-surface et la direction du courant. Coordonnées en mètres.**

Nous avons ainsi calculé les **valeurs absolues des cosinus des angles  $\theta_1$  et  $\theta_2$** , qui sont des mesures de la corrélation i.e. de la colinéarité entre les axes d'inertie et le vecteur courant. L'axe d'inertie le plus corrélé avec la direction du courant était celui pour

lequel la valeur absolue du cosinus de l'angle  $\theta_i$  était la plus élevée. Les axes d'inertie étant orthogonaux, les valeurs absolues des cosinus de  $\theta_1$  et  $\theta_2$  sont comprises entre 0.5 (pas de corrélation courant/inertie) et 1 (corrélation maximale entre l'un des axes d'inertie et la direction du courant). La plus forte valeur du coefficient de corrélation ( $c_{max}$ ) entre les axes d'inertie et la direction du courant a ainsi été déterminée pour chaque prospection.

La moyenne de ces valeurs de corrélation maximales par prospection a été utilisée pour estimer l'influence moyenne de la direction du courant sur la dispersion de l'agrégation de thons de sub-surface.

Afin de déterminer si l'agrégation de thons de sub-surface réagissait au courant par une élongation dans une direction privilégiée, nous avons cherché à déterminer si l'un des deux axes d'inertie était corrélé plus fréquemment que l'autre avec la direction du courant. Pour ce faire, un GLM basé sur une loi binomiale, avec comme variables explicatives les paramètres du Tableau 57 a été appliqué à la variable booléenne indiquant si la corrélation entre le premier axe d'inertie et la direction du courant était maximale. **Cette analyse a été menée afin de déterminer si le premier axe d'inertie était préférentiellement corrélé avec le courant pour des valeurs particulières des paramètres de l'environnement.**

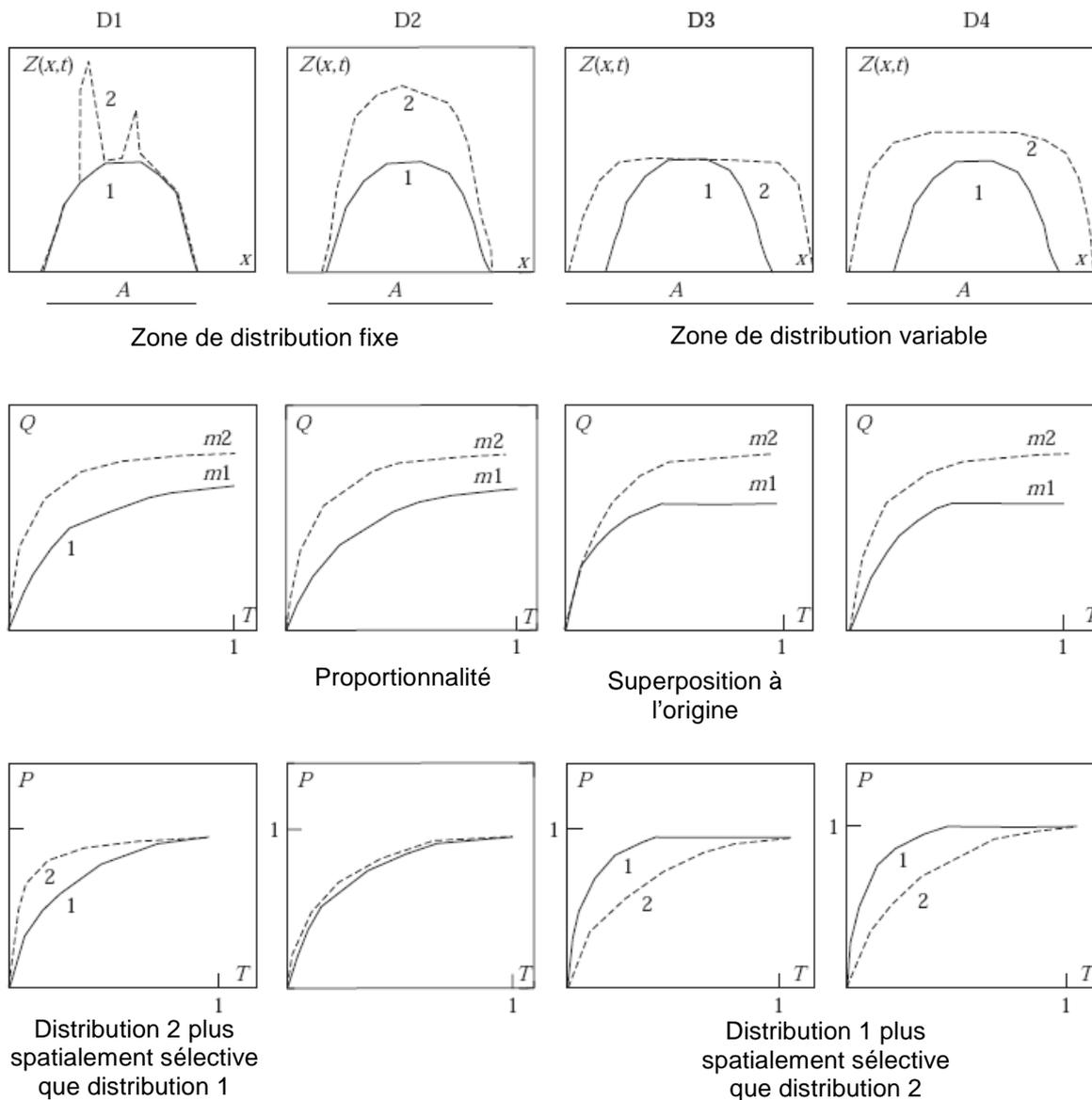
Afin de déterminer si le centre de gravité de l'agrégation était positionné en amont ou en aval du courant par rapport à la tête du DCP, les coordonnées des centres de gravité de l'agrégation de thons de sub-surface ont été exprimées pour chaque prospection dans un référentiel où le courant portait arbitrairement au Sud. La distribution des ordonnées des coordonnées des centres de gravité a été étudiée dans ce référentiel, afin de déterminer si le centre de gravité était positionné en moyenne en amont (valeurs positives) ou en aval (valeurs négatives) du courant.

#### ➤ *Interprétation des courbes d'agrégations géostatistiques*

Quatre modèles principaux ont été proposés pour décrire les variations de la densité locale d'une ressource en fonction des variations de son abondance globale dans sa zone de répartition (Petitgas, 1998) :

- le **modèle à effet local**, dans lequel seule l'abondance de certaines zones bien localisées varie avec l'abondance totale (Petitgas, 1998) (modèle D1 de la Figure 90) ;
- le **modèle proportionnel**, dans lequel la surface occupée par la ressource reste constante et où la densité locale varie proportionnellement à l'abondance globale (Houghton, 1987; Myers et Stokes, 1989; Hilborn et Walters, 1992; Petitgas, 1997) (modèle D2 de la Figure 90) ;
- le **modèle à densité constante**, dans lequel la densité de poissons demeure constante lorsque l'abondance des poissons augmente dans la zone. C'est alors la surface de la zone de distribution de la ressource qui augmente proportionnellement à l'abondance (Iles et Sinclair, 1982; Hilborn et Walters, 1992) (modèle D3 de la Figure 90) ;
- le **modèle en bassin**, dans lequel la densité locale et la surface occupée par la ressource varient avec l'abondance globale (MacCall, 1990). Dans ce modèle, la sélection d'un habitat résulte d'un compromis entre la favorabilité et la densité locale de l'habitat. La densité locale exerce ici un feedback négatif sur la distribution de la densité : plus une zone est densément peuplée, moins elle devient attractive (Shepherd et Litvak, 2004) (modèle D4 de la Figure 90).

**Petitgas (1998) suggère qu'il est possible de déterminer le modèle décrivant la dynamique spatio-temporelle d'une ressource en étudiant l'évolution temporelle des courbes d'agrégation  $Q(T)$  et  $P(T)$  (Figure 90).**



**Figure 90. Caractérisation des 4 modèles décrivant la relation entre densité locale et abondance globale d'une ressource au moyen des courbes d'agrégation géostatistiques. Les courbes 1 et 2 représentent la dynamique d'une surface de densité lorsque l'abondance globale augmente entre un temps  $t_1$  et un temps  $t_2$  ( $t_2 > t_1$ ). Les abscisses  $x$  représentent l'espace, les ordonnées  $Z(x,t)$  représentent la densité de poissons en un point  $x$  au temps  $t$ . Les courbes  $Q(T)$  et  $P(T)$  sont représentées sous les dynamiques spatiales qu'elles caractérisent.  $T$  représente une portion de la surface totale  $A$  de la zone de distribution.  $Q(T)$  représente la biomasse maximale de poissons qui peut être distribuée dans une zone de surface  $AT$  et  $P(T)$  représente la proportion maximale de la biomasse totale présente dans la zone. Adapté de Petitgas (1998).**

Les courbes  $Q(T)$  renseignent sur les niveaux de biomasse respectifs de la ressource aux temps  $t_1$  et  $t_2$ . Une courbe  $P(T)$  avec une concavité plus prononcée indique que la ressource est plus **sélective spatialement** i.e. qu'elle occupe moins de surface. La position respective des courbes  $P(T)$  renseigne ainsi sur l'étendue de la zone de distribution d'une ressource.

**La comparaison de l'évolution des courbes  $P(T)$  et  $Q(T)$  permet d'étudier les variations de l'occupation spatiale de la zone ( $P(T)$ ) par la ressource, en fonction des fluctuations globales de son abondance ( $Q(T)$ ).** Dans la Figure 90, les types de dynamiques spatio-temporelles de la densité sont déduits des positions respectives des courbes d'agrégation géostatistiques, lorsque l'abondance globale augmente de  $t_1$  à  $t_2$ . Si, à l'inverse, l'abondance globale diminue au cours de la période (i.e. si par exemple  $t_2 < t_1$ ), les mêmes courbes  $P(T)$  et  $Q(T)$  sont symétriquement produites par les mêmes types de dynamiques.

En dynamique D3, la densité est identique dans la portion commune des zones de distribution des situations 1 et 2 et le comportement à l'origine des courbes  $Q(T)$  est donc identique (Figure 90). En dynamique D4, la zone de distribution et la densité varient simultanément et les courbes  $Q(T)$  sont donc différentes à l'origine entre les situations 1 et 2. Le comportement des courbes  $Q(T)$  à l'origine permet donc de distinguer les dynamiques D3 et D4 (Figure 90).

Les courbes d'agrégation géostatistiques ne renseignent cependant pas sur la localisation spatiale précise de la ressource. Il est donc nécessaire d'étudier simultanément les courbes d'agrégation et la répartition géographique d'une ressource, afin d'aboutir à un diagnostic complet sur l'évolution spatio-temporelle de sa densité (Petitgas, 1998).

**Nous avons utilisé ce cadre conceptuel afin d'interpréter les dynamiques spatio-temporelles de la densité des thons de sub-surface observées autour des DCP ancrés, au travers des fluctuations des courbes d'agrégation géostatistiques.** Nous avons déterminé dans un premier temps la distribution spatiale moyenne de la densité acoustique de l'agrégation de thons de sub-surface, par classe horaire de 4 heures et par leg. Nous avons ensuite calculé les courbes d'agrégation géostatistiques pour chacune de ces distributions moyennes. Ces courbes ont été utilisées pour étudier la dynamique spatiale des thons de sub-surface autour des DCP au cours d'un cycle nyctéméral et d'un leg à l'autre.

La distribution spatiale de la densité des thons de sub-surface étant très concentrée autour du DCP et relativement isotrope, sa répartition géographique a été étudiée en calculant simplement la densité moyenne par classes de distance de 15 m à partir de la tête du DCP. Les densités des thons de sub-surface les plus fortes étaient de plus généralement observées autour du centre de gravité de l'agrégation et décroissaient en s'éloignant de ce centre. L'abscisse  $T$  des courbes  $P(T)$  et  $Q(T)$  peut donc également être interprétée en terme de distance au centre de gravité.

## 4.2.2. Résultats

### 4.2.2.1. Extraction des valeurs de densité par écho-intégration par bancs

Les résultats de l'écho-intégration par bancs avec paramètres ajustés et moyens ont été comparés pour 46 prospections diurnes réalisées de mai à août 2003. Le  $\sigma_{ag}$  des agrégations de thons de sub-surface définies avec les paramètres moyens représentait en moyenne 96 % du  $\sigma_{ag}$  des agrégations définies avec les paramètres ajustés, avec un écart-type (9%) et un coefficient de variation (9%) faibles (Tableau 58).

**Tableau 58. Statistiques descriptives du rapport (en %) entre le  $\sigma_{ag}$  total des agrégations de thons de sub-surface définies avec les paramètres moyens d'écho-intégration par bancs et le  $\sigma_{ag}$  des mêmes agrégations définies avec les paramètres d'écho-intégration par bancs ajustés.**

Minimum	0.75
1 <sup>er</sup> quantile	0.92
Médiane	0.97
Moyenne	0.96
3 <sup>ème</sup> quantile	1.00
Maximum	1.31
Ecart-type	0.09
CV	0.09
N	46

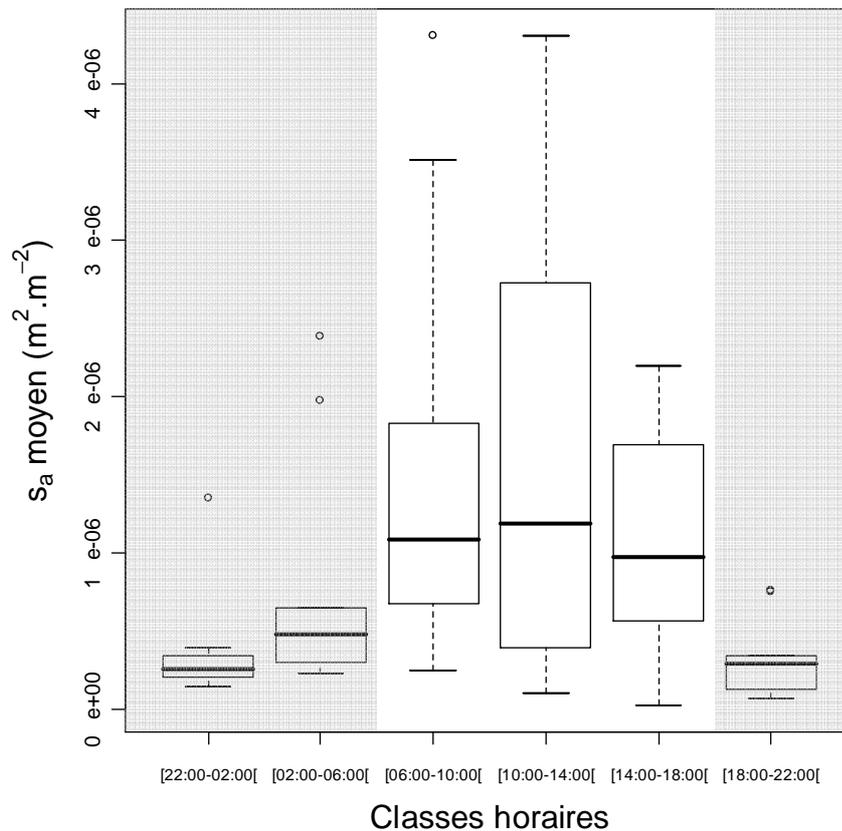
**L'énergie acoustique des agrégations de thons de sub-surface écho-intégrée avec les paramètres moyens définis pendant la période diurne était très proche de l'énergie intégrée avec les paramètres ajustés.** Les paramètres moyens ont donc été utilisés afin de d'évaluer l'énergie acoustique des agrégations de thons de sub-surface diurnes.

### 4.2.2.2. Variabilité des moyennes et variances zonales de la densité de thons de sub-surface

- **Densité moyenne zonale**

- **Variabilité journalière**

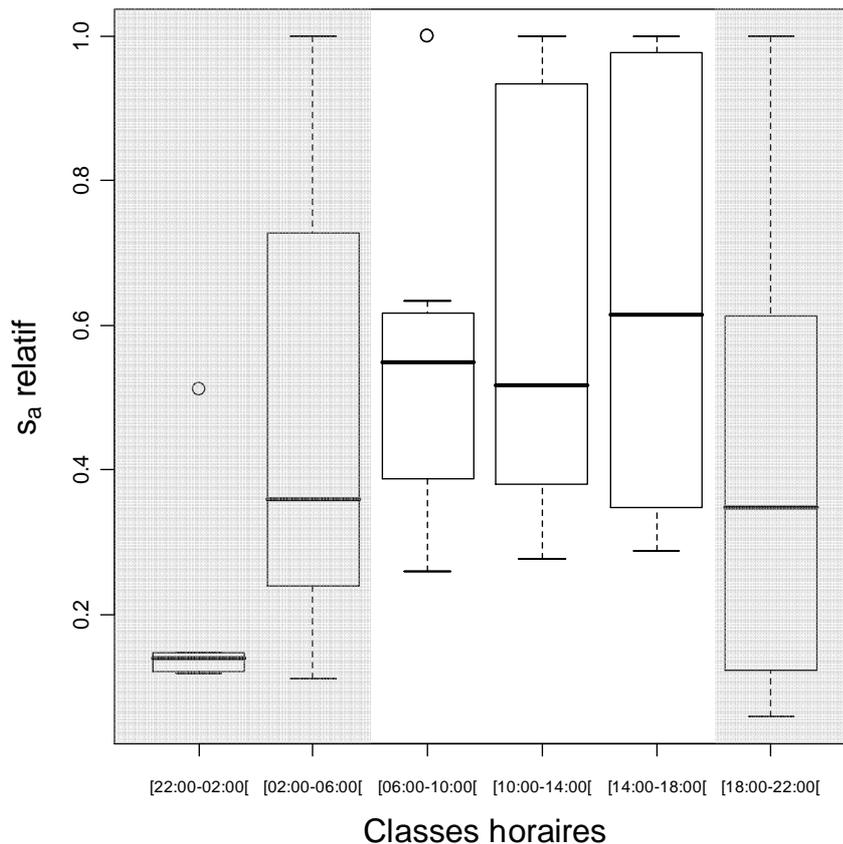
La Figure 91 présente l'évolution de la densité moyenne de l'agrégation de thons de sub-surface en fonction de l'heure de la journée.



**Figure 91. Evolution de la densité acoustique moyenne zonale de l'agrégation de thons de sub-surface en fonction de l'heure de la journée. La phase nocturne est représentée en grisé.**

On constate une augmentation de la moyenne et de la variabilité horaire de la densité de l'agrégation de sub-surface lors de la phase diurne. **La forte variabilité de la densité diurne indique que des agrégations de jour peuvent avoir une densité similaire à celle des agrégations de nuit, comme cela avait déjà été observé lors de l'étude de la structure des agrégations dans le plan vertical (cf. § 3.3.4.3).** Du fait de cette forte variabilité de la densité diurne, aucune différence significative n'est observée entre les prospections de jour et de nuit avec le test de Wilcoxon. **Le maximum de densité moyenne est observé en milieu de journée (entre 10h et 14h) et le minimum en milieu de nuit (entre 22h et 2h).**

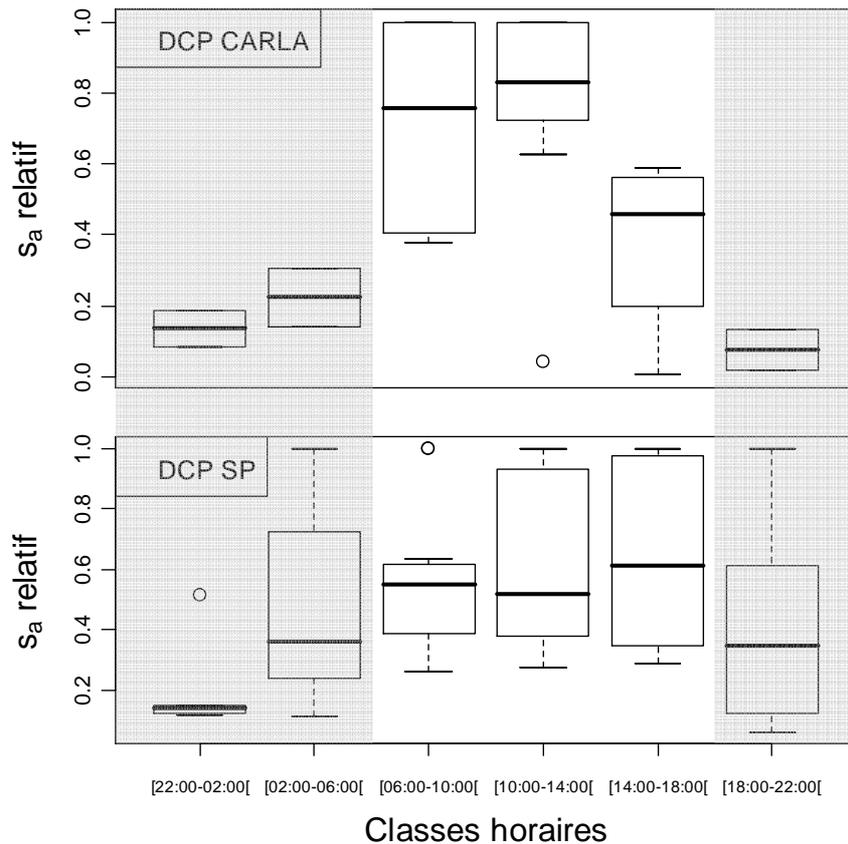
Afin d'éliminer l'influence des différences de densité maximale journalière sur les densités moyennes par classes horaires, les densités moyennes des prospections ont été divisées par la densité moyenne maximale observée durant le cycle nyctéméral (minuit-minuit) auxquelles elles appartenaient. Des moyennes par classes horaires de ces densités relatives sur toutes les prospections ont ensuite été calculées de la même façon que précédemment (Figure 92).



**Figure 92. Evolution de la densité acoustique relative moyenne (1 = maximum journalier) de l'agrégation de thons de sub-surface en fonction de l'heure de la journée. La phase nocturne est représentée en grisé.**

La différence de densité moyenne entre les prospections diurnes et nocturnes apparaît beaucoup plus nettement avec cet indice relatif (Figure 92). Les densités relatives diurnes des thons de sub-surface sont cette fois significativement supérieures aux densités nocturnes au seuil de 1% d'après le test de Wilcoxon.

Des différences de dynamique temporelle des densités relatives sont apparues entre les 2 DCP étudiés (Figure 93).



**Figure 93. Comparaison de l'évolution de la densité acoustique relative moyenne (1 = maximum journalier) de l'agrégation de thons de sub-surface en fonction de l'heure de la journée autour des 2 DCP étudiés. La phase nocturne est représentée en grisé.**

L'augmentation de la densité moyenne diurne semble se produire plus tard autour du DCP hauturier (CARLA), par rapport au DCP côtier (SP). La variabilité temporelle de la densité moyenne apparaît également plus importante autour du DCP côtier. Les maxima de la densité moyenne peuvent être observés dans une plage horaire beaucoup plus large autour du DCP côtier par rapport au DCP hauturier (Figure 93). Les distributions horaires des maxima journaliers de densité autour des 2 DCP ne sont cependant pas significativement différentes au seuil de 5% d'après le test de Wilcoxon.

#### ➤ Variabilité inter-journalière

Deux legs réalisés en mai 2003 (D03 SP) et juin 2003 (D04 SP) n'ont pas été pris en compte pour l'étude de la variabilité inter-journalière de la densité maximale de thons de sub-surface autour des DCP étudiés, car ils ne couvraient pas un cycle de 24 h complet. Les statistiques descriptives des densités maximales journalières sont présentées pour chacun des legs dans le Tableau 59.

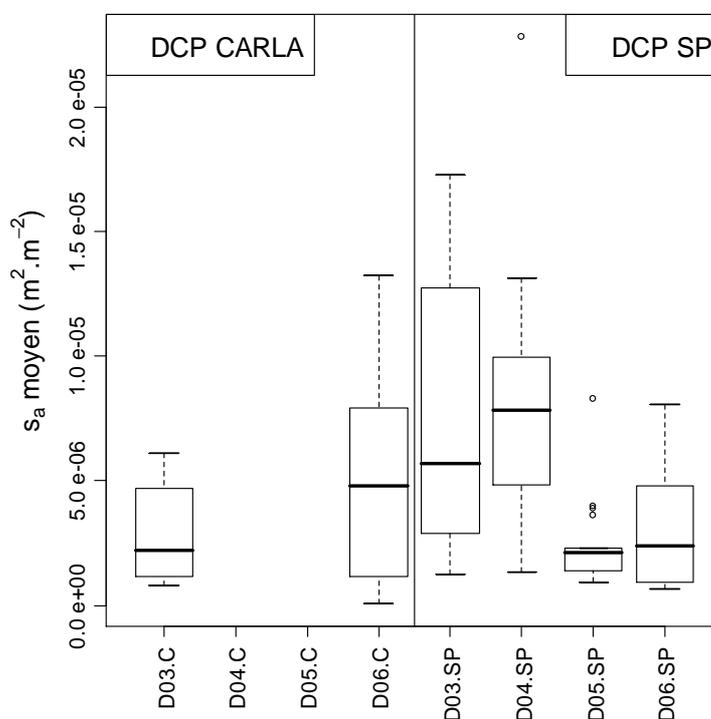
**Tableau 59. Moyenne, écart type et coefficient de variation (CV) des densités maximales journalières observées par leg.**

Leg	Densité maximale moyenne (m <sup>2</sup> .m <sup>-2</sup> )	Ecart-type de la densité maximale moyenne (m <sup>2</sup> .m <sup>-2</sup> )	CV	Durée du leg
D03 CARLA	5.40E-06	1.01E-06	19%	24 h
D05 SP1	3.92E-06	5.47E-08	1%	24 h
D05 SP2	5.19E-06	4.37E-06	84%	24 h
D06 SP	5.77E-06	3.02E-06	52%	48 h
D06 CARLA	9.86E-06	2.91E-06	30%	48 h
<b>Moyenne</b>	<b>6.03E-06</b>	<b>2.28E-06</b>	<b>37%</b>	

Le coefficient de variation permet de comparer la variabilité des maxima journaliers entre les legs de densités maximales moyennes différentes. Sa valeur moyenne indique que des variations de densité maximale journalières de 37 % d'un jour à l'autre autour d'un même DCP sont habituelles. Le CV peut de plus fluctuer considérablement en l'espace de quelques jours : les valeurs minimales et maximales de cet indice ont ainsi été observées lors de deux legs réalisés à 1 jour d'intervalle autour du DCP côtier en juillet 2003 (D05 SP1 et D05 SP2).

Cette variabilité importante de la densité maximale journalière se répercute sur les densités observées lors de chaque cycle diurne et explique une part importante de la forte variabilité des densités moyennes par classe horaire lors des phases diurnes (cf. Figure 91).

➤ **Variabilité mensuelle**



**Figure 94. Evolution de la densité acoustique moyenne zonale de l'agrégation de thons de sub-surface autour des DCP CARLA et SP de mai 2003 à août 2003. En abscisses : identifiant campagne (D03 à D06) et identifiant DCP (C et SP).**

La Figure 94 présente l'évolution de la densité zonale de mai à août 2003 autour des DCP étudiés. La variabilité des densités est forte au cours d'un même mois et les plages de

variations des densités sont assez similaires. Le test apparié de Wilcoxon avec correction de Holm pour les tests multiples ne révèle aucune différence significative mensuelle au seuil de 5% entre les distributions des densités zonales des prospections. Les legs présentant les plus fortes valeurs de densités ont été réalisés lors des campagnes d'avril/mai (D03) et juin 2003 (D04) autour du DCP SP et août 2003 (D06) autour du DCP CARLA. On note la présence d'une valeur extrême de densité très forte en juin 2003 autour du DCP SP. Cette valeur extrême n'est pas liée à un problème de mesure mais traduit la très forte densité de certaines sections verticales acoustiques de l'agrégation de sub-surface observées lors de cette prospection particulière. Les densités zonales moyennes de juillet 2003 (D05) sont les plus faibles observées.

➤ **Comparaison des variabilités journalières, inter-journalières et mensuelles**

Les coefficients de variation de  $m_z(h)$  et  $m_z(m)$  étaient similaires (54 % et 56%). **La variabilité de la densité moyenne de l'agrégation de thons de sub-surface due au comportement nycthémeral des poissons était donc comparable à la variabilité observée d'un mois à l'autre.** Nous avons vu précédemment que le coefficient de variation des fluctuations inter-journalières de la densité valait 37 %.

**La variabilité inter-journalière de la densité moyenne de l'agrégation de thons de sub-surface est donc légèrement plus faible que les variabilités nycthémerales et mensuelles mais demeure d'un ordre de grandeur comparable.**

➤ **Analyse GLM**

Le modèle GLM présentant l'AIC le plus faible inclut les effets jour/nuit (DN) et campagne (D). Il est de la forme :

$$\log(E(z_{moy-i,j})) = \eta_i = \mu + \alpha_{DN-i} + \beta_{D-j} \quad \text{avec } z_{moy} \sim \text{Gamma}$$

où :

$z_{moy-i,j}$  = densité zonale moyenne de la phase nycthémerale  $i$  et de la campagne  $j$  ;

$\mu$  = moyenne des  $z_{moy}$  ;

$\alpha_{DN-i}$  = coefficient de la phase nycthémerale  $i$  ;

$\beta_{D-j}$  = coefficient de la campagne  $j$ .

Ce modèle explique 38% de la déviance des densités moyennes et la distribution des résidus est approximativement normale. Les paramètres significatifs sont l'ordonnée à l'origine  $\mu$ , et les coefficients des modalités nuit et campagne D05 (juillet 2003).

**Tableau 60. Table d'analyse de la déviance du modèle GLM de la densité zonale moyenne des thons de sub-surface.**

Effet	Degrés de liberté (ddl)	% de la déviance totale expliqué	% de la déviance totale expliqué par ddl
D	3	17%	6%
DN	1	21%	21%

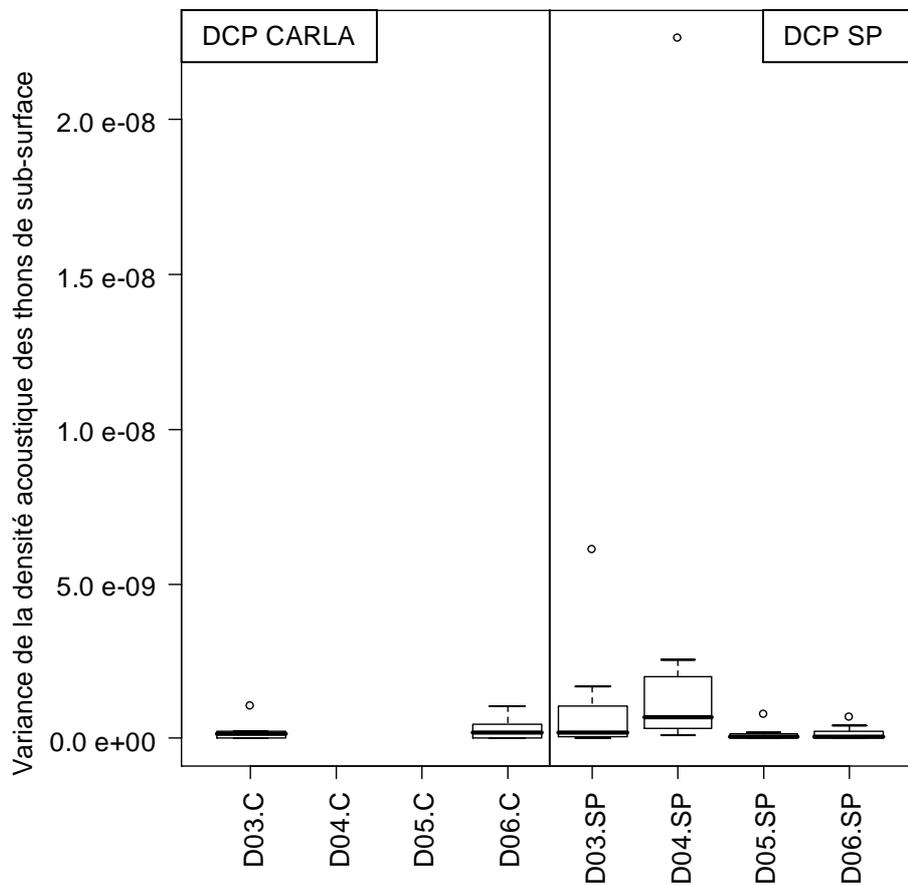
Les résultats de l'analyse de déviance indiquent que les effets campagne (D) et jour/nuit (DN) contribuent à expliquer des parts équivalentes de la déviance totale (Tableau 60).

Cette analyse confirme que le cycle nyctéméral et les fluctuations mensuelles influent de façon importante sur la densité moyenne zonale de l'agrégation de thons de sub-surface. En revanche, l'effet DCP n'est pas significatif dans le modèle. Les densités prédites avec le modèle pour la phase nocturne et la campagne D05 (juillet 2003) étaient inférieures respectivement aux densités diurnes et aux densités des autres campagnes. Ce résultat confirme que la densité zonale diminue la nuit et était globalement faible en juillet 2003.

- Variance zonale de la densité

- Variabilité mensuelle

La Figure 95 présente l'évolution mensuelle de la variance de la densité moyenne zonale de l'agrégation de thons de sub-surface de mai à août 2003.

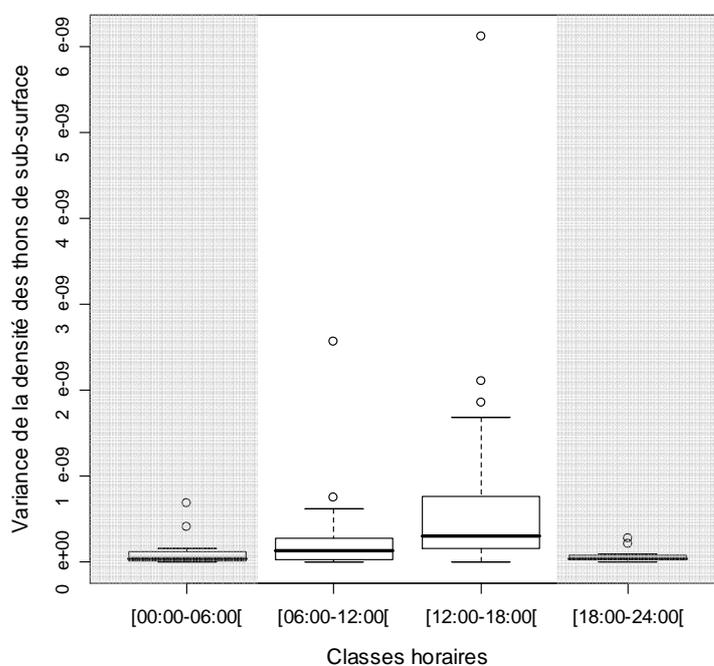


**Figure 95. Evolution de la variance de la densité acoustique moyenne de l'agrégation de thons de sub-surface autour des DCP CARLA et SP de mai 2003 à août 2003. En abscisses : identifiant campagne (D03 à D06) et identifiant DCP (C et SP).**

La variance de la densité zonale apparaît plus importante autour du DCP côtier (SP) mais la différence n'est pas significative au seuil de 5% d'après le test de Wilcoxon. La valeur extrême très forte observée lors de la campagne de juin 2003 autour du DCP SP a été enregistrée lors de la prospection ayant produit la valeur extrême de densité moyenne détectée précédemment. Les variances zonales les plus élevées ont été observées au cours des legs où la densité moyenne zonale était la plus forte (D03.SP, D04.SP et D06.C).

### ➤ Variabilité journalière

La Figure 96 présente l'évolution de la variance zonale de la densité de thons de sub-surface en fonction de l'heure de la journée. La valeur extrême identifiée lors du leg D04 SP a été retirée de cette figure pour plus de lisibilité.



**Figure 96. Evolution de la variance de la densité acoustique moyenne de l'agrégation de thons de sub-surface au cours du cycle nyctéméral. La phase nocturne est représentée en grisé.**

Le maximum horaire de la variance zonale de la densité de thons de sub-surface correspond globalement au maximum horaire de la densité zonale (classe horaire 12h-18h). **Ce résultat confirme que l'hétérogénéité spatiale de la distribution de densité des thons de sub-surface augmente avec la biomasse totale présente autour du DCP.**

Des valeurs extrêmes fortes sont observées lors de la phase diurne, particulièrement dans de la plage horaire où sont généralement observés les maxima de densité journaliers. **La présence de ces valeurs extrêmes fortes indique que l'hétérogénéité spatiale de la densité de thons de sub-surface peut être très importante lors de prospections ponctuelles. L'analyse détaillée des prospections comportant ces valeurs extrêmes montre qu'elles sont réparties sur l'ensemble des legs et des périodes diurnes étudiés et qu'elles sont caractérisées par la présence d'agrégations de thons de sub-surface de type 2 (cf § 3.3.4.3). Nous avons vu que les agrégations de thons de sub-surface de ce type sont caractérisées par une densité plus forte que les agrégations de type 1 (cf. § 3.3.4.3). Ces valeurs extrêmes de la variance zonale de la densité de thons de sub-surface sont donc manifestement causées par de très fortes valeurs locales de la densité des agrégations de sub-surface.**

### ➤ Analyse GLM

Le modèle GLM présentant l'AIC le plus faible inclut les effets jour/nuit (DN) et campagne (D). Il est de la forme :

$$\log(E(\sigma_{i,j}^2)) = \eta_i = \mu + \alpha_{DN-i} + \beta_{D-j} \text{ avec } \sigma_{i,j}^2 \sim \text{Gamma}$$

où :

$\sigma_{i,j}^2$  = variance zonale moyenne de la phase nyctémérale  $i$  et de la campagne  $j$  ;

$\mu$  = moyenne des  $\sigma_{i,j}^2$  ;

$\alpha_{DN-i}$  = coefficient de la phase nyctémérale  $i$  ;

$\beta_{D-j}$  = coefficient de la campagne  $j$ .

Ce modèle explique 55% de la variance de la variance zonale et la distribution des résidus est normale. Les paramètres significatifs sont l'ordonnée à l'origine  $\mu$ , et les coefficients des modalités nuit et des campagnes D05 (juillet 2003) et D06 (août 2003).

**Tableau 61. Table d'analyse de la déviance du modèle GLM de la variance zonale de la densité des thons de sub-surface.**

Effet	Degrés de liberté (ddl)	% de la déviance totale expliqué	% de la déviance totale expliqué par ddl
D	3	34%	11%
DN	1	15%	15%

L'effet campagne contribue à expliquer deux fois plus de la déviance totale que l'effet jour/nuit, mais avec 2 degrés de liberté de plus. La part de déviance expliquée par degré de liberté est équivalente (Tableau 61).

**Cette analyse prouve que le cycle nyctéméral et les fluctuations mensuelles influent de façon significative sur la variance de la densité de l'agrégation de thons de sub-surface.** En revanche, l'effet DCP n'est pas significatif dans le modèle. Les variances zonales prédites avec le modèle pour la phase nocturne et les campagnes D05 (juillet 2003) et D06 (août 2003) étaient inférieures respectivement aux variances diurnes et aux densités des autres campagnes. **Ce résultat confirme que la variance de la densité de thons de sub-surface diminue la nuit et était relativement faible en juillet et août 2003.**

- **Bilan**

Les résultats des analyses de la variabilité des moyennes et variances zonales de la densité de thons de sub-surface peuvent être synthétisés comme suit :

- la moyenne zonale de la densité et donc la biomasse de l'agrégation de sub-surface étaient significativement plus élevées lors de la phase diurne et plus faibles en juillet 2003 ;
- **les effets journaliers et mensuels contribuent de façon équivalente à la variabilité de la densité zonale ; la variabilité inter-journalière est légèrement plus faible que les variabilités journalières et mensuelles;**
- des différences statistiquement non significatives ont été observées entre les dynamiques temporelles de la densité zonale autour des DCP côtiers et hauturiers ;
- la variance zonale de la densité i.e. l'hétérogénéité spatiale de la densité était significativement plus élevée lors de la phase diurne et plus faible en juillet et août 2003 ;
- **des valeurs extrêmes très élevées des densités et variances zonales ont été détectées épisodiquement lors de toute la période étudiée. Ces valeurs extrêmes seraient liées à la présence d'agrégations de sub-surface comportant des portions très denses.**

#### 4.2.2.3. *Centre de gravité et inertie*

- **Distance du centre de gravité de l'agrégation de sub-surface au DCP**

Le tableau ci-dessous présente les statistiques descriptives de la distance du centre de gravité de l'agrégation de sub-surface à la tête du DCP issues des 97 prospections acoustiques réalisées de mai à août 2003. La distribution des distances est approximativement normale.

**Tableau 62. Statistiques descriptives de la distance du centre de gravité de l'agrégation de sub-surface à la tête du DCP (en mètres).**

Minimum	1
1 <sup>er</sup> quantile	16
Médiane	33
Moyenne	33
3 <sup>ème</sup> quantile	47
Maximum	69
Ecart-type	17
CV	0.53
N	97

La moyenne des distances du centre de gravité à la tête du DCP est significativement supérieure à zéro au seuil de 0.01% d'après le test de Student.

Un modèle linéaire ajusté sur ces distances au DCP avec comme variables explicatives les effets DCP, campagne et leur effet croisé, la vitesse du courant et l'effet jour/nuit explique une faible part de la variance totale (23%). Le seul effet significatif est l'effet DCP. La distance moyenne du centre de l'agrégation de sub-surface au DCP est

significativement supérieure autour du DCP hauturier (moyenne : 41 m) par rapport au DCP côtier (moyenne : 28 m).

- **Influence du courant sur la distribution spatiale de l'agrégation de thons de sub-surface**

Les statistiques descriptives du coefficient de corrélation maximum de chaque prospection entre les directions du courant et des axes d'inertie indiquent une forte corrélation moyenne (0.9) entre l'un des axes d'inertie et la direction du courant (Tableau 63). **La distribution spatiale de l'agrégation de thons de sub-surface est donc influencée dans le plan horizontal par la direction du courant de surface.**

**Tableau 63. Statistiques descriptives de la valeur absolue du coefficient de corrélation maximum  $c_{max}$  entre la direction du courant et les axes d'inertie de chaque prospection.**

Minimum	0.71
1 <sup>er</sup> quantile	0.82
Médiane	0.93
Moyenne	0.90
3 <sup>ème</sup> quantile	0.99
Maximum	1.00
Ecart-type	0.10
CV	0.11
N	97

La corrélation entre la direction du courant et le premier axe d'inertie était maximale dans 47% des prospections. Aucun des axes d'inertie n'était corrélé préférentiellement avec la direction du courant : **l'axe de dispersion maximal de l'agrégation était donc alternativement colinéaire et orthogonal à la direction du courant.**

Le modèle GLM appliqué sur la variable aléatoire binomiale décrivant l'occurrence des corrélations maximales entre le premier axe d'inertie et la direction du courant n'a mis en évidence aucun effet significatif et expliquait très peu de déviance. **Les analyses réalisées n'ont donc pas permis de mettre en évidence des effets environnementaux déterminant l'orientation de l'un des 2 axes d'inertie dans la direction du courant.**

**Tableau 64. Statistiques descriptives de l'ordonnée du centre de gravité des agrégations de sub-surface dans le référentiel orienté avec un courant portant arbitrairement au Sud.**

Minimum	-64.18
1 <sup>er</sup> quantile	-7.42
Médiane	7.53
Moyenne	5.45
3 <sup>ème</sup> quantile	20.30
Maximum	50.94
Ecart-type	22.09
CV	4.06
N	97

La moyenne des ordonnées du centre de gravité des agrégations de sub-surface dans le référentiel orienté en fonction du courant est positive (5.5 m). Cette moyenne n'est cependant significativement supérieure à zéro qu'au seuil de 18% d'après le test de

Wilcoxon. Ce résultat ne permet pas de confirmer statistiquement que le centre de gravité de l'agrégation de sub-surface est en moyenne situé en amont du courant.

- Inertie

- *Anisotropie de la distribution spatiale de l'agrégation de thons de sub-surface*

Le tableau ci-dessous présente les statistiques descriptives du rapport entre l'inertie des 2 axes principaux de l'agrégation de thons de sub-surface.

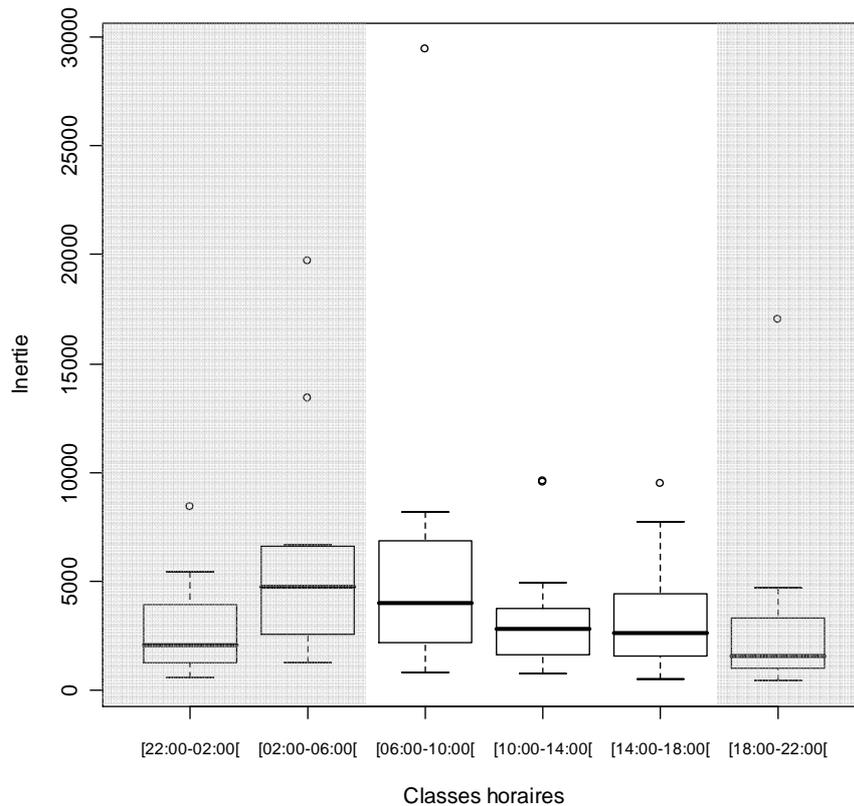
**Tableau 65. Statistiques descriptives du rapport entre l'inertie expliquée par le deuxième et le premier axe principal d'inertie.**

Minimum	0.01
1 <sup>er</sup> quantile	0.32
Médiane	0.47
Moyenne	0.46
3 <sup>ème</sup> quantile	0.61
Maximum	0.91
Ecart-type	0.22
CV	0.47
N	97

Le deuxième axe représente en moyenne 46% de l'inertie du premier axe, ce qui indique que l'agrégation est en moyenne deux fois plus étirée dans le sens du premier axe que dans le sens du deuxième. **La distribution spatiale de l'agrégation de thons de sub-surface est donc en moyenne relativement anisotrope.**

- *Variabilité journalière*

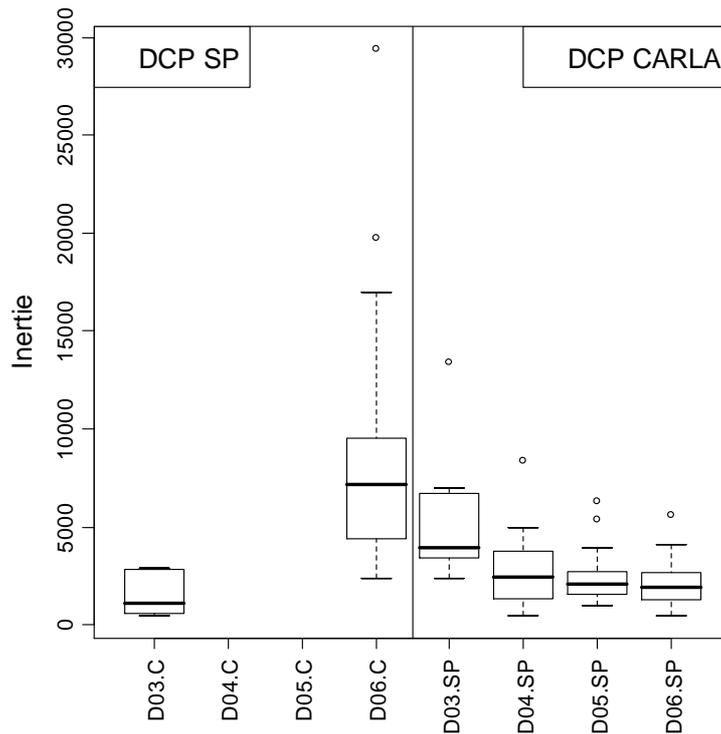
La Figure 97 présente l'évolution de l'inertie zonale de la densité de thons de sub-surface en fonction de l'heure de la journée.



**Figure 97. Evolution de l'inertie de la distribution spatiale de la densité acoustique des thons de sub-surface au cours du cycle nyctéméral. La phase nocturne est représentée en grisé.**

Dans la zone de 400 m de rayon autour de la tête du DCP ancré, l'inertie i.e. l'extension de la distribution spatiale de la densité des thons de sub-surface est maximale en fin de nuit et début de matinée (Figure 97). Aucune différence significative entre les inerties observées lors des différentes classes horaires n'a cependant été mise en évidence au moyen du test de Wilcoxon.

➤ **Variabilité mensuelle**



**Figure 98. Evolution de l'inertie de la distribution spatiale de la densité acoustique des thons de sub-surface autour des DCP CARLA et SP de mai 2003 à août 2003. En abscisses : identifiant campagne (D03 à D06) et identifiant DCP (C et SP).**

Les agrégations de sub-surface les plus étendues dans le plan horizontal ont été observées en août 2003 autour du DCP hauturier (D06 C) et avril/mai 2003 autour du DCP côtier (D03 SP).

➤ **Analyse GLM**

Le modèle GLM présentant l'AIC le plus faible inclut les classes horaires de 4 heures (hclass4) et l'effet campagne (D). Il est de la forme :

$$\log(E(\sigma_{i,j}^2)) = \eta_i = \mu + \alpha_{hclass4-i} + \beta_{D-j} \quad \text{avec } \sigma_{i,j}^2 \sim \text{Gamma}$$

où :

$\sigma_{i,j}^2$  = variance zonale moyenne de la phase nyctémérale  $i$  et de la campagne  $j$  ;

$\mu$  = moyenne des  $\sigma_{i,j}^2$  ;

$\alpha_{hclass4-i}$  = coefficient de la classe horaire  $i$  ;

$\beta_{D-j}$  = coefficient de la campagne  $j$ .

Ce modèle explique 57% de la déviance de la variance zonale et la distribution des résidus est normale. Les paramètres significatifs sont l'ordonnée à l'origine  $\mu$ , et les coefficients des modalités DCP SP, des campagnes D05 (juillet 2003) et D06 (août 2003) et de l'interaction D06 :SP.

**Cette analyse prouve que le DCP et les fluctuations mensuelles influent de façon significative sur l'inertie de la densité de l'agrégation de thons de sub-surface.**

Le cycle nyctéméral n'est pas significatif dans le modèle. Les inerties prédites avec le modèle pour le DCP SP et la campagne D05 (juillet 2003) étaient inférieures respectivement aux inerties prédites pour le DCP CARLA et aux densités des autres campagnes. L'inertie prédite pour la campagne D06 (août 2003) était supérieure à celle des autres campagnes. **Ces résultats confirment que l'inertie de la densité de thons de sub-surface était relativement faible autour du DCP SP et en juillet 2003 et plus forte en août 2003.**

- **Bilan**

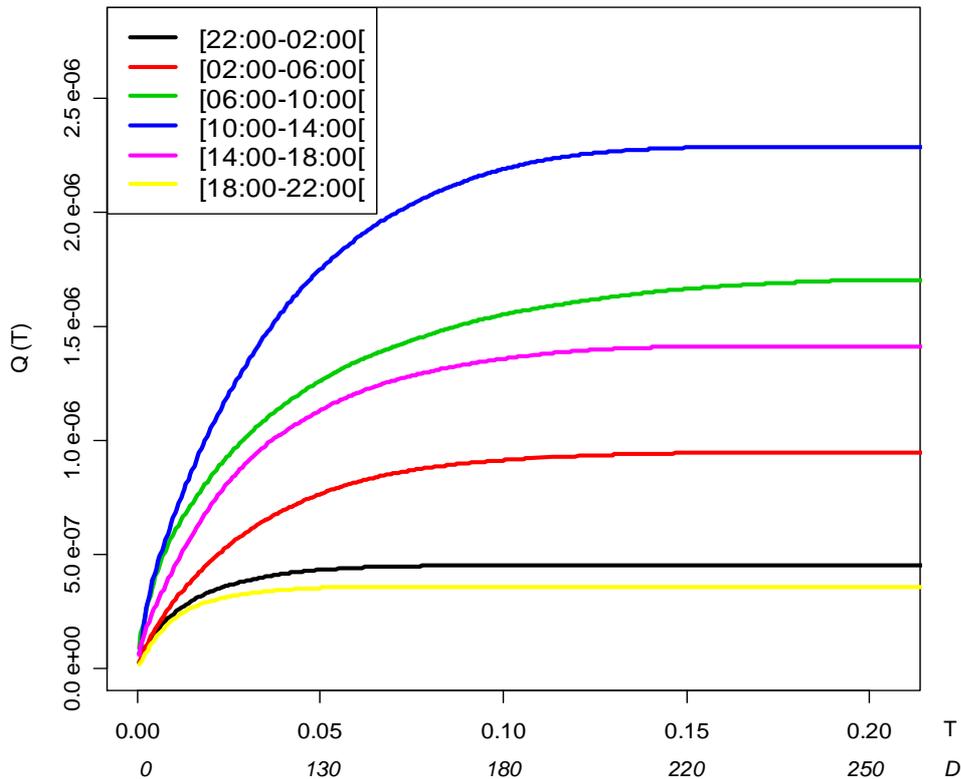
Les résultats des analyses de la variabilité de la position du centre de gravité et de l'inertie de la distribution des thons de sub-surface peuvent être synthétisés comme suit :

- le centre de gravité de l'agrégation de thons de sub-surface est décalé par rapport à la tête du DCP d'une trentaine de mètres en moyenne. Il est généralement situé en amont du courant, même si cette dernière assertion n'a pas pu être validée statistiquement ;
- L'un des axes d'extension maximale de l'agrégation de sub-surface est corrélé avec la direction du courant, telle qu'évaluée à partir des positions de la tête du DCP. La direction du courant est corrélée indifféremment avec le premier ou le deuxième axe d'extension spatiale de l'agrégation ;
- l'inertie i.e. l'extension spatiale de l'agrégation de thons de sub-surface était significativement plus importante autour du DCP CARLA et en août 2003 et plus faible autour du DCP SP et en juillet 2003 ;
- l'inertie de l'agrégation de sub-surface est également apparue qualitativement plus importante en fin de phase nocturne/début de période diurne.

#### **4.2.2.4. Courbes d'agrégation géostatistiques**

- **Variabilité de la structure spatiale journalière de l'agrégation de thons de sub-surface**

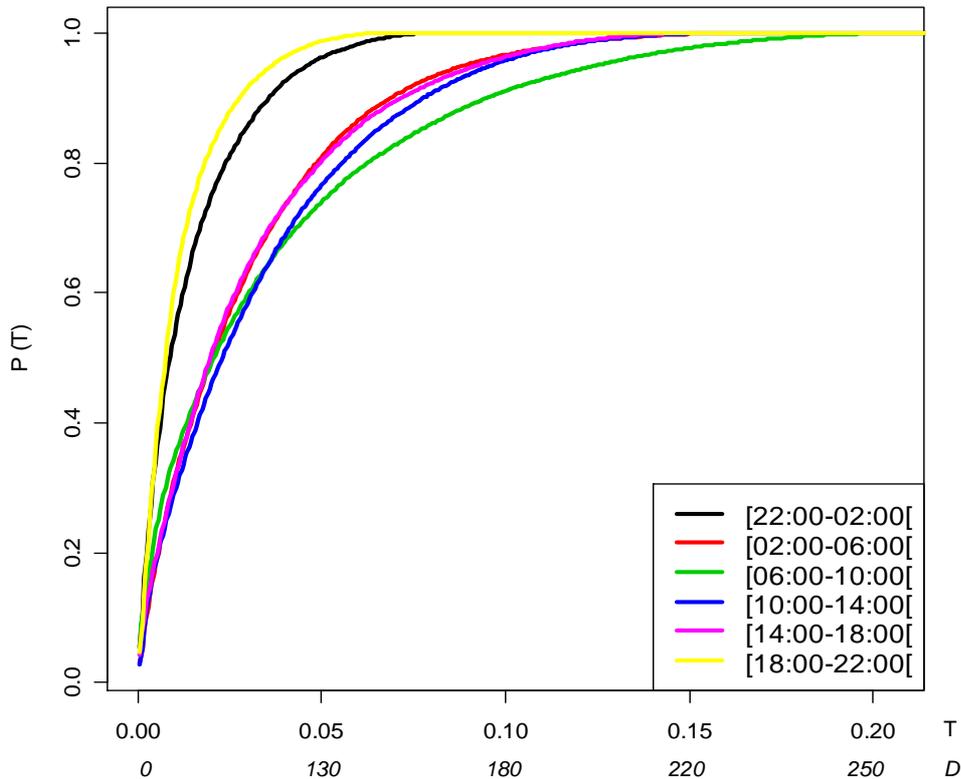
La Figure 99 présente les courbes d'agrégation géostatistiques  $Q(T)$  par classes horaires de 4 heures. Ces courbes ne sont représentées que dans la zone de distribution moyenne de l'agrégation de sub-surface (un disque de 250 m de rayon autour du centre de gravité de l'agrégation).



**Figure 99. Courbes d'agrégation géostatistiques  $Q(T)$  par classes horaires.  $T$  est le pourcentage de la surface totale échantillonnée,  $D$  le rayon du disque de surface équivalente à  $T$  et centré sur le centre de gravité de l'agrégation (en m).  $Q(T)$  est exprimé en  $m^2$  de surface acoustique réfléchissante par  $m^2$ .**

Les courbes  $Q(T)$  par classes horaires présentées ci-dessus synthétisent les résultats obtenus lors de l'analyse de la densité zonale de l'agrégation de thons de sub-surface : l'abondance globale dans la zone étudiée augmente du lever du soleil (2h-6h) jusqu'en milieu de journée (10h-14h). L'abondance globale diminue ensuite jusqu'à la nuit où elle est minimale (18h-2h). **L'abondance globale en milieu de phase diurne est environ quatre fois plus élevée que celle observée en milieu de phase nocturne.**

La Figure 100 présente les courbes d'agrégation géostatistiques  $P(T)$  par classes horaires de 4 heures. Comme précédemment, ces courbes ne sont représentées que dans la zone de distribution moyenne de l'agrégation de sub-surface.



**Figure 100. Courbes d'agrégation géostatistiques  $P(T)$  par classe horaire de 4 heures.  $T$  est le pourcentage de la surface totale échantillonnée,  $D$  le rayon du disque de surface équivalente à  $T$  et centré sur le centre de gravité de l'agrégation (en m).  $P(T)$  est exprimé en pourcentage.**

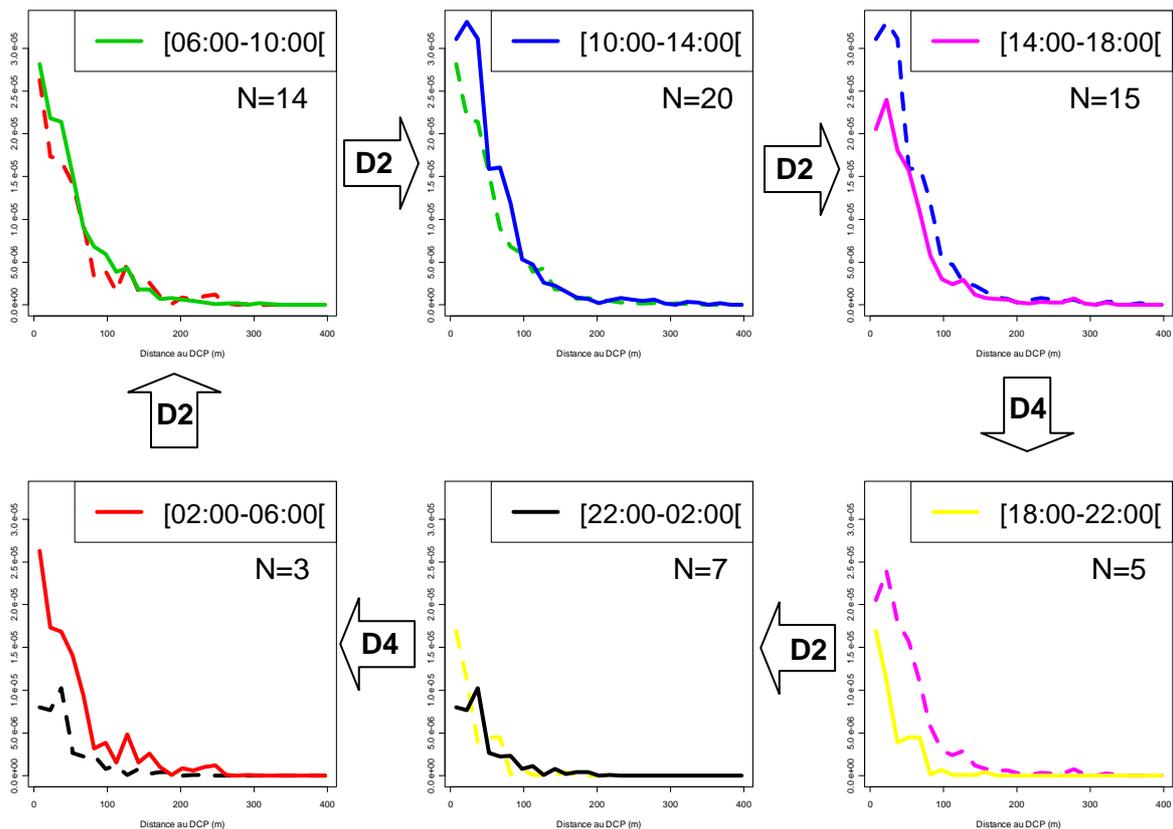
Les courbes  $P(T)$  de la Figure 100 mettent en évidence une augmentation de la sélectivité spatiale de la surface de densité des thons de sub-surface. L'augmentation de la sélectivité spatiale commence avant le lever du soleil (2h-6h), se poursuit au cours de la phase diurne et s'achève en milieu de nuit. L'extension spatiale de l'agrégation est alors minimale. L'augmentation de sélectivité spatiale, combinée aux fluctuations de l'abondance globale dans la zone identifiées dans la Figure 99, permet de décrire l'enchaînement de différentes dynamiques temporelles de la surface de densité des thons de sub-surface, au cours d'un cycle nyctéméral.

Les courbes  $P(T)$  des classes horaires 6h-10h, 10h-14h et 14h-18h d'une part et des classes horaires 22h-2h et 18h-22h d'autre part sont quasi identiques. La distribution spatiale de l'agrégation change donc peu lors de ces 2 périodes, alors que son abondance globale varie, comme nous l'avons vu dans la Figure 99. **La dynamique temporelle de la surface de densité de l'agrégation de thons de sub-surface est donc de type D2 entre les classes horaires 6h-10h, 10h-14h et 14h-18h d'une part et 22h-2h et 18h-22h d'autre part** (modèle proportionnel, cf. Figure 90).

L'agrégation de sub-surface est plus étendue dans la classe horaire 2h-6h que dans la classe horaire 22h-2h, où son extension est minimale (Figure 100). L'abondance globale de l'agrégation de sub-surface est, de plus, largement supérieure dans la classe horaire 2h-6h par rapport à la classe 22h-2h et les courbes  $Q(T)$  de ces classes horaires ne sont pas superposées à l'origine (Figure 99). **La dynamique temporelle de la surface de densité de l'agrégation de thons de sub-surface est donc de type D4 entre les classes horaires**

**22h-2h et 2h-6h** (modèle en bassin, cf. Figure 90). Les courbes  $Q(T)$  et  $P(T)$  des classes 14h-18h et 18h-22h sont dans la même configuration. **La dynamique temporelle de la surface de densité de l'agrégation de thons de sub-surface est donc également de type D4 entre les classes horaires 14h-18h et 18h-22h**

La Figure 101 présente l'évolution de la densité moyenne des thons de sub-surface par classes de distance au DCP au cours d'un cycle nyctéméral. Ces modifications géographiques de la surface de densité de l'agrégation de thons de sub-surface traduisent les effets des dynamiques spatio-temporelles de la densité, mises en évidence à partir de l'analyse combinée des courbes  $Q(T)$  et  $P(T)$ .



**Figure 101. Cycle journalier des densités moyennes des thons de sub-surface (en ordonnées) par classes de distance au DCP (en abscisses) et dynamiques spatio-temporelles issues de l'analyse des courbes d'agrégations géostatistiques. Dans chaque vignette, la courbe en trait plein est la distribution de densité dans la classe horaire de la vignette et la courbe en pointillés la distribution de la densité dans la classe horaire précédente. N : nombre de prospections analysées dans chaque classe horaire.**

Durant la première partie de la phase diurne, l'abondance globale de l'agrégation de thons de sub-surface atteint son niveau le plus élevé et son extension spatiale est maximale. L'abondance globale de l'agrégation fluctue sans modification de sa zone de distribution (dynamique D2). Ces résultats concordent avec les conclusions de l'analyse des moyennes et variances de la densité zonale : la densité moyenne zonale est maximale pendant la phase diurne, ainsi que la variance zonale.

Au coucher du soleil, on assiste à un changement drastique de la surface de densité, avec une diminution conjointe de l'abondance globale et de la surface occupée (dynamique D4). La surface de densité est relativement stable pendant la première partie de la nuit, avec des modifications de densité faibles et localisées (dynamique D1) et se modifie de nouveau profondément avant le lever du soleil, avec une augmentation simultanée de la surface

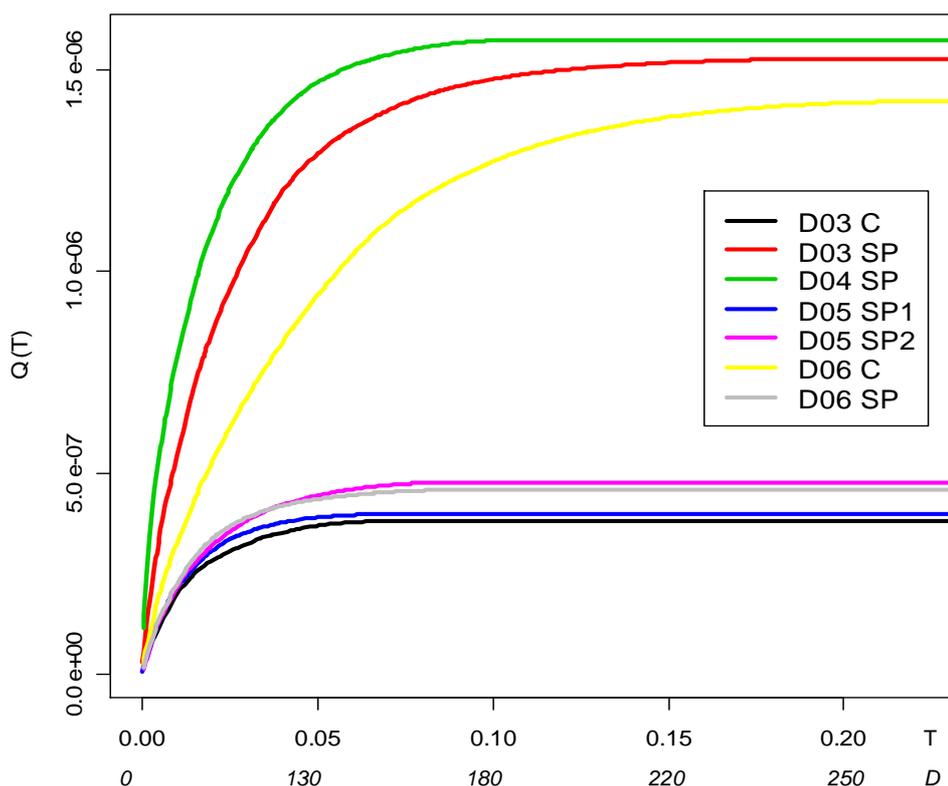
occupée et de l'abondance globale de l'agrégation (dynamique D4). Les augmentations de l'inertie et de la densité moyenne zonale constatées précédemment corroborent la dynamique d'expansion et de densification de l'agrégation mise en évidence dans cette tranche horaire.

**La densité globale de l'agrégation de thons de sub-surface est donc minimale entre 18h et 2h. Elle augmente ensuite de 2h à 14h puis diminue rapidement jusqu'à son minimum nocturne.**

**La zone de distribution de l'agrégation est relativement stable durant 2 phases du cycle nyctéméral (2h-18h et 18h-2h), durant lesquelles seule sa densité varie (dynamique D2). Ces deux phases sont séparées par des dynamiques de type D4, au cours desquelles des variations importantes de sélectivité spatiale et d'abondance globale de l'agrégation de sub-surface se produisent.**

- **Variabilité mensuelle**

La Figure 102 présente les courbes d'agrégations géostatistiques  $Q(T)$  par leg. Comme précédemment, ces courbes ne sont représentées que dans la zone de distribution moyenne de l'agrégation de sub-surface.

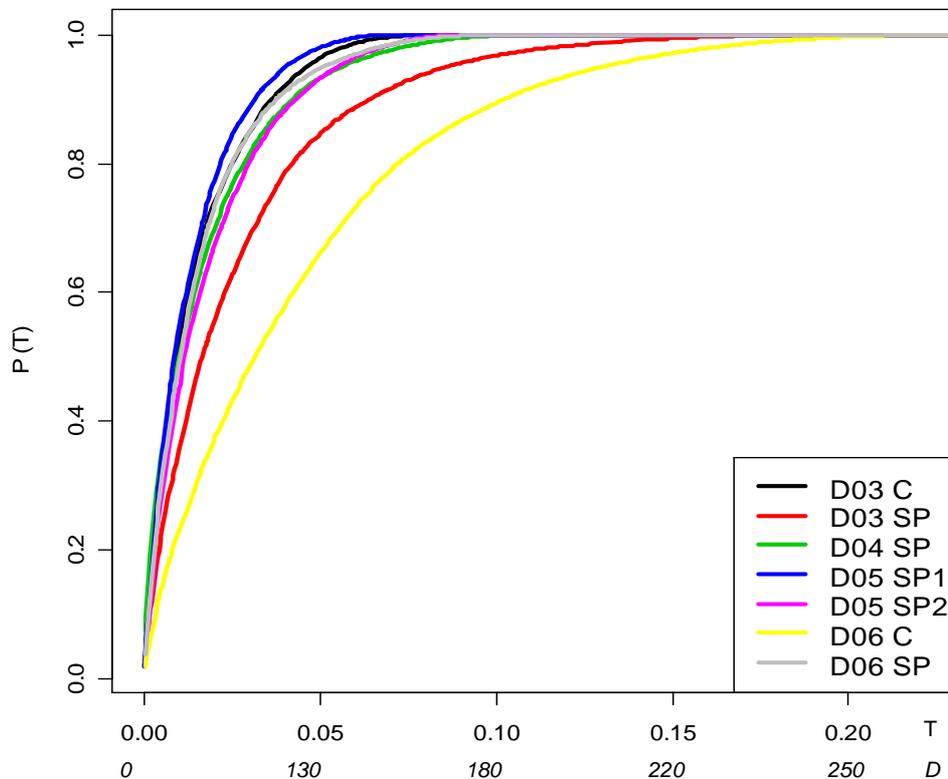


**Figure 102. Courbes d'agrégation géostatistiques  $Q(T)$  par leg. T est le pourcentage de la surface totale échantillonnée, D le rayon du disque de surface équivalente à T et centré sur le centre de gravité de l'agrégation (en m).  $Q(T)$  est exprimé en  $m^2$  de surface acoustique réfléchissante par  $m^2$ .**

L'étude des courbes  $Q(T)$  par leg permet de distinguer les legs où la biomasse moyenne de l'agrégation de thons de sub-surface est forte : D06 C, D04 SP et D03 SP, des legs où elle est beaucoup plus faible : D03 C, D05 SP1 et SP2 et D06 SP.

L'abondance globale moyenne est multipliée approximativement par 4 entre un leg où l'abondance est faible et un leg où l'abondance est élevée. **Les variations de l'abondance globale observées entre un leg à faible biomasse et un leg à forte biomasse sont donc du même ordre de grandeur que les variations d'abondance observées entre le milieu de la phase nocturne et le milieu de la phase diurne.** Ce résultat confirme les conclusions de la comparaison des coefficients de variations des densités moyennes par classes horaires et par mois.

Des variations de l'abondance moyenne de l'agrégation de thons de sub-surface sont à noter entre des DCP qui ont été étudiés au cours du même mois (par exemple pour les campagnes D03 et D06). La Figure 103 présente les courbes d'agrégation géostatistiques  $P(T)$  par leg dans la zone de distribution moyenne de l'agrégation de sub-surface.



**Figure 103. Courbes d'agrégation géostatistiques  $P(T)$  des classes horaires nocturnes et diurnes.  $T$  est le pourcentage de la surface totale échantillonnée,  $D$  le rayon du disque de surface équivalente à  $T$  et centré sur le centre de gravité de l'agrégation (en m).  $P(T)$  est exprimé en pourcentage.**

Les courbes d'agrégation géostatistiques  $P(T)$  par leg indiquent que les legs où l'abondance globale est faible sont caractérisés par une faible dispersion spatiale, alors que les legs où l'abondance était forte ont une distribution spatiale plus large. Malgré une abondance globale forte (cf. Figure 102), la surface de densité moyenne des thons de sub-surface observée lors du leg D04 SP est la plus spatialement sélective parmi les legs étudiés. Ce leg atypique est caractérisé par la présence de nombreuses agrégations de sub-surface de type 2 très denses et spatialement peu étendues. Il correspond également à la période durant laquelle la productivité primaire de surface induite par l'influence du panache de l'Amazone était maximale dans la zone étudiée (cf. § 3.3.2).

Autour du DCP côtier, les dimensions et la densité de l'agrégation de thons de sub-surface ont varié simultanément (dynamique de type D4), entre le leg D03 SP et tous les legs suivants. Autour du DCP hauturier, la surface de densité des thons de sub-surface a également varié selon une dynamique D4 entre avril/mai et août 2003 (i.e. entre D03 et D06).

- **Bilan**

- **La surface de densité de l'agrégation de thons de sub-surface est susceptible de varier fortement, en relation avec les fluctuations de son abondance globale. Ces fluctuations ont été observées à l'échelle d'un cycle nycthémeral et d'un leg à l'autre. L'agrégation de thons de sub-surface apparaît comme un système dynamique.**
- **Les variations nycthémerales de l'agrégation de thons de sub-surface sont néanmoins cycliques et donc plus ou moins prévisibles.** La zone de distribution spatiale de l'agrégation est relativement stable de 2h à 18h et de 18h à 2h, périodes au cours desquelles elle atteint respectivement son maximum et son minimum.

### 4.2.3. Discussion

#### 4.2.3.1. Données et méthodes employées

- **Données analysées et significativité des résultats**

Des difficultés matérielles ont empêché d'échantillonner les 2 DCP de façon homogène au cours des 4 campagnes étudiés (le DCP hauturier a ainsi été nettement sous-échantillonné). La comparaison des dynamiques spatiales entre les 2 DCP n'a donc pu être réalisée qu'entre 2 campagnes (D03 et D06), ce qui est trop peu pour tirer des conclusions sur l'influence du DCP sur la surface de densité des agrégations de thons de sub-surface. D'une manière générale, l'inclusion de données supplémentaires récoltées lors des campagnes réalisées de septembre 2003 à avril 2004 devrait permettre de renforcer la robustesse des conclusions présentées ici (notamment dans le cas de la phase nocturne qui a été échantillonnée moins intensément).

Les courbes d'agrégation géostatistiques ont permis de caractériser simplement la dynamique temporelle de la surface de densité des agrégations de thons de sub-surface. Petitgas (1998) a proposé une méthode de ré-échantillonnage bootstrap permettant de définir des intervalles de confiance pour les indices de sélectivité spatiale relatifs  $S_{sp}$ . Cette méthode permet de tester la significativité des différences de sélectivité spatiale observées entre les surfaces de densité au moyen des courbes  $P(T)$ . Elle a été appliquée aux indices de sélectivité spatiale de chaque classe horaire et leg mais n'a pas permis de valider statistiquement les différences observées avec l'analyse visuelle des courbes  $P(T)$ . L'analyse d'un nombre de prospections plus important pourrait aider à stabiliser les courbes moyennes  $P(T)$ , dont la concavité est assez sensible à l'inclusion de prospections aux valeurs de  $P$  extrêmes. L'augmentation de la taille du jeu de données pourrait ainsi permettre de réduire les intervalles de confiance des indices  $S_{sp}$  et de valider statistiquement les différences observées.

Les modèles GLM utilisés ont cependant permis de valider statistiquement que la variabilité de la surface de densité des agrégations de thons de sub-surface pouvait être expliquée par des facteurs agissant à deux échelles principales : le cycle nycthémeral et les fluctuations mensuelles autour de chacun des 2 DCP. La concordance des résultats obtenus

avec les différents descripteurs de la distribution spatiale des thons de sub-surface confirme de plus la pertinence des conclusions sur la dynamique temporelle de sa surface de densité.

- **Utilisation des courbes d'agrégation géostatistiques pour l'étude du comportement agrégatif à échelle fine**

- **Stratégie spatiale et densité dépendance**

De nombreux travaux ont été réalisés sur la stratégie spatiale des ressources halieutiques à l'échelle du stock à partir de données de campagnes scientifiques (Swain et Wade, 1993; Marshall et Frank, 1994; Swain et Sinclair, 1994; Myers et Cadigan, 1995; Petitgas, 1997; Petitgas, 1998; Lanco Bertrand, 2005). Ces études étaient toutes basées sur l'analyse de courbes d'agrégation géostatistiques ou de courbes analogues qui mettaient en relation la fréquence des densités de la ressource avec la surface qu'elles occupent (Lanco Bertrand, 2005). **Les 4 modèles utilisés pour interpréter les résultats de ces études reposent tous sur l'hypothèse plus ou moins implicite que des phénomènes de densité-dépendance influencent la sélection des habitat par les poissons** (Shepherd et Litvak, 2004). L'importance, voire même l'existence, de la sélection d'habitat densité-dépendante à l'échelle des populations de poissons sont des questions soumises à controverse (Pierce et Ollason, 1987; Shepherd et Litvak, 2004).

- **Les phénomènes de densité dépendance à l'échelle des agrégations sociales d'animaux : notion d'auto-organisation**

**L'application de modèles basés sur des phénomènes densité-dépendants à l'échelle d'une agrégation de poisson pose moins de problèmes conceptuels car il est communément admis que la formation (Parrish et Edelstein-Keshet, 1999) et le maintien (Grünbaum et Okubo, 1994) de ce genre d'agrégation repose sur des phénomènes de densité-dépendance (Deneubourg et Goss, 1989).**

Les agrégations sociales de poissons sont parfois constituées de plusieurs millions d'individus et peuvent exécuter des manœuvres hautement synchronisées (Pitcher et Parrish, 1993; Parrish *et al.*, 1997; Fréon et Misund, 1999; Parrish et Edelstein-Keshet, 1999). Il n'existe cependant aucun poisson ou groupe de poissons au sein de ces agrégations qui puissent être identifié comme un « meneur », dont le rôle serait de réguler les mouvement de l'ensemble de l'agrégation (Deneubourg et Goss, 1989; Parrish et Edelstein-Keshet, 1999). La formation et le maintien de ce genre d'agrégations sociales sans chef sont généralement expliquées par des phénomènes d'auto-organisation (Deneubourg et Goss, 1989; Parrish et Edelstein-Keshet, 1999). Dans les systèmes auto-organisés les mécanismes de densité dépendance négatifs permettent de maintenir l'équilibre de la structure (Deneubourg et Goss, 1989), mais les phénomènes densité-dépendants positifs ont également une importance capitale car ils permettent au système de s'adapter aux perturbations extérieures (Ahl et Allen, 1996). Des phénomènes densité-dépendants positifs en compétition les uns avec les autres amplifient ainsi très rapidement les stimuli internes et externes et peuvent générer des structures et des décisions très complexes et « créatives » chez des agrégations animales auto-organisées (Deneubourg et Goss, 1989).

**La forme d'une agrégation est ainsi considérée comme une propriété émergente, qui résulte de l'interaction de phénomènes densité-dépendants, plus ou moins influencés eux même par des phénomènes densité indépendants de l'environnement** (Grünbaum et Okubo, 1994). En d'autre termes, la forme de l'agrégation résulte de la somme des réponses des individus de l'agrégation au comportement de leurs voisins et à l'influence de l'environnement (Fréon et Misund, 1999; Parrish et Edelstein-Keshet, 1999). L'utilisation des courbes d'agrégation géostatistiques et des modèles de dynamique spatio-temporelle à l'échelle spatiale très fine de l'agrégation de thons de sub-

surface ont permis de décrire les fluctuations temporelles de la distribution spatiale émergente de l'agrégation en relation avec son abondance globale.

#### **4.2.3.2. Variabilité de la surface de densité de l'agrégation de thons de sub-surface aux échelles journalières, inter-journalières et mensuelles**

- **Echelles d'étude et variabilité de l'agrégation de thons de sub-surface**

Les études *in situ* réalisées à l'échelle d'une agrégation de poissons pélagiques sont relativement rares et ont essentiellement concerné des bancs de petits poissons pélagiques observés par méthodes acoustiques (Misund, 1993; Gerlotto et Paramo, 2003; Gerlotto *et al.*, 2005) et acoustiques et optiques (Fréon *et al.*, 1992; Fréon *et al.*, 1993b). Ces auteurs se sont intéressés essentiellement à l'évolution de la densité absolue au sein des bancs (Misund, 1993) et aux fluctuations de leur structure interne en réaction à la prédation ou au passage d'un navire de recherche (Fréon *et al.*, 1992; Fréon *et al.*, 1993b; Gerlotto et Paramo, 2003; Gerlotto *et al.*, 2005). Les seules études de la structure interne d'agrégations de thonidés ont été menées sur des bancs de thons rouges (*Thunnus thynnus* Linnaeus) de petites dimensions, à partir de photos aériennes (Partridge *et al.*, 1983) et sur des bancs d'albacores et de listaos (Yuen, 1962), par observations visuelles. L'ensemble de ces études a généralement été réalisé à une échelle temporelle très réduite.

L'originalité de notre approche est d'étudier *in situ* les relations entre l'abondance globale et la surface de densité locale d'une agrégation de thons à court (échelle journalière, inter-journalière) et moyen terme (mois). La réalisation de cette étude à différentes échelles temporelles a été permise par la présence d'une agrégation de thons de sub-surface autour des DCP étudiés lors de presque toutes les prospections de jour et de nuit.

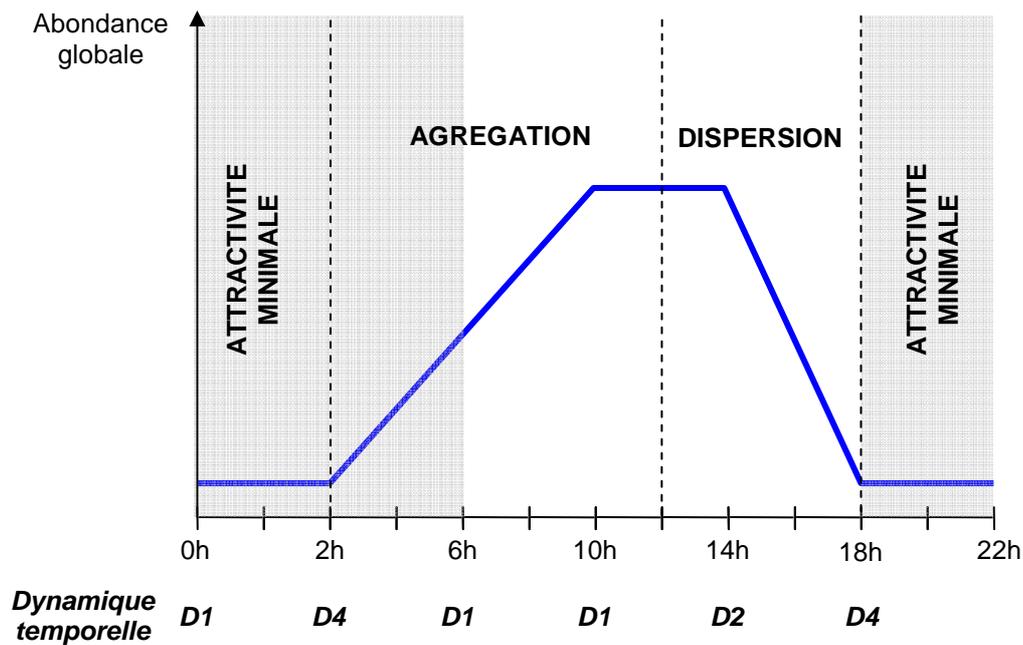
**Cette présence quasi-permanente de l'agrégation de thons de sub-surface autour des DCP ancrés est un signal fort, qui traduit l'importance du phénomène d'agrégation autour de DCP ancrés pour les thons de sub-surface dans l'écosystème pélagique des Petites Antilles. L'agrégation de thons de sub-surface est cependant apparue comme un système dynamique, dont la structure et l'abondance étaient susceptibles de varier de façon significative aux différentes échelles étudiées.**

Nous allons examiner successivement la variabilité de l'agrégation aux différentes échelles.

- **Fluctuations de la surface de densité de l'agrégation de thons de sub-surface au cours du cycle nyctéméral**

- **Comportement agrégatif des thons de sub-surface au cours d'un cycle nyctéméral**

Le cycle nyctéméral des fluctuations de l'abondance globale de l'agrégation de thons de sub-surface et les dynamiques temporelles de sa surface de densité sont schématisées ci-dessous :



**Figure 104. Schéma de l'évolution de l'abondance globale et de la dynamique temporelle de la surface de densité de l'agrégation de thons de sub-surface autour d'un DCP ancré au cours d'un cycle nycthéral. Les zones en grisé correspondent aux phases nocturnes.**

Cette représentation est très schématique, notamment en ce qui concerne l'occurrence du maximum d'abondance, qui peut se produire plus tôt le matin comme nous l'avons vu précédemment. Elle diffère de celle proposée par Josse *et al.* (2000) en Polynésie Française où le maximum d'abondance était observé peu après le lever du soleil. Ce cycle a été observé autour de chacun des DCP et lors de toutes les campagnes, quel que soit le niveau d'abondance maximum atteint.

**Des changements substantiels de la taille d'une agrégation de poissons peuvent mettre en évidence des changements profonds de la motivation des individus formant l'agrégation** (Nøttestad *et al.*, 1996; Fréon et Misund, 1999; Parrish et Edelman-Keshet, 1999). Nous avons donc interprété ces variations d'abondance en terme d'attractivité de la zone autour du DCP pour les thons de sub-surface.

Trois phases successives ont été distinguées dans le phénomène d'agrégation des thons de sub-surface autour des DCP : une phase de forte attraction des thons vers la zone où se trouve le dispositif (2h-12h), une phase où l'attractivité de la zone du DCP diminue (dispersion entre 12h et 18h) et une phase nocturne durant laquelle nous avons supposé que l'attractivité de la zone du DCP était minimale (Figure 104). La faible abondance nocturne résulte cependant vraisemblablement de la combinaison de la faible attractivité du dispositif et des difficultés accrues pour maintenir la cohésion d'une agrégation importante de nuit du fait de l'intensité lumineuse faible.

La surface de densité de l'agrégation de thons de sub-surface et son abondance globale évoluent simultanément au cours d'un cycle nycthéral (Figure 104). **Il est intéressant de noter que les modifications les plus importantes de la surface de densité (dynamique D4) coïncident avec le début de la formation et la fin de la dispersion de l'agrégation de thons de sub-surface diurne.** Les zones de distribution de l'agrégation de thons de sub-surface est stable entre ces deux périodes de changement drastiques. Durant ces périodes de stabilité, l'agrégation de thons de sub-surface réagit aux fluctuations de son abondance globale et aux variations de l'environnement local (notamment de l'intensité lumineuse), par des modifications locales de densité lors de la

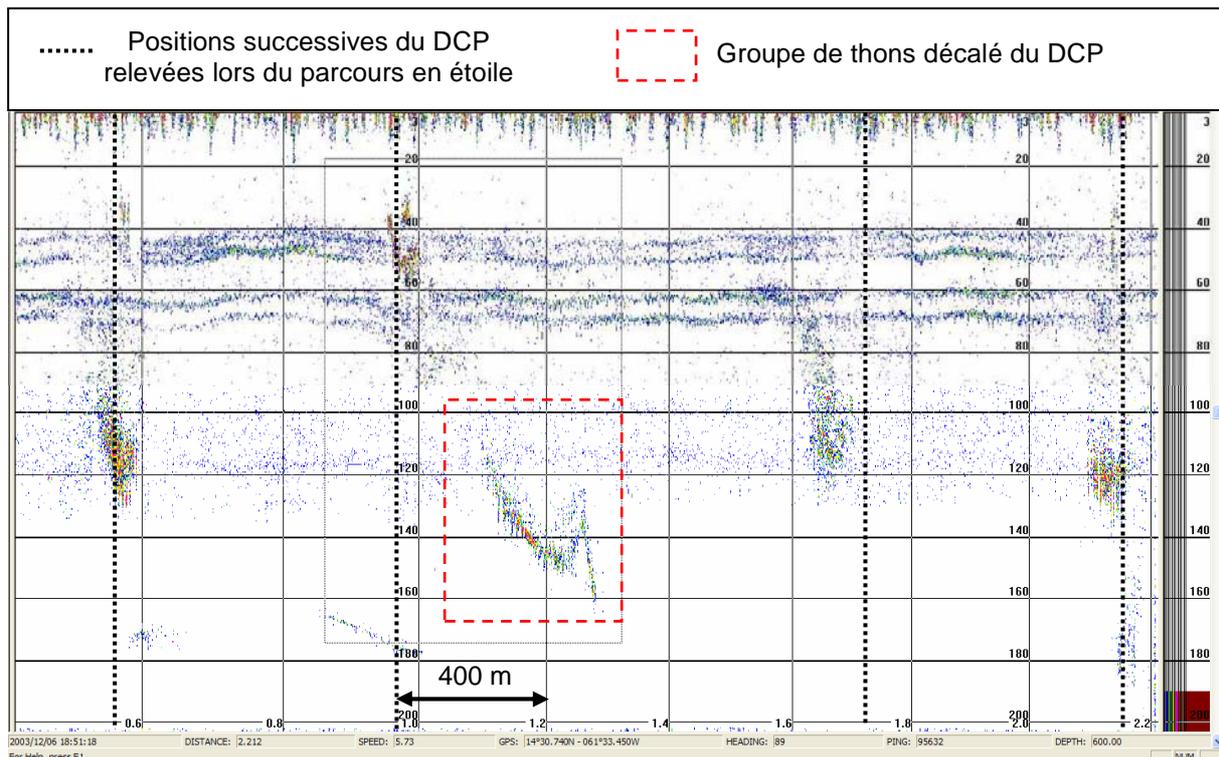
phase d'agrégation (dynamique D1) et par une baisse globale de la densité lors de la phase de dispersion (dynamique D2) (cf. Figure 104).

➤ **Mécanismes de formation et de dispersion de l'agrégation de thons de sub-surface**

L'augmentation progressive de l'abondance globale de l'agrégation de thons de sub-surface (Figure 104) et le fait que seules des modifications locales de l'abondance aient été observées lors cette phase, indiquent que **les thons s'agrègent progressivement autour du DCP, vraisemblablement par arrivée régulière de poissons individuels ou de petits groupes**. A l'inverse, la densité de l'agrégation diminue simultanément dans toute sa zone de distribution (dynamique D2) lors de la phase de dispersion qui est plus courte. Cette différence de dynamique spatiale et de durée de la phase de dispersion pourrait indiquer que **les thons quittent le DCP sous la forme de groupes plus importants que lors de la phase d'agrégation**. Nous avons vu au § 4.2.2.3 que l'inertie de la distribution spatiale de l'agrégation de thons de sub-surface était plus élevée entre 2h et 6h.

**La couverture spatio-temporelle de la zone étudiée autour des DCP ancrés obtenue avec un échosondeur vertical et un parcours en étoile est cependant trop réduite pour permettre d'étudier de façon quantitative les processus très dynamiques de formation et de dispersion de l'agrégation de thons de sub-surface.** L'observation des groupes de poissons entrant et sortant de la zone d'agrégation du DCP est ainsi par trop aléatoire et ne permet pas de suivre la dynamique du processus.

Cependant, le grand nombre de prospections réalisées a permis d'accumuler des observations qualitatives intéressantes pour orienter de futures études sur cette question. La présence de petits groupes de poissons a ainsi souvent été observée en périphérie de l'agrégation centrale au cours de la phase de formation de l'agrégation. Aucune cible individuelle ou petit groupes de poissons n'ont par contre été détectés durant la phase de dispersion de l'agrégation. Seuls des groupes de poissons d'une taille relativement importante ont été observés très rarement en périphérie de la zone prospectée dans l'après-midi, en plus de l'agrégation de sub-surface située près du DCP (Figure 105).



**Figure 105. Echogramme 120 kHz issu d'une prospection en étoile montrant un groupe de thons décalé du DCP. Heure d'observation : 14h40.**

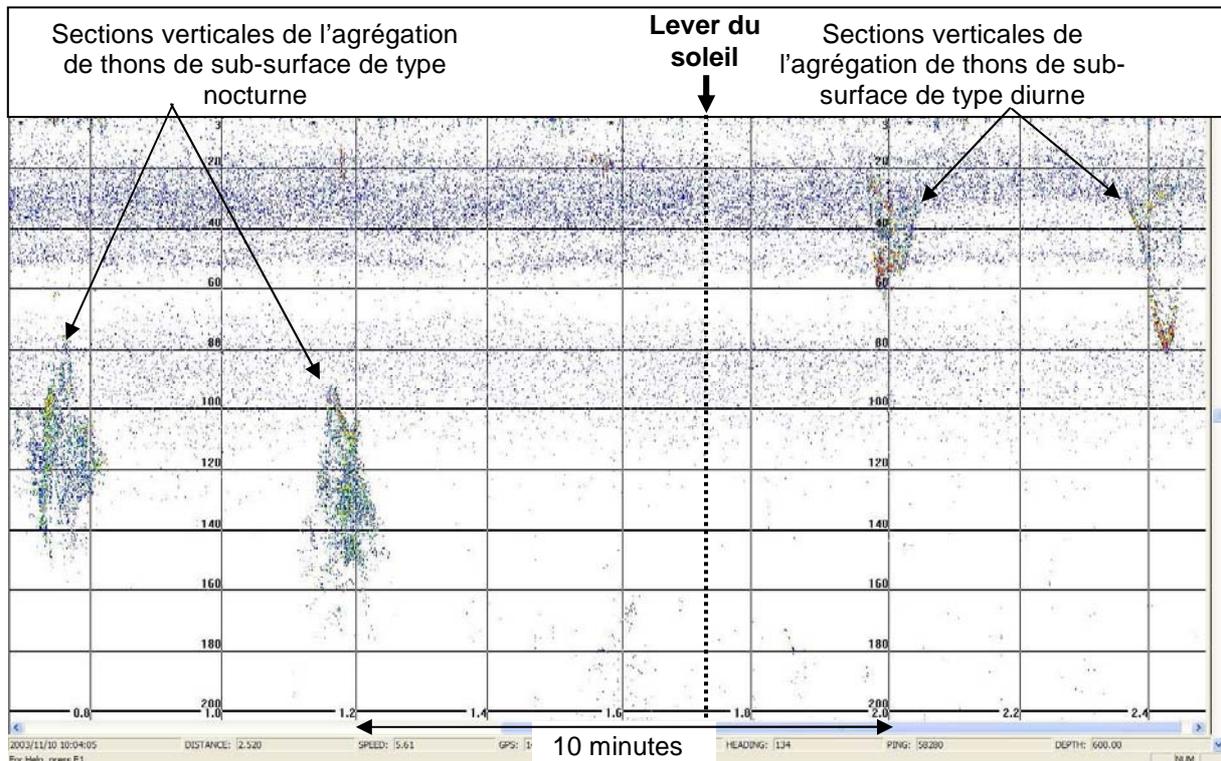
Ces groupes de thons décalés du DCP étaient en mouvement, car ils n'ont pas été observés au cours de plusieurs prospections successives. Ils présentaient de plus une morphologie très particulière en dents de scie (Figure 105), qui rappelle les mouvements de nage des thons individuels en transit observés lors de pistage ultrasonique (Weihs, 1973; Carey et Olson, 1982; Holland *et al.*, 1990; Block *et al.*, 1997). Cette morphologie particulière semble indiquer que ces groupes de thons étaient en transit pour quitter ou rejoindre l'agrégation de sub-surface proche du DCP. L'analyse des données acoustique n'a pas permis de déterminer dans quel sens se dirigeaient ces groupes de thons observés en périphérie de la zone prospectée. Cependant, le genre d'échogrammes présenté dans la Figure 105 a toujours été observé lors de la phase de dispersion de l'agrégation de thons de sub-surface, ce qui laisse supposer que ces thons quittaient l'agrégation centrale.

**Ces observations tendent à confirmer la validité de l'hypothèse du point de rencontre formulées pour expliquer le déterminisme de l'agrégation de poissons autour d'objets flottants.** Le fait que les agrégations qui se concentrent le matin autour du DCP sont de taille plus réduite que les agrégations qui semblent quitter le dispositif pourrait en effet indiquer que les thons de sub-surface se rassemblent autour de DCP ancrés afin de rencontrer des congénères et constituer des agrégations de taille plus importante.

Ces résultats sur la dynamique de la formation et de la dispersion de l'agrégation de thons de sub-surface observée autour de DCP ancrés sont plus généralement en accord avec un modèle théorique qui prédit une dispersion rapide des bancs de poissons pélagiques au coucher du soleil et une reformation plus lente au lever du soleil (Azzali *et al.*, 1985). Il semble cependant que la dynamique agrégative des petits poissons pélagiques soit différente. Fréon *et al.* (1996) ont ainsi réalisé des observations acoustiques de bancs composés d'une majorité de sardines (*Sardina pilchardus* Walbaum) et sardinelles (*Sardinella aurita* Valenciennes) durant 26 h en Méditerranée. Ils suggèrent sur cette base que la formation des bancs de petits poissons pélagiques est un phénomène actif et donc bref et que leur dispersion est passive et donc plus lente.

➤ **Maintien et modification de la structure de l'agrégation de thons de sub-surface**

Les fluctuations de la densité locale de l'agrégation de sub-surface sont particulièrement marquées juste après le lever du soleil, lorsque l'agrégation passe en une dizaine de minutes d'une morphologie de type nocturne à la morphologie diurne typique en forme de V (Figure 106). **Lors de ce changement de morphologie, la structure de l'agrégation nocturne devient très instable avec des changements de profondeur importants (Figure 106). Nous interprétons cette instabilité comme le résultat de l'action de feedbacks ou processus densité-dépendants positifs (Ahl et Allen, 1996) dans le système constitué par les thons de sub-surface.** Ces feedbacks pourraient être induits par l'augmentation de l'intensité lumineuse qui permettrait aux thons d'adopter une nouvelle organisation interne plus structurée. Les modifications de la structure de l'agrégation pourraient également résulter d'un comportement de chasse actif lors de la phase crépusculaire.



**Figure 106. Echogramme 120 kHz extrait d'un parcours en étoile montrant le changement de structure de l'agrégation de thons de sub-surface au lever du soleil.**

Les fluctuations synchronisées de la surface de densité et de l'abondance globale de l'agrégation de thons de sub-surface peuvent être plus généralement interprétés en termes de phénomènes de densité-dépendance négatifs et positifs. La zone de distribution et la morphologie générale de l'agrégation de thons de sub-surface alternent ainsi entre une situation diurne et une situation nocturne, avec une phase de transition de 2h à 6h durant laquelle la zone de distribution de l'agrégation est de type diurne mais sa morphologie est encore de type nocturne. Le maintien de la relative stabilité structurale de l'agrégation en configuration diurne (6h-18h) et nocturne (18h-2h) peut être interprété comme le résultat de l'action de phénomènes densité-dépendants négatifs. A l'inverse, les changements structurels importants et très rapides de l'agrégation, qui surviennent suite à des changements drastiques des conditions de l'environnement (comme l'augmentation de l'intensité lumineuse au lever du soleil), peuvent être interprétés comme le résultat de phénomènes densité-dépendants positifs.

**L'agrégation de thons de sub-surface observée autour des DCP ancrés en Martinique serait donc, comme les autres agrégations sociales de poissons (Parrish et Edelstein-Keshet, 1999), un système auto-organisé qui résulterait de la combinaison de phénomènes densité-dépendants positifs et négatifs**

➤ **Déterminisme du comportement agrégatif journalier des thons de sub-surface autour de DCP ancrés**

**Il est intéressant de noter que la phase d'agrégation des thons de sub-surface autour de DCP débute quelques heures avant le lever du soleil, ce qui semble indiquer que l'initiation de cette phase est relativement indépendante de l'intensité lumineuse.** A l'inverse, Fréon *et al.* (1996) avaient observé que la formation des bancs de petits poissons pélagiques débutait environ une heure avant le lever du soleil. Ils expliquaient ce décalage temporel par la capacité des poissons à détecter l'augmentation de l'intensité lumineuse précédant l'aube, ce qui leur permettait de commencer à former des bancs avant l'heure légale du lever du soleil (Fréon *et al.*, 1996). Les thons de sub-surface disposent cependant du DCP ancré comme point de rencontre fixe pour initier une agrégation bien avant l'aube, alors que les petits pélagiques n'ont pas de point de rencontre et doivent identifier et rejoindre des bancs mobiles (Fréon *et al.*, 1996). L'intensité lumineuse joue donc peut-être un rôle plus important dans le processus de formation des bancs libres que dans la formation d'agrégation autour de DCP. Nous n'avons de plus analysé qu'un faible nombre de prospections lors de la période 2h-6h (N=3), ce qui ne permet pas de tirer des conclusions définitives sur le sujet.

Comme nous l'avons déjà évoqué au § 3.3.5.4, la périodicité du comportement agrégatif des thons de sub-surface pourrait également être liée à des phénomènes trophiques. La faim est en effet un facteur proximal connu comme susceptible d'altérer la structure des bancs de poissons (Fréon et Misund, 1999). Des poissons privés de nourriture adoptent ainsi un comportement de recherche de nourriture individuel et entraînent ainsi une diminution de la cohésion du banc (Robinson et Pitcher, 1989b; Robinson et Pitcher, 1989a). Nous avons vu également que les thons ont un métabolisme et des besoins alimentaires particulièrement élevés (Olson et Boggs, 1986) Il paraît donc vraisemblable que les thons de sub-surface aient à quitter cette zone d'agrégation au cours du cycle nyctéméral pour se nourrir. La distribution temporelle des captures de thons de sub-surface agrégés autour des DCP ancrés suggère de plus qu'ils pourraient se nourrir essentiellement de nuit, lorsqu'ils sont dispersés autour du dispositif (cf § 3.2.4.4).

Dagorn *et al.* (2000b) ont reproduit par simulation individu centrée des cycles d'abondance globale d'agrégations de thons autour de DCP ancrés similaires à ceux que nous avons observés *in situ*. Dans ce modèle, les fluctuations cycliques étaient induites par des excursions alimentaires des thons hors de la zone des DCP et la période des cycles changeait en fonction de la vitesse de digestion utilisée dans le modèle. Si les thons quittent effectivement le DCP pour aller se nourrir, la dispersion de l'agrégation de sub-surface serait alors un phénomène actif, ce qui expliquerait sa relative brièveté par rapport à la dispersion passive de bancs de petits poissons pélagiques suggérée par Fréon *et al.* (1996).

• **Fluctuations de la surface de densité de l'agrégation de thons de sub-surface aux échelles inter-journalières et mensuelles**

Des fluctuations de l'abondance globale de l'agrégation de thons de sub-surface ont été observées à l'échelle des 2 DCP, à l'échelle inter-journalière et à l'échelle mensuelle.

➤ **Fluctuations mensuelles**

Les fluctuations mensuelles de la structure et de l'abondance globale de l'agrégation de thons de sub-surface dans le plan vertical ont été mises en relation au § 3.3.5.3 avec les fluctuations de la richesse trophique moyenne de l'environnement local du DCP observé au

cours d'un leg. L'influence de ces variations mensuelles sur la structure et l'abondance de l'agrégation de thons de sub-surface dans le plan vertical était équivalente à l'influence du cycle nycthéral. Ce résultat est confirmé par l'analyse des fluctuations de la surface de densité de l'agrégation dans le plan horizontal.

La variabilité de la densité zonale de l'agrégation de thons de sub-surface imputable au cycle nycthéral et la variabilité due aux effets mensuels étaient ainsi équivalentes. Des variations de la sélectivité spatiale de la surface de densité de l'agrégation de thons de sub-surface ont de plus été observées parmi les legs à forte biomasse. **Ce résultat indique que l'effet mensuel ne se limite pas à une simple modification du niveau maximum de biomasse observé au cours du cycle nycthéral, mais que d'autres paramètres environnementaux et/ou comportementaux influent également à l'échelle mensuelle sur la surface de densité de l'agrégation de thons de sub-surface.**

#### ➤ *Fluctuations inter-journalières*

L'analyse de la variabilité de la surface de densité de l'agrégation dans le plan horizontal a également permis de préciser la variabilité inter-journalière de l'abondance globale de l'agrégation. Cette variabilité a été estimée comme légèrement inférieure aux variabilités journalières et mensuelles, mais à partir d'un nombre beaucoup plus faible d'observations (5 cycles nycthéraux).

Klimley et Holloway (1999) avaient suggéré, à partir des résultats de marquages ultrasoniques, que les albacores étudiés semblaient suivre des circuits migratoires trophiques, qui les amenaient à visiter régulièrement les mêmes DCP. Nous avons vu au § 3.3.5.3 que l'abondance de l'agrégation dépendait à l'échelle temporelle d'un leg de la richesse trophique moyenne de l'environnement local autour du DCP. On peut donc imaginer que les thons visitent successivement plusieurs DCP, selon un circuit plus ou moins régulier, et qu'ils séjournent plus longtemps autour des DCP situés dans les zones où la richesse trophique est plus importante (cf. Dagorn et Fréon, 1999 ; Dagorn *et al.*, 2000 ; Musyl *et al.*, 2003). **Ces migrations trophiques motivées par les variations de l'environnement biotique local pourraient expliquer les fluctuations inter-journalières importantes de l'abondance globale de l'agrégation de thons de sub-surface que nous avons observées.**

**La formation d'agrégations animales peut de plus être modélisée en faisant intervenir des phénomènes initialement densité-indépendants (rencontre au hasard d'individus), puis des phénomènes densité-dépendance positifs (e.g. Okubo, 1986).** Le processus d'agrégation est auto-catalytique lors de la phase d'agrégation densité-dépendante. Lors de la phase auto-catalytique, la taille de l'agrégation à un temps  $t$  dépend cependant de la taille de l'agrégation à la fin de la phase initiale d'agrégation densité-indépendante (Okubo, 1986).

L'application d'un tel modèle à la formation des agrégations de thons autour de DCP ancrés pourrait reproduire les fluctuations inter-journalières importantes de l'abondance maximale de l'agrégation de thons de sub-surface. Les processus densité-dépendants positifs amplifient les différences aux conditions initiales (Deneubourg et Goss, 1989). Des tailles différentes de l'agrégation nocturne présente autour d'un DCP au début de la phase d'agrégation des thons de sub-surface pourraient ainsi entraîner des abondances maximales journalières très différentes à l'issue du phénomène d'agrégation auto-catalytique.

Le DCP côtier que nous avons étudié se trouvait de plus dans un réseau de DCP dont les rayons d'attraction se chevauchaient. Les fluctuations de l'abondance maximale journalière autour de ce DCP devaient donc être influencées par les interactions entre les différents DCP lors de la phase de formation de l'agrégation. Des fluctuations inter-journalières particulièrement importantes de l'abondance maximale autour du DCP côtier observées de septembre 2003 à janvier 2004 ont coïncidé avec la présence d'un DCP « privé » déployé par un pêcheur professionnel à environ 2 MN de notre DCP. Quelques

prospections acoustiques réalisées autour du DCP privé lors de ces campagnes ont montré la présence d'une agrégation de sub-surface, dont l'abondance maximale journalière était négativement corrélée avec celle de l'agrégation de thons de sub-surface observées autour de notre DCP.

#### 4.2.4. Conclusions

- L'étude des fluctuations de la distribution spatiale de l'agrégation de thons de sub-surface au travers de descripteurs globaux, de la position des zones de plus forte densité et de la régularité de sa surface de densité a permis de caractériser finement les dynamiques spatio-temporelles de l'agrégation dans le plan horizontal.
- Les courbes d'agrégation géostatistiques ont permis de synthétiser et de compléter les résultats de l'analyse des différents descripteurs de la distribution spatiale des thons de sub-surface et de relier abondance globale et densité locale.
- **Le fait que la formation d'une agrégation de thons en sub-surface diurne ait été observée autour de DCP ancrés lors de toutes les campagnes dénote la constance et donc l'importance du phénomène d'agrégation des thons de sub-surface autour des DCP ancrés.**
- **Cette agrégation est cependant un système dynamique, susceptible de varier fortement aux échelles journalières, inter-journalières et mensuelles.**
- Des fluctuations simultanées de l'abondance globale et de la distribution spatiale de l'agrégation de thons de sub-surface ont été observées aux échelles journalières et mensuelles. **Ces variations simultanées de la biomasse et de la morphologie des agrégations ont été interprétées comme le résultat de processus densité-dépendants à l'origine de l'auto-organisation de l'agrégation.**
- L'influence du courant sur l'extension horizontale de l'agrégation a été mise en évidence.
- **Nos analyses ont confirmé que la variabilité nyctémérale de la structure et de l'abondance de l'agrégation de thons de sub-surface était du même ordre de grandeur que sa variabilité mensuelle.**
- La variabilité inter-journalière de l'abondance globale de l'agrégation est apparue comme légèrement plus faible que les variabilités journalières et mensuelles mais demeure importante. Cette variabilité peut s'expliquer par des migrations trophiques à petite échelle des thons de sub-surface, en relation avec les fluctuations de la richesse trophique de l'environnement du DCP et/ou à une formation densité-dépendante des agrégations.
- La surface de la zone de distribution moyenne de l'agrégation de thons de sub-surface est maximale de 2h à 18h et minimale de 18h à 2h. Son abondance globale augmente en moyenne de 2h à 10h puis diminue à partir de 14h jusqu'à atteindre son niveau minimum nocturne vers 18h.
- Des différences de durée et de dynamique spatiale ont été observées entre les phases de concentration et de dispersion des thons de sub-surface autour d'un DCP. Ces différences pourraient s'expliquer par le fait que les thons s'agrègent autour du DCP de façon progressive sous la forme de petits groupes et se dispersent plus rapidement sous la forme de groupes de tailles plus importantes.

### **4.3. Evaluation de la biomasse de l'agrégation de thons de sub-surface et de sa variance d'estimation par krigeage universel**

#### **4.3.1. Introduction**

Les études acoustiques d'agrégations d'organismes marins concentrés autour de DCP ou de monts sous-marins sont rares dans la littérature. La première utilisation d'un échosondeur pour étudier la distribution de poissons pélagiques autour de DCP ancrés a été rapportée en Polynésie Française (Depoutot, 1987; Josse, 1992). Un parcours acoustique en étoile à quatre branches a également été utilisé afin de visualiser en 3 dimensions des agrégations de zooplancton et micronecton présentes autour d'un mont sous-marin (Greene et Wiebe, 1997). Ces études ont consisté en une analyse qualitative de la distribution spatiale de la densité acoustique des organismes, sans évaluation quantitative de leur abondance globale. Le krigeage a été utilisé dans l'étude de Greene et Wiebe (1997), mais uniquement afin d'établir une cartographie de la densité acoustique.

A notre connaissance, la seule étude ayant abouti jusqu'à présent à l'estimation de la densité d'agrégations localisées d'organismes marins à échelle spatiale fine, au moyen d'un échosondeur, a été réalisée par Josse *et al.* (2000) en Polynésie Française. Ces auteurs ont estimé la densité d'agrégations de thons autour de DCP ancrés en Polynésie Française, au moyen d'un parcours acoustique en étoile similaire à celui que nous avons utilisé. Ils ont pour ce faire découpé le volume échantillonné en strates de profondeur et de distance au DCP, dont l'intersection définissait des cellules d'échantillonnage. Ils ont ensuite calculé la densité acoustique globale des différents types d'agrégation, en considérant que la densité acoustique moyenne observée dans chaque cellule était représentative de la densité acoustique dans l'ensemble de la cellule (Josse *et al.*, 1999). Cette méthode repose sur l'hypothèse implicite que la densité de poissons est distribuée de façon homogène au sein de chaque cellule d'échantillonnage. Cette hypothèse était peu compatible avec la distribution spatiale en agrégats des thons observés autour des DCP ancrés en Martinique. De plus, cette méthode ne permet pas d'évaluer l'erreur commise lors de l'estimation de la densité.

Nous avons donc développé une nouvelle méthode permettant d'évaluer par géostatistique la moyenne et l'erreur d'estimation de la densité acoustique d'agrégations de poissons autour de DCP ancrés. Nous allons présenter dans un premier temps les méthodes géostatistiques utilisées. Nous détaillerons dans un second temps leur application pour estimer la densité acoustique et la biomasse de l'agrégation de thons de sub-surface observée autour de DCP ancrés en Martinique.

#### **4.3.2. Méthodes**

##### **4.3.2.1. Présentation des méthodes de géostatistique intrinsèque pour le calcul de la moyenne zonale et de la variance d'estimation**

- **Objectif de la géostatistique**

La géostatistique (Matheron, 1971) est une discipline mathématique créée initialement pour estimer les ressources minières. Son objectif est de **modéliser la variabilité spatiale d'une variable et d'utiliser le modèle de covariance spatiale obtenu afin d'estimer la valeur de la variable dans l'espace** (Petitgas, 2001). L'utilisation du modèle de covariance spatiale permet également d'estimer la précision (ou variance d'estimation géostatistique) de l'estimation de la variable dans l'espace, en fonction du plan d'échantillonnage utilisé. Le plan d'échantillonnage peut dans ce cas être aléatoire (théorie

de l'échantillonnage aléatoire classique) ou systématique (i.e. fixe) (Petitgas, 2001). Nous allons présenter les principes du calcul de la moyenne zonale de données spatiales et de la variance d'estimation par géostatistique. Des revues récentes et plus complètes des méthodes géostatistiques appliquées à l'halieutique sont disponibles dans Rivoirard *et al.* (2000) et Petitgas (2001).

- **Echantillonnage et fonctions aléatoires**

Considérons une population échantillonnée selon un plan d'échantillonnage donné. Dans le cadre de l'échantillonnage aléatoire classique, les valeurs des échantillons sont considérées comme non aléatoires (Cochran, 1977) et c'est le fait de les sélectionner au hasard qui permet de considérer que l'estimation de leur abondance est une variable aléatoire. Les échantillons étant tirés au hasard, la moyenne et la variance de l'abondance de la population peuvent être calculées directement à partir des valeurs échantillonnées, sans émettre d'hypothèse sur la structure spatiale de la population (Petitgas, 2001).

Deux approches sont employées en géostatistique afin d'estimer la moyenne zonale et la variance d'estimation de l'abondance d'une population : l'approche transitive et l'approche intrinsèque (Matheron, 1971). Nous nous contenterons de décrire la seconde approche qui est celle que nous avons employée ici. Contrairement à l'échantillonnage aléatoire, la géostatistique intrinsèque utilise le contexte mathématique des **fonctions aléatoires**<sup>2</sup> (Petitgas, 2001). Dans ce cadre, la distribution spatiale d'une population est interprétée comme une réalisation d'une fonction aléatoire  $Z[z(x_1), \dots, z(x_n), \dots]$  définie au sein d'une zone  $V$ . La valeur  $f(x)$  d'un échantillon en un point  $x$  est ainsi considérée comme le résultat d'une variable aléatoire  $z(x)$ . **La géostatistique intrinsèque permet de calculer une variance d'estimation avec un plan d'échantillonnage fixe en inversant la situation par rapport à l'échantillonnage aléatoire : c'est la valeur échantillonnée qui est aléatoire et le plan d'échantillonnage qui est fixe.** Cette approche permet de se passer de la contrainte de l'échantillonnage aléatoire et de calculer une variance d'estimation pour des plans d'échantillonnage systématiques (Petitgas, 2001).

- **Conditions d'application de la géostatistique**

Il peut paraître contradictoire d'appliquer une méthode initialement développée pour estimer des ressources minières inertes à des ressources halieutiques, qui sont par définition mobiles. Si l'échelle temporelle de l'échantillonnage est suffisamment réduite par rapport à l'échelle des variations spatiales de la ressource, la structure spatiale de la ressource peut cependant être considérée comme suffisamment stable pour permettre l'application des méthodes géostatistiques (Rivoirard *et al.*, 2000). **Une relative stabilité spatio-temporelle de la population étudiée durant l'échantillonnage est donc la première condition nécessaire pour évaluer une moyenne zonale et sa variance d'estimation par géostatistique.**

**La seconde condition requise pour appliquer les méthodes de géostatistique intrinsèque est une certaine stationnarité de la distribution spatiale de la variable étudiée.** Un processus biologique présidant aux réalisations de la fonction aléatoire  $Z$  est stationnaire s'il se répète à l'identique dans toute la zone étudiée. En d'autres termes, les zones de plus forte densité de la population étudiée doivent être positionnées aléatoirement, il doit exister plusieurs de ces zones et leurs dimensions doivent être similaires et relativement réduites comparées à la taille de la zone échantillonnée (Petitgas, 2001). Cette stationnarité est généralement traduite mathématiquement en géostatistique par la stationnarité de la moyenne, de la variance et de la covariance de la fonction aléatoire dans la zone étudiée.

---

<sup>2</sup> Les Modèles Linéaires Généralisés (GLM) et les Modèles Additifs Généralisés (GAM) utilisent également le cadre théorique des fonctions aléatoires (Petitgas, 2001).

Des méthodes permettent cependant d'utiliser la géostatistique dans le cas de fonctions aléatoires dont la moyenne est non stationnaire. Cette fonction aléatoire est alors définie comme la somme d'une tendance i.e. d'une surface moyenne non aléatoire  $E[Z(x)]$  et de résidus spatialement corrélés  $Y(x)$  qui sont la part aléatoire du processus spatial (Petitgas, 2001) :

$$Z(x) = E[Z(x)] + Y(x)$$

équation 23

L'application de la géostatistique intrinsèque ne requiert que la stationnarité des incréments  $Z(x+h) - Z(x)$  de la fonction aléatoire  $Z(x)$  (Rivoirard *et al.*, 2000). Cette hypothèse de stationnarité des incréments s'écrit :

$$E[(Z(x+h) - Z(x))] = 0$$

équation 24

$$\text{var}[Z(x+h) - Z(x)] = 2\gamma(h)$$

équation 25

Une fonction aléatoire qui répond à ces conditions est dite intrinsèque. Elle est caractérisée uniquement par son variogramme  $\gamma(h)$ . (Rivoirard *et al.*, 2000) Le variogramme est l'outil structurel à la base de la géostatistique intrinsèque. Il exprime l'augmentation de variance entre deux points séparés par une distance  $h$  et s'écrit (Petitgas, 2001) :

$$\gamma(h) = \sigma^2 - C(h) = E[Z^2] - E[Z(x) \times Z(x+h)]$$

équation 26

où :

$C(h)$  = covariance de deux points séparés par une distance  $h$ .

$\sigma^2 = \text{var}[Z(x)] = C(0)$  = variance de la fonction aléatoire  $Z$  ;

### ➤ Le variogramme

Trois types de variogrammes doivent être distingués (Rivoirard *et al.*, 2000) :

- le **variogramme régional**, qui est inconnu et dont la moyenne est  $0.5[z(x+h) - z(x)]^2$  pour tous les points  $x$  et  $x+h$  dans le domaine ;
- le **variogramme expérimental** calculé à partir des échantillons avec l'équation :

$$\hat{\lambda}^*(h) = \frac{1}{2 \times N(h)} \sum_{x_i - x_j \sim h} [z(x_i) - z(x_j)]^2$$

équation 27

où  $N(h)$  est le nombre de paires de points  $(x_i, x_j)$  séparés par une distance  $h$  dans la somme ;

- le **modèle de variogramme**  $\gamma(h)$  qui est ajusté sur le variogramme expérimental et est sensé représenter le variogramme régional. **Le choix du modèle de variogramme**

traduit l'hypothèse faite sur la structure spatiale de la population étudiée dans le domaine.

Le comportement du modèle de variogramme entre l'origine et le premier point expérimental ne peut généralement pas être déterminé à partir des données expérimentales. **Le comportement du modèle près de l'origine a cependant une forte influence sur la variance d'estimation et traduit la régularité de la distribution spatiale de la variable** (Petitgas, 2001). Différents modèles de variogramme ont été définis pour traduire différentes hypothèses sur la régularité de la distribution spatiale. Les plus usuels sont présentés dans le Tableau 66.

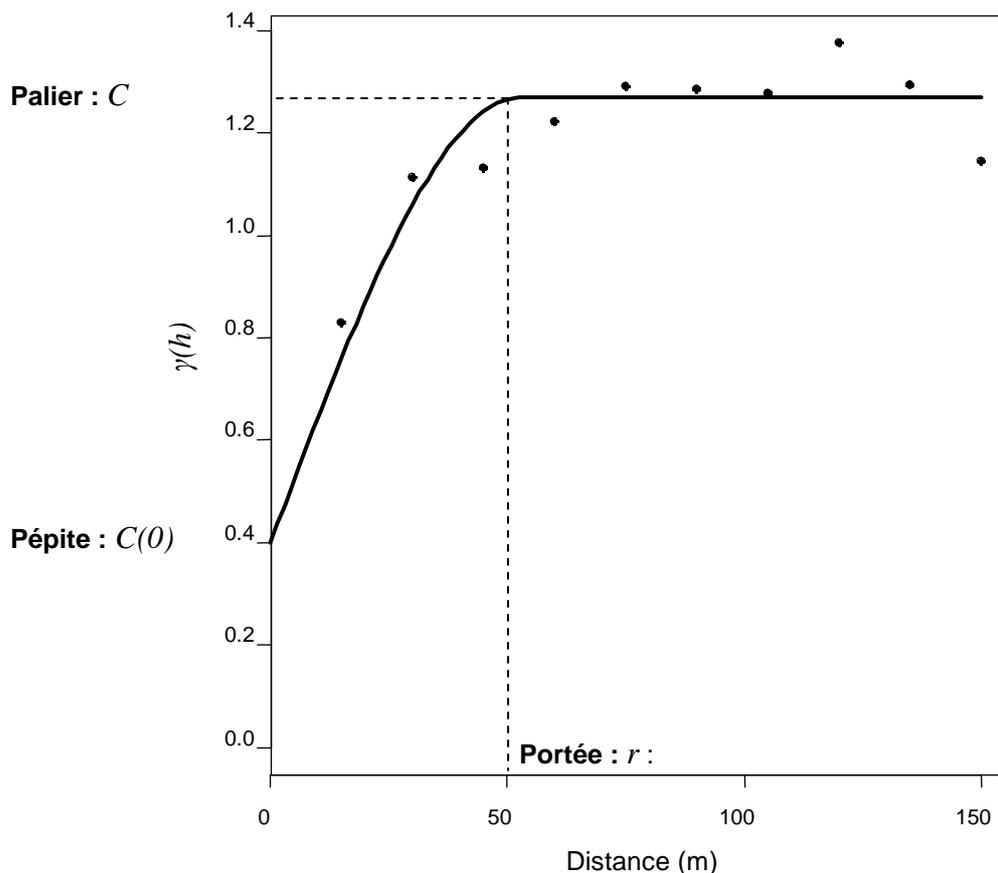
**Tableau 66. Modèles de variogrammes couramment utilisés et leurs caractéristiques physiques. Tiré de Petitgas (2001). Avec h : distance, C(0) : pépite, r : portée.**

Modèle de variogramme	Formule	Palier	Comportement à l'origine	Irrégularité de la distribution spatiale traduite par le modèle
Pépite	0 si $h = 0$ , C(0) si $h > 0$	Oui	Discontinu	Discontinue
Sphérique	$C[1.5 h/r - 0.5(h^3/r^3)]$ si $h < r$ et C si $h \geq r$	Oui	Linéaire	Moyennement irrégulière
Exponentiel	$C[1 - \exp(-h/r)]$	Asymptotique	Linéaire	Moyennement irrégulière
Gaussien	$C[1 - \exp(-h^2/r^2)]$	Asymptotique	Parabolique (tangente horizontale)	Très lisse
Puissance	$Ch^a$ pour $0 < a < 1$	Non	Tangente tendant vers la verticale quand a tend vers 0	Très irrégulière
Puissance	$Ch^a$ si $a = 1$	Non	Linéaire	Moyennement irrégulière
Puissance	$Ch^a$ pour $1 < a < 2$	Non	Tangente tendant vers l'horizontale quand a tend vers 2	Lisse

Un modèle de variogramme pépitique traduit une discontinuité à l'origine qui peut provenir de fluctuations aléatoires de la variable ou de la présence d'une structuration spatiale à une échelle plus fine que la résolution de la grille du plan d'échantillonnage (Petitgas, 2001).

Si aucune corrélation spatiale n'existe dans l'échantillon, le variogramme est uniquement pépitique : il est constant pour  $h > 0$ , égal à la variance zonale des observations.

Si les données collectées sont spatialement corrélées, le variogramme est croissant. Il peut croître continuellement ou se stabiliser autour d'une valeur appelée le **palier** (C), atteinte à partir d'une distance nommée la **portée** (r) (Rivoirard *et al.*, 2000) (Figure 107).



**Figure 107. Exemple de variogramme expérimental (points) sur lequel est ajusté un modèle de variogramme sphérique (trait plein).**

La portée est la distance au-delà de laquelle la corrélation spatiale disparaît et est donc être interprétée couramment comme la taille des structures agrégatives présentes dans la distribution spatiale de la variable (Petitgas, 1993a; Rivoirard *et al.*, 2000). **Le palier a une forte influence sur la variance d'estimation et il est important qu'il soit relativement proche de la variance des observations** (Petitgas, 2001).

Le modèle de variogramme est fréquemment ajusté visuellement sur le variogramme expérimental (Petitgas, 2001). Il peut également être ajusté de façon automatique en utilisant une méthode d'ajustement par moindres carrés (Cressie, 1991; Pelletier et Parma, 1994; Fernandes et Rivoirard, 1999; Rivoirard *et al.*, 2000).

➤ **Calcul de la moyenne zonale et de la variance d'estimation en géostatistique intrinsèque**

La quantité à estimer est la moyenne zonale (Petitgas et Lafont, 1997) :

$$Z_V = \frac{1}{V} \int_V Z(x) dx$$

équation 28

L'estimateur de la moyenne zonale  $Z_V^*$  est une combinaison linéaire des valeurs échantillonnées, leur moyenne arithmétique simple ou leur moyenne pondérée. La variance d'estimation est la variance de l'erreur  $Z_V - Z_V^*$ .

L'estimateur de la moyenne zonale s'écrit sous la forme d'une moyenne pondérée (Petitgas et Lafont, 1997) :

$$Z_V^* = \sum_{\alpha} \lambda_{\alpha} z(x_{\alpha}) \quad \text{avec} \quad \sum_{\alpha} \lambda_{\alpha} = 1 \quad \text{pour un estimateur non biaisé.}$$

équation 29

La variance d'estimation s'écrit alors (Petitgas et Lafont, 1997) :

$$\sigma_E^2 = 2\bar{\gamma}_{SV_p} - \bar{\gamma}_{VV} - \bar{\gamma}_{SS_p}$$

équation 30

où :

$\bar{\gamma}_{VV} = \frac{1}{V^2} \int_V dx \int_V \gamma(|x-y|) dy$  est la valeur du variogramme moyen pour toutes les distances dans le domaine V ;

$\bar{\gamma}_{SS_p} = \sum_{\alpha} \sum_{\beta} \lambda_{\alpha} \lambda_{\beta} \gamma(|x_{\alpha} - x_{\beta}|)$  est la valeur de la moyenne pondérée du variogramme pour toutes les distances entre les échantillons ;

$\bar{\gamma}_{SV_p} = \frac{1}{V} \sum_{\alpha} \lambda_{\alpha} \int_V \gamma(|x_{\alpha} - y|) dy$  est la valeur de la moyenne pondérée du variogramme pour toutes les distances entre les échantillons et tous les points du domaine V ;

$\bar{\gamma}_{VV}$  est la variance (basée sur le modèle de variogramme) au sein du domaine V.

$\bar{\gamma}_{SS_p}$  est la variance au sein de l'échantillon.  $\bar{\gamma}_{SV_p}$  est un terme de variance qui dépend de la position des échantillons au sein du domaine. **La variance d'estimation dépend donc uniquement du modèle de variogramme utilisé, des poids  $\lambda$ , de la position des échantillons les uns par rapport aux autres ( $\bar{\gamma}_{SS_p}$ ) et de la position des échantillons au**

**sein du domaine V ( $\bar{\gamma}_{SV_p}$ ).** Si le modèle de variogramme comprend une pépite, elle est directement ajoutée à la variance d'estimation.

La variance d'estimation ne dépend pas directement des valeurs des échantillons. **Si la structure spatiale décrite par le variogramme demeure stable au cours du temps dans le domaine considéré, l'équation 30 permet d'estimer la précision de différents parcours d'échantillonnage** (Petitgas et Lafont, 1997).

Si les observations ne sont pas corrélées spatialement, la variance d'estimation vaut  $\sigma^2/n$ , où  $n$  est le nombre d'observations.

### ➤ Détermination des poids optimaux par krigeage

Les valeurs des poids  $\lambda_{\alpha}$  peuvent être déterminés par krigeage ordinaire, de façon à minimiser la variance d'estimation (Matheron, 1971). Les poids de krigeage  $\lambda_i$  sont les solutions du système linéaire (Rivoirard *et al.*, 2000) :

$$\begin{cases} \sum_j \lambda_j \gamma(x_i - x_j) + \mu = \bar{\gamma}(x_i, V) \\ \sum_i \lambda_i = 1 \end{cases}$$

équation 31

où :

$\mu$  = paramètre lagrangien introduit pour remplir la condition  $\sum_i \lambda_i = 1$  ;

$\sum_j \lambda_j \gamma(x_i - x_j) + \mu$  = variance de krigeage à minimiser.

L'utilisation des poids de krigeage dans l'équation 30 permet de calculer la variance d'estimation minimale. La moyenne pondérée calculée avec les poids de krigeage (équation 29), ou moyenne krigée, est donc l'estimateur optimal de la moyenne zonale. L'utilisation des poids de krigeage permet par exemple de corriger l'hétérogénéité du plan d'échantillonnage (Rivoirard *et al.*, 2000).

#### 4.3.2.2. Evaluation de la biomasse diurne de l'agrégation de thons de sub-surface observée autour de DCP ancrés par méthodes géostatistiques

##### • Objectifs de l'étude et données utilisées

Notre objectif est ici d'estimer la biomasse maximale journalière de l'agrégation de thons de sub-surface, observée autour des DCP ancrés étudiés, entre mai et août 2003. Nous avons vu au § 4.2 que les maxima de biomasse journaliers avaient été observés lors de toute la phase diurne. L'estimation de ces maxima de biomasse nécessite donc de pouvoir évaluer l'abondance globale de l'agrégation de thons de sub-surface, observée lors d'une prospection quelconque, au cours de la phase diurne. La zone de distribution de l'agrégation de thons de sub-surface était stable lors de la phase diurne (cf. § 4.2). La surface de densité de l'agrégation était également relativement constante à l'échelle temporelle d'une prospection acoustique. Cette stabilité temporelle et spatiale permet d'envisager l'application des méthodes géostatistiques durant cette période. Nous avons donc sélectionné pour la suite des analyses que les 61 prospections réalisées de jour, lors des campagnes D03 à D06, autour des 2 DCP étudiés.

Les prospections en étoile élargies réalisées autour du DCP bicéphale CARLA n'ont pas été retenues dans l'analyse, car le parcours d'échantillonnage utilisé était différent des parcours en étoile. Les prospections n'ont pas été analysées séparément, en fonction du DCP autour duquel elles avaient été réalisées, car les surface de densité des thons de sub-surface étaient relativement similaires autour des 2 DCP étudiés.

- **Non stationnarité de la distribution spatiale de l'agrégation de thons de sub-surface et krigeage universel**

Nous avons vu précédemment que l'agrégation de thons de sub-surface était unique, que son centre de gravité était situé près de la tête du DCP (cf. § 4.2.2.3) et que sa densité acoustique décroissait de la tête du DCP vers la périphérie de la zone étudiée (cf. § 4.2.2.4). **La distribution spatiale de l'agrégation de thons de sub-surface n'est donc manifestement pas stationnaire**, au sens de la définition donnée au § 4.3.2.1. Des méthodes géostatistiques sont cependant disponibles pour analyser des données issues de fonctions aléatoires non stationnaires (Rivoirard *et al.*, 2000; Petitgas, 2001).

Si la tendance déterministe de la fonction aléatoire non stationnaire décrite par l'équation 23 peut être exprimée explicitement, cette fonction peut s'écrire (Petitgas, 2001) :

$$Z(x) = m(x) + Y(x) \quad (\text{modèle additif})$$

équation 32

$$\text{ou : } Z(x) = m(x) + am(x)Y(x) \quad (\text{modèle multiplicatif})$$

équation 33

avec :

$a$  = constante ;

$m(x)$  = tendance déterministe exprimée sur tout le domaine ;

$Y(x)$  = résidus spatialement corrélés avec une moyenne nulle et une variance unitaire.

Les méthodes géostatistiques décrites au § 4.3.2.1 peuvent alors s'appliquer sur la composante stationnaire et spatialement structurée  $Y(x)$  de la fonction aléatoire (Rivoirard *et al.*, 2000). Cette méthode, dite de **krigeage universel** (Matheron, 1971), permet ainsi de calculer la moyenne krigée et la variance d'estimation de  $Z$  sur tout le domaine étudié (Sullivan, 1991; Petitgas, 1997; Rivoirard et Guiblin, 1997). **La variance d'estimation est dans ce cas constituée de deux composantes, l'une décrivant l'erreur commise sur l'estimation de la tendance et l'autre décrivant l'erreur sur l'estimation des résidus** (Petitgas, 2001) :

$$\sigma_E^2 = \left[ \frac{1}{V} \int_V m(x) dx - \sum_{\alpha} \lambda_{\alpha} m(x_{\alpha}) \right]^2 + \sigma_E^2(Y)$$

équation 34

Cette méthode a été appliquée en écologie marine pour étudier la distribution spatiale et estimer l'abondance de poissons démersaux (Sullivan, 1991; Stelzenmuller *et al.*, 2005), de crustacés benthiques (Rufino *et al.*, 2004) ainsi que d'œufs de poissons (Petitgas, 1997). La tendance  $m(x)$  est généralement estimée en ajustant un modèle de régression sur les valeurs des échantillons  $z(x)$ , en utilisant comme variables explicatives un polynôme des coordonnées spatiales  $x$  (Stelzenmuller *et al.*, 2005) et/ou des covariables comme la profondeur (Sullivan, 1991; Rufino *et al.*, 2004). Matheron (1971) a cependant démontré que la tendance  $m(x)$  et les résidus  $Y(x)$  du processus spatial ne pouvaient être estimés à partir des échantillons  $z(x)$  récoltés lors de la même prospection, sous peine de sous estimer le variogramme des résidus (Petitgas, 2001).

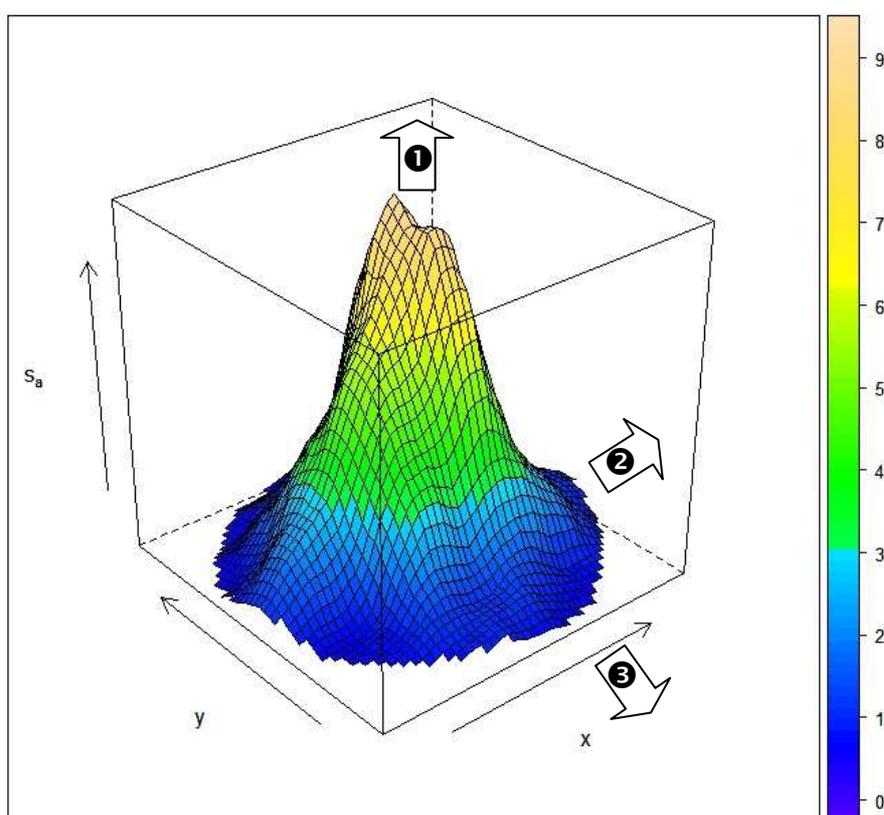
**Reprenant la méthode proposée par Petitgas (1997), nous avons tiré parti du fait que les prospections acoustiques avaient été réalisées successivement dans la même zone pour estimer la tendance directement.** La succession des prospections nous

a en effet donné accès à de multiples réalisations du processus spatial sous-jacent. Nous avons ainsi estimé la tendance du processus à partir des moyennes temporelles calculées en chaque point  $x$  du domaine.

- **Standardisation de la surface de densité des thons de sub-surface et définition de leur zone de distribution moyenne**

- **Standardisation de la surface de densité de l'agrégation de thons de sub-surface dans la zone d'étude**

Nous avons vu au § 4.2.2.2 que la moyenne zonale de la surface de densité acoustique de l'agrégation de thons de sub-surface variait à la fois en fonction du cycle nyctéméral et d'un leg à l'autre. Ces variations sont représentées par des fluctuations de l'altitude moyenne de la surface de densité dans la Figure 108 (fluctuations ①).



**Figure 108. Représentation conceptuelle de la surface de densité d'une agrégation de thons de sub-surface et de la variabilité de sa densité (①) et de son extension spatiale (② et ③).**

L'analyse des courbes d'agrégation géostatistiques a montré que, si la zone de distribution de l'agrégation était relativement constante au cours de la phase diurne, elle pouvait varier de façon significative d'un leg à l'autre (cf. 4.2.2.4). L'analyse des axes d'inertie a en outre mis en évidence que la distribution spatiale de l'agrégation de thons de sub-surface était relativement anisotrope et que cette anisotropie pouvait être mise en relation avec la direction du courant (cf. § 4.2.2.3). Ces fluctuations de la distribution spatiale de la densité de thons de sub-surface se traduisent par des fluctuations non proportionnelles (anisotropie) de la surface de densité dans les directions ② et ③ de la Figure 108.

Notre objectif est ici d'estimer la surface de densité moyenne de l'agrégation de thons de sub-surface observée lors de toutes les prospections diurnes. Il est donc nécessaire d'exprimer les densités acoustiques de thons enregistrées lors de chaque prospection sous une forme qui permette de calculer la moyenne temporelle de la densité dans chaque cellule de la grille d'échantillonnage utilisée.

La densité acoustique des thons de sub-surface, exprimée sous la forme d'un indice de réflexion surfacique  $s_a$  (sensu MacLennan *et al.*, 2002), et mesurée dans la cellule  $x$  lors de la prospection acoustique  $t$  a été désignée par  $Z(x,t)$ .  $Z_V(t)$  est la densité zonale de thons de sub-surface mesurée lors de la prospection acoustique  $t$  dans la zone  $V$ . La densité relative  $Z_p(x,t)$  est alors définie comme la contribution à  $Z_V(t)$  de la cellule  $x$  lors de la prospection  $t$  :

$$Z_p(x,t) = \frac{Z(x,t)}{Z_V(t)}$$

équation 35

**Les propriétés statistiques de cette densité relative ne varient pas au cours du temps et permettent donc de comparer des surfaces de densité d'une prospection à l'autre, quelle que soit l'abondance moyenne  $Z_V(t)$  enregistrée au cours des différentes prospections** (Petitgas, 1997). La densité relative a donc été utilisée afin de calculer la surface de densité moyenne des thons de sub-surface lors de la période étudiée.

Des déformations de la distribution spatiale de l'agrégation de thons de sub-surface ont de plus été observées dans le plan horizontal de la Figure 108 et ont étudiées au § 4.2. Nous nous intéressons maintenant à la distribution spatiale moyenne de l'agrégation diurne. Celle-ci ne doit pas traduire l'influence de conditions locales, mais l'organisation spatiale moyenne qui émerge des interactions entre les thons de sub-surface autour du DCP. **Nous avons donc standardisé les coordonnées des densités de thons observées, afin d'homogénéiser leur distribution spatiale et filtrer l'influence des conditions de l'environnement local.**

Les coordonnées des ESU contenant des thons de sub-surface ont d'abord été exprimées en référence à la position du centre de gravité de l'agrégation de sub-surface pour chaque prospection. Cette première étape a permis de centrer les distributions spatiales de toutes les agrégations de sub-surface par rapport à leur centre de gravité.

L'écart-type des coordonnées des ESU contenant des thons de sub-surface peut être utilisé comme un estimateur de l'extension horizontale de l'agrégation le long des axes des abscisses et des ordonnées (Okubo et Chiang, 1974). En nous inspirant de la méthode utilisée par Okubo et Chiang (1974) pour standardiser les coordonnées des positions d'un vol de moucherons, nous avons standardisé les coordonnées des ESU de chaque prospection  $t$ , de façon à ce que les écart-types des coordonnées de chaque prospection soient égaux. Les coordonnées standardisées  $x_{s-t,i}$  de l'ESU  $i$  de la prospection  $t$  ont été calculées à partir des coordonnées non standardisées  $x_{t,i}$  au moyen de la formule :

$$x_{s-t,i} = x_{t,i} \times \frac{\bar{\sigma}_x}{\sigma_{x-t}}$$

équation 36

où :

$\bar{\sigma}_x$  = moyenne des écart-types des coordonnées non standardisées des ESU de chaque prospection contenant une valeur de densité positive ;

$\sigma_{x-t}$  = écart-type des coordonnées non standardisées des ESU contenant une valeur de densité positive lors de la prospection  $t$ .

**Avec cette transformation, les écart-types des coordonnées standardisées des ESU de chaque prospection étaient ainsi tous égaux à  $\bar{\sigma}_x$ , dimension moyenne de l'agrégation lors de toutes les prospections diurnes.**

Les densités acoustiques des ESU de chaque prospection ont ensuite été attribuées aux cellules de la grille définie au § 4.2.1.1, dans le système de coordonnées standardisées, selon la méthode décrite dans ce même paragraphe.

➤ **Définition de la zone de distribution moyenne de l'agrégation de thons de sub-surface**

La tendance  $m(x)$  doit être exprimée dans tout le domaine d'estimation  $V$  pour que la méthode de krigeage universel soit applicable (Petitgas, 2001). Notre objectif étant d'estimer la densité de l'agrégation de thons de sub-surface, le domaine  $V$  doit coïncider avec la zone de distribution moyenne de l'agrégation. Cette zone de distribution moyenne a été définie en coordonnées standardisées en étudiant l'évolution, en fonction de la distance au centre de gravité de l'agrégation, des pourcentages cumulés du nombre de cellules échantillonnées contenant des thons de sub-surface et de l'énergie acoustique relative par cellule  $E_p = Z_p(x,t) \times s$ , où  $s$  est la surface d'une cellule d'échantillonnage (15 m<sup>2</sup>).

**Le domaine d'estimation  $V$  a été défini comme une zone circulaire centrée sur le centre de gravité de l'agrégation de thons de sub-surface. Le rayon de ce cercle était la distance minimale permettant d'inclure dans le domaine d'estimation, l'essentiel de l'énergie acoustique moyenne des thons de sub-surface.**

• **Modélisation de la densité acoustique diurne des thons de sub-surface**

Les densités relatives  $Z_p(x,t)$  des thons de sub-surface enregistrées dans la zone d'étude lors des prospections diurnes ont été considérées comme étant des réalisations du même processus spatial sous-jacent, décrit par la fonction aléatoire  $Z_p$ . La densité relative  $Z_p(x,t)$  a été modélisée dans le domaine  $V$  par krigeage universel, en s'inspirant de la démarche utilisée par Petitgas (1997) pour étudier la distribution spatiale et évaluer l'abondance d'œufs de sole (*Solea solea*, L.) dans une zone de nourricerie.

La méthode de krigeage universel nécessite de caractériser une surface de tendance, qui correspond à l'espérance de la fonction aléatoire pour de multiples réalisations du processus. L'échelle de la tendance doit être grande comparée au domaine étudié et ce sont les résidus résultant de la différence entre la fonction aléatoire et la tendance qui sont analysés (Matheron, 1971).

Le modèle exprimant la densité relative en fonction de la tendance était additif :

$$Z_p(x,t) = M(x) + R(x,t) \quad \text{et} \quad E[Z_p(x,t)] = M(x)$$

équation 37

où :

$E[Z_p(x,t)]$  = espérance de la densité relative calculée entre toutes les prospections dans chaque cellule  $x$  de la grille ;

$R(x,t)$  = résidus de moyenne nulle et de variance 1.

Le modèle complet caractérisant les données était de la forme :

$$\frac{Z(x,t)}{Z_v(t)} = M(x) + R(x,t) \Leftrightarrow Z(x,t) = Z_v(t)(M(x) + R(x,t))$$

équation 38

**Les résidus  $R(x,t)$  étaient spatialement corrélés. Le processus temporel  $Z_v(t)$  était supposé aléatoire et stationnaire durant les périodes diurnes échantillonnées lors des campagnes considérées.** Un variogramme moyen des résidus a été défini afin de calculer la variance d'estimation basée sur l'équation 34.

Comme dans Petitgas (1997), la tendance et les résidus ont été estimés directement à partir des données. Toutes les valeurs de densité avaient été collectées dans la même zone autour des têtes des 2 DCP étudiés. Nous avons donc supposé que les surfaces de densité des agrégations de thons de sub-surface observées autour de chacune des têtes des DCP étaient similaires.

La moyenne arithmétique des données échantillonnées a été utilisée comme estimateur de la moyenne zonale  $Z_v^*(t)$  pour chaque prospection. L'estimateur de la tendance  $M^*(x)$  a été calculé, dans chaque cellule  $x$ , à partir d'une équation d'advection-diffusion généralisée appliquée aux groupes d'animaux. La méthode employée est présentée dans le paragraphe suivant. Les résidus  $R(x,t)$  ont été estimés dans chaque cellule à partir de l'équation :

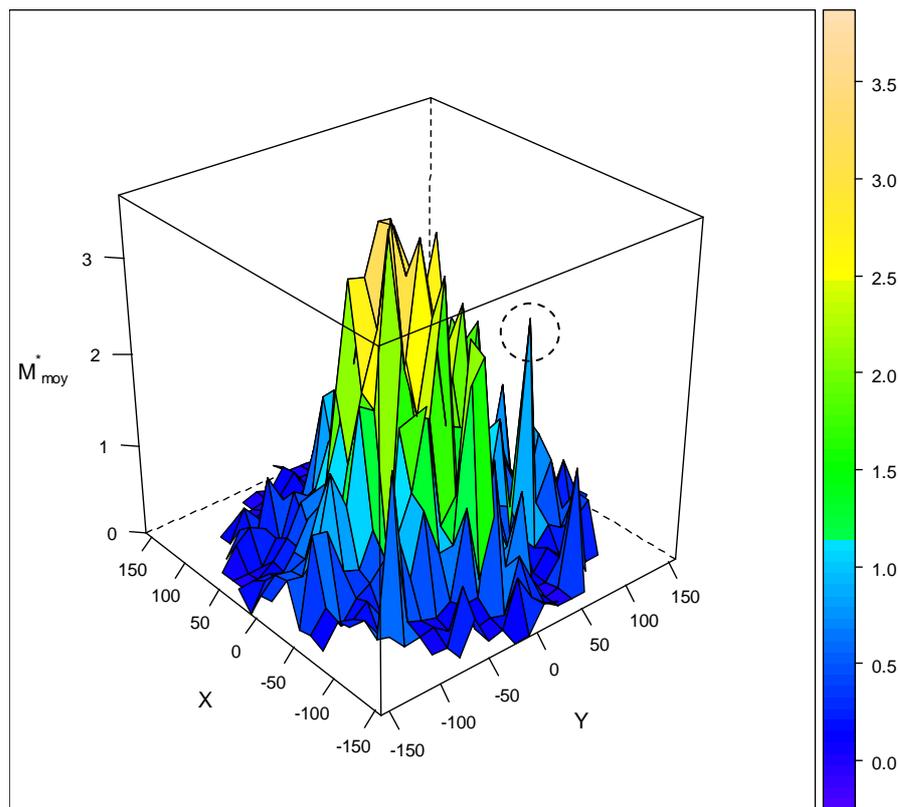
$$R^*(x,t) = \frac{z(x,t)}{Z_v^*(t)} - M^*(x)$$

équation 39

- **Modélisation de la tendance de la surface de densité de l'agrégation de thons de sub-surface**

- **Surface de densité moyenne de l'agrégation de thons de sub-surface**

La résolution de la grille utilisée pour décrire la surface de densité de l'agrégation de sub-surface est suffisamment fine pour permettre une estimation de la tendance  $M(x)$  en moyennant les valeurs de densité relative  $z_p(x,t)$  observées dans chaque cellule de 15 m de côté de cette grille. La surface moyenne de densité relative obtenue  $M_{moy}^*(x)$  est présentée dans la Figure 109.



**Figure 109. Surface de tendance  $M_{moy}^*(x)$  obtenue en moyennant les densités relatives diurnes observées dans chaque cellule  $x(X,Y)$  au cours des campagnes D03 à D06. Les coordonnées  $X$  et  $Y$  sont standardisées. Le cercle en pointillé indique une zone de la surface de tendance influencée par une valeur extrême de densité.**

Malgré la standardisation des données, la surface de tendance moyenne  $M_{moy}^*(x)$  est influencée par les valeurs extrêmes de densité décelées lors de l'analyse de la variabilité de la surface de densité (cf. § 4.2.2.2) (Figure 109). Cette surface ne semble donc pas optimale pour estimer la tendance  $M(x)$ . Nous nous sommes donc orientés vers les modèles mathématiques décrivant les groupes d'animaux, afin d'estimer la tendance en relation avec le comportement agrégatif des thons de sub-surface.

#### ➤ **Modèles de groupes d'animaux**

**La surface de densité  $M_{moy}^*(x)$  peut être interprétée comme une propriété émergente de l'agrégation de sub-surface.** Cette surface moyenne résulte en effet des interactions multiples entre les thons de sub-surface au sein de l'agrégation, observées lors de toutes les prospections. L'étude détaillée de ces comportements sociaux au sein des groupes d'animaux ayant été abordée depuis peu, de nombreux modèles de groupes d'animaux ont simplement été formulés afin de reproduire les caractéristiques de bancs ou d'agrégations réelles (Grünbaum et Okubo, 1994). Certains modèles permettent ainsi de reproduire des distributions de densités proches de celles des thons de sub-surface autour des DCP (Okubo et Chiang, 1974).

L'utilisation de l'un de ces modèles semblait donc être une démarche intéressante afin d'estimer la tendance  $M(x)$  de la surface de densité de l'agrégation de thons de sub-surface, en relation étroite avec les processus comportementaux que révèle son observation.

La modélisation des groupements d'animaux a été abordée selon deux approches principales (Okubo, 1986; Grünbaum et Okubo, 1994; Levin, 1997; Turchin, 1997; Okubo *et al.*, 2001) :

- **l'approche Lagrangienne**, qui vise à reproduire les déplacements individuels des animaux. Ces types de modèles, également appelés modèles individus centrés ou stochastiques, utilisent des équations qui décrivent les mouvements des individus au sein du groupe en intégrant des facteurs environnementaux, sociaux et aléatoires ;
- **l'approche Eulérienne** vise au contraire à décrire le flux d'une variable caractéristique, dans le cas des groupes d'animaux, la densité de l'agrégation, au moyen d'une équation différentielle partielle (Grünbaum et Okubo, 1994). L'équation de base des modèles Eulériens est l'équation d'advection-diffusion-réaction. Dans cette équation, les termes d'advection et de diffusion résultent des influences combinées de l'environnement et du comportement individuel. Le terme de réaction traduit quant à lui la dynamique de la population (Grünbaum et Okubo, 1994; Maury, 1998).

L'approche Eulérienne concerne directement la distribution spatio-temporelle de la distribution de la densité des animaux, plutôt que leurs positions individuelles. Ce type de modèle était donc le plus adapté pour caractériser la tendance de l'agrégation de thons de sub-surface autour de DCP ancrés. Il a déjà été appliqué en écologie pour l'étude des agrégations d'insectes (Okubo et Chiang, 1974; Okubo *et al.*, 1977; Turchin et Simmonds, 1997), d'herbivores terrestres (Lewis, 1994), de zooplancton (Okubo et Anderson, 1984; Yen et Bryant, 1997) et de bancs de poissons (Okubo, 1986; Seno et Nakai, 1995; Okubo *et al.*, 2001).

Nous avons utilisé le modèle d'advection-diffusion appliqué aux groupes d'animaux développé par Okubo et Chiang (1974) et Okubo *et al.* (2001) afin de modéliser la tendance de la distribution des thons de sub-surface.

### ➤ **Processus advectifs et diffusifs**

Nous allons d'abord brièvement définir les processus impliqués dans ce modèle : la diffusion et l'advection. Les applications des modèles de diffusion en écologie sont présentées de façon exhaustive dans Okubo et Levin (2001b).

#### **Les déplacements aléatoires : la diffusion**

Le modèle de la marche aléatoire est à la base de la théorie de la diffusion (Okubo et Levin, 2001a). **La diffusion est en effet la résultante macroscopique (ici à l'échelle du groupe et à grande échelle spatio-temporelle) de mouvements microscopiques désordonnés (à l'échelle de l'individu et à petite échelle spatio-temporelle), comparables au mouvement brownien des molécules** (Maury, 1998).

On démontre qu'un poisson se déplaçant dans une dimension spatiale selon un modèle de marche aléatoire a une probabilité  $p(x,t)$  de se trouver en un point  $x$  au bout d'un temps  $t$  qui est égale à (Okubo et Levin, 2001a) :

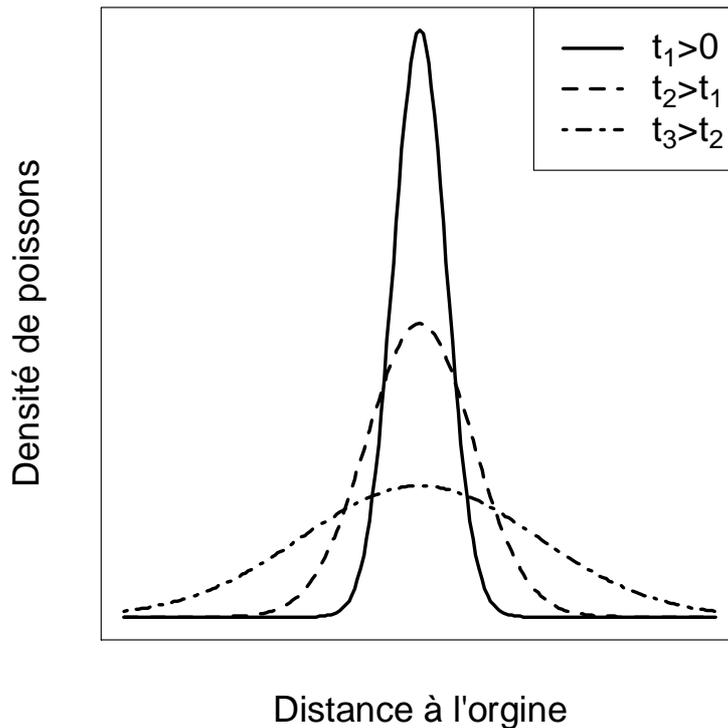
$$p(x,t) = \frac{1}{2(\pi Dt)^{1/2}} \exp(-x^2/4Dt)$$

équation 40

où :

$D$  = coefficient de diffusivité, homogène à une distance au carré sur un temps.

Le coefficient  $D$  est une mesure de l'efficacité de la dispersion de la particule, ou d'un poisson, d'un milieu dense vers un milieu moins dense (Maury, 1998). Ce résultat est généralisable pour représenter la distribution d'un groupe de poissons dans plusieurs dimensions spatiales (Okubo et Levin, 2001a). La diffusion dans une dimension d'individus initialement répartis de manière ponctuelle peut donc se représenter grâce à une loi normale de variance proportionnelle au temps  $\sigma^2 = 2Dt$  (Maury, 1998) (Figure 110).



**Figure 110. Diffusion théorique de poissons relâchés au point origine à t=0. Redessiné de Maury (1998).**

La théorie classique de la diffusion repose sur **la loi de Fick**. D'après cette loi, la quantité de matière transportée dans une direction  $x$ , à travers une surface unitaire et par unité de temps, i.e. le flux  $J_x$ , est proportionnelle au gradient de la concentration  $S$  de la matière considérée (Okubo et Levin, 2001a) :

$$J_x = -\frac{D\partial S}{\partial x}$$

équation 41

où  $D$  est le coefficient de diffusion. Le signe moins indique que la diffusion se produit des hautes vers les basses concentrations.

L'équation de diffusion de Fick est obtenue à partir de cette loi (Okubo et Levin, 2001a):

$$\frac{\partial S}{\partial t} = -\frac{\partial J_x}{\partial x} = \frac{\partial}{\partial x} \left( D \frac{\partial S}{\partial x} \right)$$

équation 42

### Les déplacements polarisés : l'advection

Les processus d'advection se traduisent au niveau macroscopique par des déplacements polarisés, qui peuvent être actifs ou passifs. L'advection résulte dans le cas des poissons de déplacements microscopiques à l'échelle individuelle, qui auraient une composante aléatoire régulièrement réajustée dans le sens d'un gradient (Maury, 1998).

Les mouvements d'advection dans une dimension peuvent être représentés par une simple équation de flux (Maury, 1998) :

$$\frac{\partial S}{\partial t} = -\frac{\partial(uS)}{\partial x}$$

équation 43

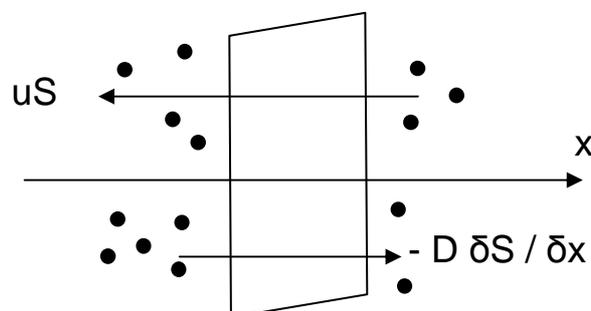
Où  $u$  est un coefficient d'advection (vitesse) dans la dimension considérée.

Cette équation peut être généralisée aux trois dimensions de l'espace (Maury, 1998).

#### ➤ **Présentation du modèle Eulérien d'advection-diffusion appliqué aux groupes d'animaux (Okubo *et al.*, 2001)**

Le modèle d'advection-diffusion que nous avons utilisé a été développé en partant du constat que la distribution des densités au sein d'un groupe social d'animaux (i.e. où se produisent des phénomènes de densité-dépendance) ne pouvait être reproduite par un simple modèle de marche aléatoire (Okubo, 1972; Okubo et Chiang, 1974; Okubo, 1986; Okubo *et al.*, 2001). Nous avons vu en effet qu'un simple modèle de diffusion produit une expansion continue de la distribution spatiale de la densité de poissons, initialement localisée en un point (cf. Figure 110). Le modèle mathématique décrivant la distribution de densité au sein d'un groupe social d'animaux doit donc inclure un mécanisme antagoniste de la diffusion, afin de maintenir la cohésion de l'agrégation (Okubo et Chiang, 1974; Seno et Nakai, 1995; Okubo *et al.*, 2001). En d'autres termes, si l'on raisonne dans une dimension spatiale décrite par un axe  $x$ , le flux d'organismes passant à travers un plan perpendiculaire à l'axe  $x$  doit être constitué de deux composantes, l'une aléatoire et l'autre non aléatoire (Okubo *et al.*, 2001).

Si l'on suppose que la composante aléatoire est un processus diffusif et que la composante non aléatoire est un phénomène advectif, les flux antagonistes peuvent s'écrire respectivement  $-D\partial S/\partial x$  et  $uS$  d'après l'équation 41 et l'équation 43,  $S$  étant la densité d'animaux (Okubo *et al.*, 2001).



**Figure 111. Flux des organismes au sein de l'agrégation, dus à l'advection ( $uS$ ) et à la diffusion ( $-D\delta S/\delta x$ ). Tiré de Okubo *et al.*, 2001.**

Le flux diffusif est orienté des concentrations les plus élevées vers les plus faibles, tandis que le flux advectif se produit dans le sens de la dérive moyenne  $u$  des individus au sein de l'agrégation. Les coefficients de diffusion et d'advection  $D$  et  $u$  varient généralement au sein de l'agrégation et dépendent également de la densité des organismes (Okubo *et al.*, 2001).

Le flux total des organismes s'écrit alors (Okubo *et al.*, 2001) :

$$J = uS - D \frac{\partial S}{\partial x}$$

équation 44

**Si l'on suppose que l'agrégation est quasi-stationnaire, la valeur de  $J$  doit être constante dans tout le plan considéré.** La densité d'organismes au-delà des limites de l'agrégation doit de plus être nulle, donc le flux disparaît :  $J = \text{constante} = 0$ . L'équation 44 devient alors (Okubo *et al.*, 2001) :

$$\frac{1}{S} \frac{dS}{dx} = \frac{u}{D}$$

équation 45

Le rapport d'advection-diffusion  $u/D$  peut être exprimé en fonction de  $S$  à partir de la distribution expérimentale des valeurs de  $S$ . Les densités des individus au sein de l'agrégation sont ensuite exprimées en fonction de  $x$ , en remplaçant  $u/D$  dans l'équation 45 par son expression en fonction de  $S$  et en résolvant analytiquement l'équation 45.

Ce modèle a été appliqué afin de modéliser la distribution spatiale de la densité au sein de vols de moucheron (*Anarete pritichiardi* Kim (Diptera: Cecidomyiidae)), observée au moyen d'une caméra vidéo au dessus d'un drap blanc étendu sur le sol. Le drap blanc agissait comme un DCM<sup>3</sup>, en provoquant la formation d'un vol dans le champ de la caméra (Okubo et Chiang, 1974).

➤ **Estimation de la tendance de l'agrégation de thons de sub-surface au moyen du modèle d'advection-diffusion appliqué aux groupes d'animaux**

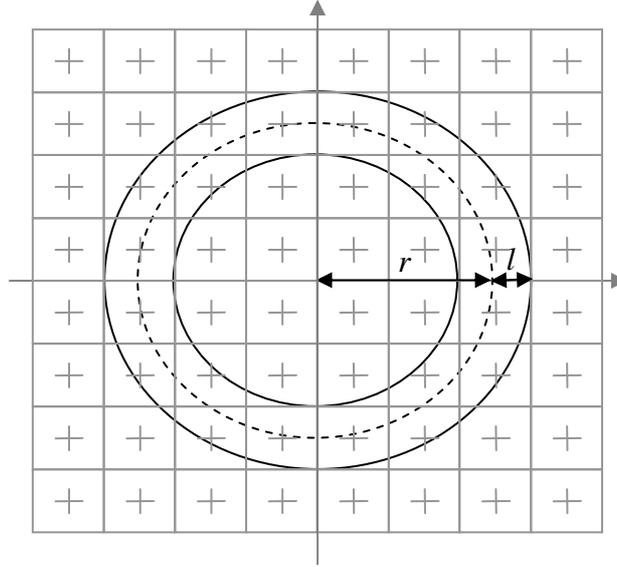
Le modèle d'advection-diffusion appliqué aux groupes d'animaux développé par Okubo *et al.* (2001) est un modèle à une dimension spatiale.

Il est donc nécessaire de réduire la surface de densité moyenne  $M_{\text{moy}}^*(x)$  de l'agrégation de thons de sub-surface à une distribution de densité dans une dimension spatiale, afin de pouvoir ajuster le modèle.

Nous avons vu précédemment que les coordonnées de l'agrégation de thons de sub-surface avaient été standardisées, afin d'assurer l'isotropie de sa distribution spatiale. La densité de l'agrégation de thons de sub-surface moyenne peut donc être exprimée en une dimension, en fonction de la distance à son centre de gravité.

Chaque classe de distance a été définie par une distance  $r$  au centre de gravité de l'agrégation et une tolérance  $l$ , de façon à ce que la largeur de toutes les classes de distances soit  $r+l-(r-l) = 2l$  (Figure 112).

<sup>3</sup> DCM : Dispositif de Concentration de Moucheron



**Figure 112. Définition des classes de distance au centre de gravité de l'agrégation (situé à l'origine). Les croix figurent le centre des cellules d'échantillonnage  $x$  où est rapportée la valeur moyenne de la densité relative dans la cellule,  $M_{moy}^*(x)$ .**

La densité relative moyenne  $z_{pk}(r)$  dans la classe de distance  $r$  a été estimée à partir de la formule :

$$z_{pk}(r) = \sum_{r-l \leq d(x) < r+l} \frac{k_h(d(x)-r)}{\sum k_h(d(x)-r)} \times M_{moy}^*(x)$$

équation 46

où :

$d(x)$  = distance du centre de la cellule  $x$  au centre de gravité de l'agrégation de thons de sub-surface ;

$k_h$  = fonction noyau (ou « kernel ») d'Epaneçnikov de bande passante  $h$ .

La **fonction noyau** d'Epaneçnikov (Silverman, 1986; Stoyan et Stoyan, 1994) permet de pondérer les valeurs de densité des cellules situées dans une classe de distance, en fonction de la distance du centre de la cellule au centre de la classe. La fonction noyau d'Epaneçnikov et un exemple d'utilisation sont détaillés dans l'annexe 5. La fonction noyau permet également de définir des classes de distance d'une largeur inférieure à la maille de la grille d'échantillonnage d'origine et d'améliorer ainsi la résolution spatiale.

Différentes valeurs de largeur des classes de distance et de bande passante de la fonction noyau ont été testées, afin de définir la distribution de densité relative moyenne la plus réaliste, dans les classes de distance les plus réduites possibles.

Le modèle d'advection-diffusion d'Okubo *et al.* (2001) a ensuite été appliqué aux densités relatives moyennes en posant  $x=r$  et  $S = z_{pk}$  dans l'équation 45. Le rapport  $u/D$  a été calculé et représenté en fonction de  $r$  et de  $z_{pk}$ .

Un modèle de régression linéaire a ensuite été ajusté en échelles logarithmiques, afin d'exprimer  $u/D$  en fonction de  $z_{pk}$ . L'expression obtenue a été utilisée pour résoudre

analytiquement l'équation 45 et exprimer  $z_{pk}$ , en fonction de  $r$ . Les valeurs de  $z_{pk}$  prédites par ce modèle ont été notées  $z_{pk}^*$ .

L'erreur commise lors de l'estimation de la tendance par  $M^*(x)$  a été évaluée au moyen du coefficient de détermination  $R^2$  correspondant à l'estimation de  $z_{pk}$  par  $z_{pk}^*$ . Ce coefficient mesure la proportion de la variation de  $z_{pk}$  expliquée par  $z_{pk}^*$  et a été calculé au moyen de la formule (Scherrer, 1984) :

$$R^2 = \frac{\sum (z_{pk}^* - \bar{z}_{pk})^2}{\sum (z_{pk} - \bar{z}_{pk})^2}$$

équation 47

Nous avons ainsi considéré que l'erreur d'ajustement sur la tendance pouvait être estimée par  $1 - R^2$ .

- **Etude des résidus du modèle de krigeage universel : validation du modèle, corrélation spatiale et variance d'estimation**

- **Effet de la valeur de la tendance sur la variance des résidus par cellule d'échantillonnage**

Les résidus  $R^*(x,t)$  du modèle de krigeage universel de chaque prospection acoustique diurne  $t$  ont été calculés dans chaque cellule échantillonnée  $x$  avec l'équation 39 :

$$R^*(x,t) = \frac{z(x,t)}{Z_v^*(t)} - M^*(x).$$

Afin de valider la forme additive du modèle de krigeage universel utilisé, nous avons étudié dans un premier temps la relation entre la valeur de la tendance (i.e. la densité moyenne)  $M^*(x)$  et l'écart-type des résidus  $R^*(x,t)$ , calculé au cours du temps dans chaque cellule de la grille d'échantillonnage :  $\sqrt{E_t((R^*(x,t))^2)}$ . Une relation linéaire entre l'écart-type des résidus et la densité moyenne dans les cellules de la grille indique en effet l'existence d'une relation proportionnelle entre l'amplitude des variations des valeurs de densité et leur valeur moyenne. Ce genre de relation proportionnelle impose alors l'utilisation d'un modèle de krigeage universel de type multiplicatif (cf. équation 33 et Petitgas, 1997).

- **Ajustement du modèle de krigeage universel**

Les moyennes  $m_{p-z_p}(t)$  et les variances  $\text{var}_{p-z_p}(t)$  des densités relatives  $z_p(x,t)$  pondérées par les aires d'influence des cellules ont été calculées pour chaque prospection diurne  $t$ . Les moyennes  $m_{p-R^*}(t)$  et les variances  $\text{var}_{p-R^*}(t)$  pondérées des résidus  $R^*(x,t)$  ont de même été calculées pour chaque prospection  $t$ . La pondération par les aires d'influence a été utilisée afin de corriger les effets de l'hétérogénéité du plan d'échantillonnage.

La part de la variance  $\text{var}_{M^*(x)}$  expliquée en moyenne par la tendance  $M^*(x)$  pour une prospection a été estimée avec la formule :

$$\text{var}_{M^*(x)} = \left( 1 - \frac{E_t(\text{var}_{p-R^*}(t))}{E_t(\text{var}_{p-z_p}(t))} \right)$$

équation 48

Dans le modèle de krigeage universel utilisé, la moyenne des résidus doit être égale à 0 et la variance à 1. Les distributions des moyennes et variances pondérées  $m_{p-R^*}(t)$  et  $\text{var}_{p-R^*}(t)$  des résidus ont été étudiées, afin de déterminer si elles vérifiaient ces conditions et évaluer ainsi la qualité de l'ajustement du modèle de krigeage universel.

### ➤ **Modélisation de la corrélation spatiale des résidus**

**La corrélation spatiale des résidus  $R^*(x,t)$  a été modélisée en calculant le variogramme pondéré des distributions spatiales des résidus pour chaque prospection.** Le variogramme pondéré calculé pour chaque prospection  $t$  est de la forme (Rivoirard *et al.*, 2000) :

$$\gamma_{p-t}(h) = 0.5 \frac{\sum_{x_i-x_j \sim h} w_i w_j [R^*(x_i, t) - R^*(x_j, t)]^2}{\sum_{x_i-x_j \sim h} w_i w_j}$$

équation 49

Les poids utilisés étaient les aires d'influences des résidus, calculées dans un rayon de 50 m autour du centre de chaque cellule échantillonnée (cf. § 4.2.1.2). Le variogramme pondéré a été utilisé afin de corriger les effets de l'hétérogénéité du parcours en étoile qui sur-échantillonne le centre de la zone étudiée.

**Le variogramme pondéré moyen des résidus a ensuite été calculé en moyennant les valeurs des variogrammes  $\gamma_{p-t}$  dans chaque classe de distance  $h$ .** Des modèles de variogramme sphérique, exponentiel et gaussien, comportant éventuellement une pépite, ont été ajustés sur ce variogramme expérimental, au moyen de la méthode par moindres carrés décrite dans Rivoirard *et al.* (2000).

Les analyses géostatistiques ont été réalisées au moyen du package R d'analyses géostatistiques geoR (Ribeiro et Diggle, 2001).

### ➤ **Variance d'estimation des résidus des prospections acoustiques diurnes**

Le modèle de variogramme des résidus moyens a été utilisé afin de calculer la variance d'estimation moyenne  $\sigma_{E-R_{moy}^*}^2$  des résidus, à partir du parcours d'une prospection en étoile « type ». Le tracé du parcours de la prospection type sélectionné était celui de la prospection en étoile la plus régulière réalisée au cours des campagnes étudiées. La variance d'estimation  $\sigma_{E-R_{moy}^*}^2$  a été calculée avec le logiciel EVA 2 (Petitgas et Lafont, 1997)

Pour calculer le coefficient de variation d'estimation moyen des résidus  $CV_{E-R_{moy}^*}$ , nous avons déterminé pour chaque prospection  $t$  la densité relative moyenne des thons de sub-surface dans la zone étudiée  $Z_v^*(t)$ . Cette densité moyenne est constituée de deux composantes :

$$Z_{p-v}^*(t) = \sum_x a(x,t)M^*(x,t) + \sum_x a(x,t)R^*(x,t)$$

équation 50

où :

$a(x,t)$  = aire d'influence de la cellule  $x$  ;

$M^*(x,t)$  = estimation de la tendance dans la cellule  $x$  ;

$R^*(x,t)$  = résidus dans la cellule  $x$ .

Le coefficient de variation d'estimation moyen des résidus des prospections acoustiques diurnes a ensuite été calculé avec la formule :

$$CV_{E-R_{moy}^*} = \frac{\sqrt{\sigma_{E-R_{moy}^*}^2}}{\frac{1}{N} \sum_{t=1}^N Z_{p-v}^*(t)}$$

équation 51

où  $N$  est le nombre de prospections acoustiques étudiées.

- **Variance d'estimation de la densité acoustique des agrégations de sub-surface lors des prospections diurnes**

L'erreur commise lors de l'estimation de la tendance a été estimée par  $1 - R^2$ , l'erreur sur l'estimation des résidus par  $CV_{E-R_{moy}^*}$ . L'erreur d'estimation de la densité acoustique des agrégations de thons de sub-surface diurnes  $CV_{E-Z_{jour}^*}$  est calculée en sommant ces deux composantes de l'erreur d'estimation (équation 34) :

$$CV_{E-Z_{jour}^*} = (1 - R^2) + CV_{E-R_{moy}^*}$$

équation 52

- **Utilisation du modèle de krigeage universel pour déterminer les biomasses maximales journalières et leur variance d'estimation**

- **Calcul du maximum de densité acoustique journalier et de sa variance d'estimation**

Nous avons ensuite calculé les densités acoustiques relatives moyennes des thons de sub-surface, pour chaque maximum d'abondance journalier de l'agrégation de sub-surface.

Les prospections acoustiques pour lesquelles l'estimation de la densité moyenne zonale des thons de sub-surface  $Z_v^*(t)$  était maximale au cours d'une phase diurne ont été sélectionnées, pour évaluer les maxima d'abondance journaliers de l'agrégation de thons de sub-surface.

Nous avons calculé dans un premier temps le variogramme expérimental pondéré par les aires d'influence des résidus des prospections concernées.

Dans le cas où les résidus étaient spatialement corrélés, nous avons ajusté visuellement un modèle de variogramme sur chacun de ces variogrammes expérimentaux. **La moyenne krigée  $Z_{p-VP}^*(t)$  et la variance d'estimation  $\sigma_{E-Z_{p-VP}^*}^2(t)$  de la densité relative de thons de sub-surface ont ensuite été calculées, en appliquant le modèle de variogramme défini à partir des résidus  $R^*(x,t)$ , sur les densités acoustiques relatives  $z_p(x,t)$  enregistrées lors de chaque prospection  $t$ .**

Les analyses géostatistiques ont été réalisées avec le logiciel EVA 2 (Petitgas et Lafont, 1997).

Si le variogramme expérimental n'indiquait la présence d'aucune corrélation spatiale parmi les résidus, la variance d'estimation  $\sigma_{E-Z_{p-VP}^*}^2(t)$  a été calculée à partir de la relation :

$$\sigma_{E-Z_{p-VP}^*}^2(t) = \frac{\sigma_{Z_p^*}^2(t)}{n(t)}$$

équation 53

où :

$\sigma_{Z_p^*}^2(t)$  = variance zonale des densités relatives  $Z_p^*(x,t)$  pour la prospection  $t$  ;

$n(t)$  = nombre de cellules échantillonnées lors de la prospection  $t$ .

La densité moyenne relative  $Z_{p-VP}^*(t)$  a dans ce cas été estimée avec l'équation 50 :

$$Z_{p-VP}^*(t) = \sum_x a(x,t)M^*(x,t) + \sum_x a(x,t)R^*(x,t)$$

Le coefficient de variation d'estimation de la densité moyenne relative de thons de sub-surface  $CV_{E-Z_{p-VP}^*}(t)$  a été calculé pour chaque prospection à partir de la relation :

$$CV_{E-Z_{p-VP}^*}(t) = \frac{\sqrt{\sigma_{E-Z_{p-VP}^*}^2(t)}}{Z_{p-VP}^*(t)}$$

équation 54

Le coefficient de variation d'estimation moyen des maxima journaliers d'abondance a été calculé et comparé au coefficient de variation de l'ensemble des prospections acoustiques diurnes  $CV_{E-Z_{jour}^*}$ .

L'estimateur de la densité acoustique moyenne de l'agrégation de thons de sub-surface lors de la prospection  $t$ ,  $Z_{VP}^*(t)$ , peut être déduit de la moyenne  $Z_{p-VP}^*(t)$  de la densité acoustique relative au moyen de la relation :

$$Z_{VP}^*(t) = Z_V^*(t) \times Z_{p-VP}^*(t)$$

équation 55

Cette équation a été utilisée afin de déterminer la densité acoustique moyenne de l'agrégation de thons de sub-surface pour les prospections où les maxima journaliers d'abondance avaient été détectés.

➤ **Calcul du maximum de biomasse journalier de l'agrégation de thons de sub-surface et variance d'estimation**

La densité absolue  $\rho_a(t)$  (en nombre de poissons par m<sup>2</sup>) de l'agrégation de thons de sub-surface lors de la prospection  $t$  est calculée à partir de la densité acoustique moyenne de l'agrégation, à partir de l'équation (MacLennan *et al.*, 2002):

$$\rho_a(t) = \frac{Z_{VP}^*(t)}{\langle \sigma_{bs} \rangle}$$

équation 56

où :

$\langle \sigma_{bs} \rangle$  = indice de réflexion i.e. valeur arithmétique du TS moyen d'un thon de sub-surface dans l'agrégation (en m<sup>2</sup>).

Le nombre estimé de thons de sub-surface au sein de l'agrégation  $N(t)$  lors de la prospection  $t$  s'écrit alors :

$$N(t) = \pi R_V^2 \times \rho_a(t)$$

équation 57

où :

$R_V$  = rayon du domaine  $V$  où est distribuée l'agrégation de sub-surface (en m).

La biomasse de l'agrégation de thons de sub-surface  $B(t)$  (en kg) observée lors de la prospection  $t$  s'écrit enfin :

$$B(t) = \pi R_V^2 \times \rho_a(t) \times P_m$$

équation 58

où :

$P_m$  = poids moyen d'un thon de sub-surface dans l'agrégation (en kg).

Ces équations ont été utilisées afin d'estimer la densité, les effectifs et la biomasse maximale de thons de sub-surface observés autour des DCP étudiés, lors de chacune des phases diurnes échantillonnées. Les valeurs de TS des thons de sub-surface étant apparues relativement stables au cours des campagnes (cf. § 3.2.3.2), nous avons utilisé la valeur arithmétique moyenne de ces TS calculée pour toutes les campagnes. Le poids moyen d'un thon de sub-surface a été fixé à 2.7 kg, d'après les statistiques des captures.

- **Comparaison des variances d'estimation obtenues avec différents parcours d'échantillonnage acoustiques**

➤ **Objectif**

Si la corrélation spatiale est stationnaire dans le temps, il est possible de calculer les variances d'estimation obtenues avec différents plans d'échantillonnage et ainsi comparer

leur précision en terme d'estimation de densité (cf. § 4.3.2.1). Le modèle de variogramme déterminé à partir du variogramme expérimental moyen des résidus du modèle de krigeage universel décrit la corrélation spatiale moyenne dans la zone étudiée lors de la phase diurne. **Ce modèle de variogramme a été utilisé afin de comparer la précision de différents types de parcours d'échantillonnage acoustiques simulés, en terme d'estimation de la densité d'une agrégation de thons de sub-surface autour d'un DCP ancré.**

Notre objectif n'était pas de réaliser une simulation géostatistique, dans laquelle le modèle de variogramme serait ajusté sur un variogramme expérimental, calculé à partir de la surface de densité simulée de la ressource étudiée (Simmonds et Fryer, 1996; Fernandes et Rivoirard, 1999; Rivoirard *et al.*, 2000; Simard *et al.*, 2003). **Le modèle de variogramme est ici issu de nos observations *in situ* moyennes et le simulateur fournit uniquement les géométries des parcours d'échantillonnage et la position du centre de gravité des données échantillonnées.**

Cette approche permet d'évaluer la précision en terme d'estimation de densité du parcours d'échantillonnage que nous avons utilisé. Ce parcours est comparé à des parcours en étoile nécessitant un effort d'échantillonnage moins important (distance parcourue plus faible) et à des parcours en radiales parallèles classiquement utilisés en acoustique halieutique (Simmonds et MacLennan, 2005).

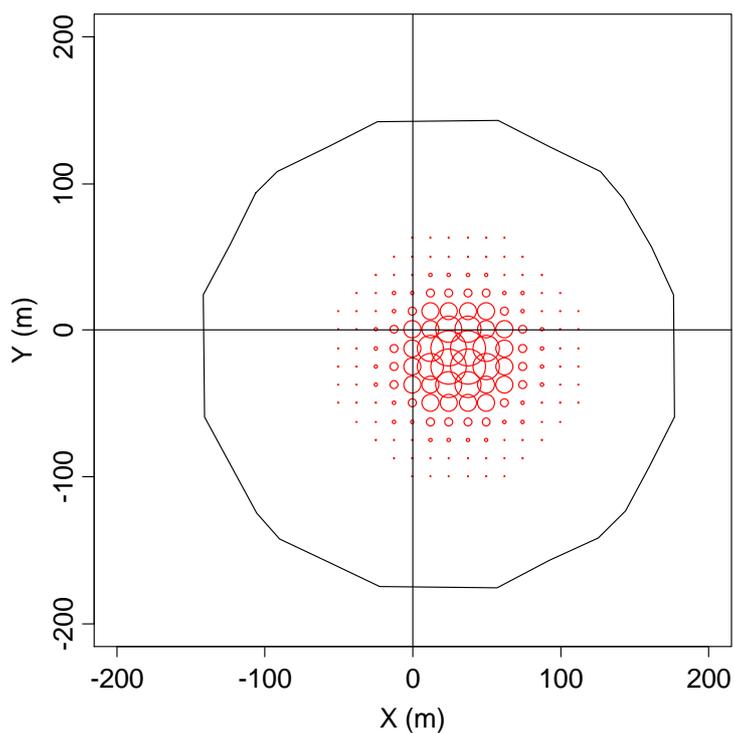
#### ➤ **Simulation d'une agrégation virtuelle**

Une agrégation virtuelle de forme circulaire a été positionnée dans une zone de forme carrée de 400 m de côté, centrée sur un DCP ancré virtuel (Figure 113).

**Le modèle de variogramme décrivant la corrélation spatiale dans la zone étant déjà défini, les valeurs de densité de l'agrégation échantillonnées lors des parcours testés n'interviennent pas ici dans le calcul de la variance d'estimation (cf. § 4.3.2.1).**

La surface de densité de l'agrégation simulée influe seulement sur le calcul du centre de gravité de l'agrégation, autour duquel est centré le domaine d'estimation  $V$ . Ce domaine est de forme circulaire et de 160 m de rayon (Figure 113).

La surface de densité de l'agrégation est de type gaussien, de façon à ce que, comme dans le cas d'agrégations de thons de sub-surface réelles, le centre de gravité de l'agrégation soit confondu avec son centre géographique. La distance séparant l'agrégation du DCP est la distance moyenne du centre de gravité de l'agrégation de thons de sub-surface au DCP (30 m). Le diamètre de l'agrégation est la largeur moyenne de l'agrégation de thons de sub-surface de type 1 estimée au § 3.3.4.3 (130 m).



**Figure 113. Exemple de surface de densité d'une agrégation simulée. Le DCP est situé à l'origine. Les cercles sont proportionnels à la densité de l'agrégation. Le cercle en trait plein indique les limites du domaine circulaire  $V$  de 160 m de rayon centré sur le centre de gravité de l'agrégation.**

➤ ***Simulation des parcours acoustiques***

Une grille de maille similaire à celle utilisée pour estimer la distribution horizontale de l'agrégation de thons de sub-surface (15 m X 15 m) a été appliquée à la zone de simulation. La description des différents parcours acoustiques simulés dans cette grille est présentée dans le Tableau 67.

**Tableau 67. Définition des types de parcours d'échantillonnage acoustiques simulés.**

Code parcours	Description	Effort d'échantillonnage (nb. de cellules échantillonnées)
StarB1	Parcours systématique en étoile à 2 branches avec un aller retour sur chaque branche	128
StarB2	Parcours systématique en étoile à 4 branches avec un aller retour sur chaque branche	256
StarB3	Parcours systématique en étoile à 6 branches avec un aller retour sur chaque branche	384
StarB4	Parcours systématique en étoile à 8 branches avec un aller retour sur chaque branche	512
StarDB1	Parcours systématique en étoile à 2 branches avec un aller simple sur chaque branche	64
StarDB2	Parcours systématique en étoile à 4 branches avec un aller simple sur chaque branche	128
StarDB3	Parcours systématique en étoile à 6 branches avec un aller simple sur chaque branche	192
StarDB4	Parcours systématique en étoile à 8 branches avec un aller simple sur chaque branche	256
Rad1	Parcours systématique avec 8 radiales parallèles régulièrement espacées dans la zone	358
Rad2	Parcours systématique avec 11 radiales parallèles régulièrement espacées dans la zone	494
Rad3	Parcours systématique avec 25 radiales parallèles régulièrement espacées dans la zone	1208
randRad	Parcours aléatoire avec 11 radiales parallèles placées aléatoirement dans la zone	502

La Figure 114 présente un exemple de la géométrie des parcours simulés. Les parcours en étoile StarDB1 à StarDB4 ne sont pas présentés dans cette figure car ils sont identiques aux parcours StarB1 à StarB4 mais avec un aller simple sur chaque branche.

Le parcours StarB4 est basé sur le parcours en étoile que nous avons utilisé *in situ*. Le parcours Rad3 comporte un nombre de radiales très élevées et n'est pas réaliste. Il a été utilisé afin de tester l'effet de l'augmentation du nombre de cellules échantillonnées sur la variance d'estimation.

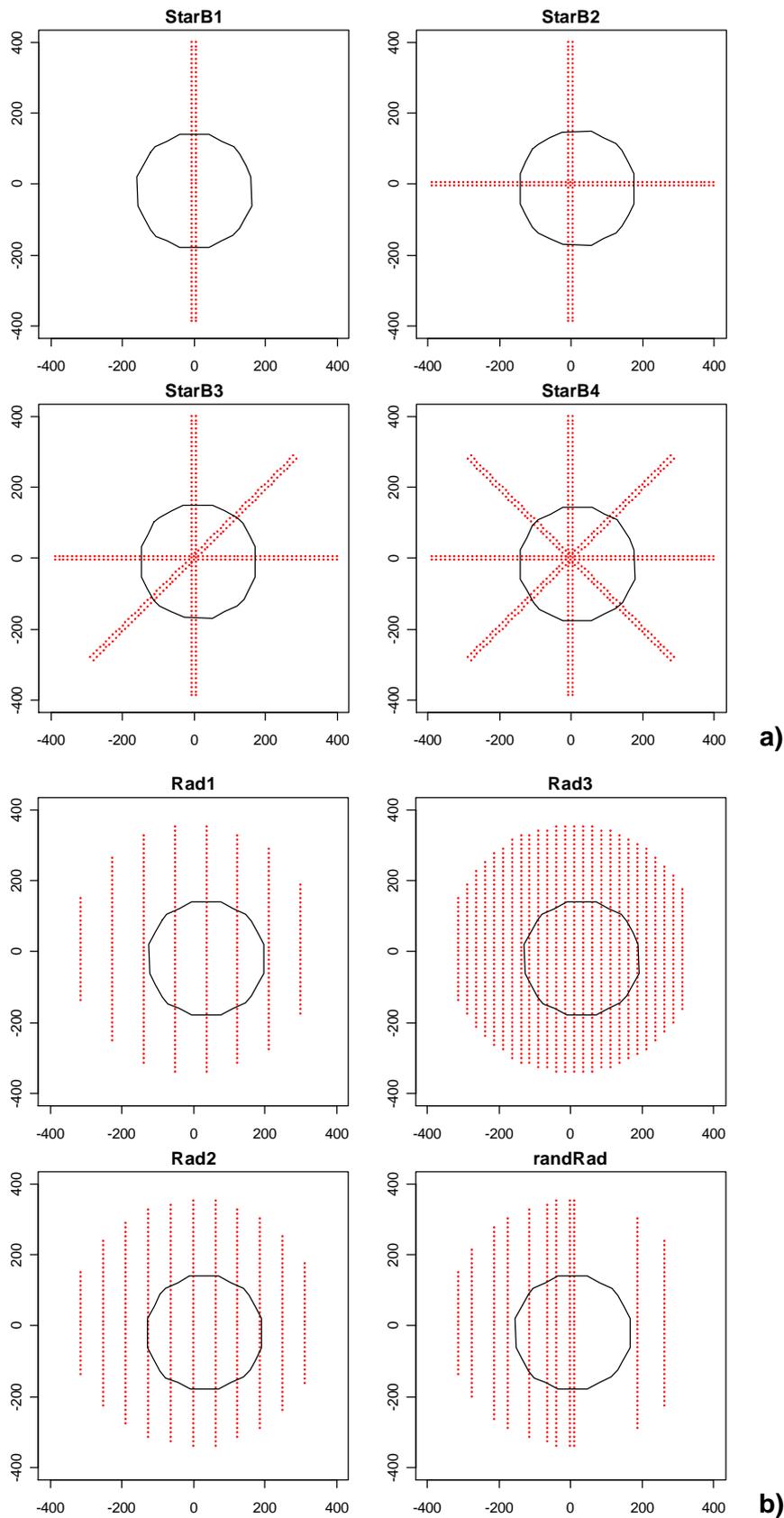


Figure 114. En rouge, parcours d'échantillonnage acoustiques simulés : a) en étoile b) en radiales parallèles. Le DCP est à l'origine, le cercle noir figure le domaine d'estimation  $V$ . Les axes sont gradués en mètres.

Chaque parcours simulé  $j$  « échantillonne »  $n_j$  cellules et produisait un échantillon géoréférencé  $S_j(x)$  tel que  $S_j(x) = z(x_1), \dots, z(x_{n_j})$ , où  $z(x_i)$  est la densité de la cellule échantillonnée au point  $x_i$ .

➤ **Calcul de la variance d'estimation obtenue avec chaque parcours**

**Chacun des 12 parcours testés a été appliqué sur la distribution de densité de la même agrégation simulée** (cf. Figure 113). Le centre de gravité de chaque échantillon  $S_j(x)$  a été calculé pour chaque parcours et le domaine d'estimation  $V$  centré sur ce centre de gravité.

La variance d'estimation de chaque parcours a ensuite été calculée selon l'équation 30, avec des poids égaux à 1, le modèle de variogramme des résidus du modèle de krigeage universel et les positions des observations  $S_j(x)$  dans le domaine  $V$ . Les variances d'estimation obtenues et le nombre de cellules échantillonnées avec chaque parcours ont ensuite été comparés, afin de déterminer un rapport précision/effort d'échantillonnage pour chaque parcours.

Les variances d'estimation des parcours ont été calculées avec le package R d'analyses géostatistiques RGeoS (Renard et Bez, 2005).

### 4.3.3. Résultats

#### 4.3.3.1. Standardisation de la surface de densité des thons de sub-surface et définition de la zone d'étude

- Standardisation de la surface de densité

La Figure 115 présente la distribution spatiale de la densité relative moyenne de l'agrégation de thons de sub-surface diurne et l'effet de la standardisation de ses coordonnées.

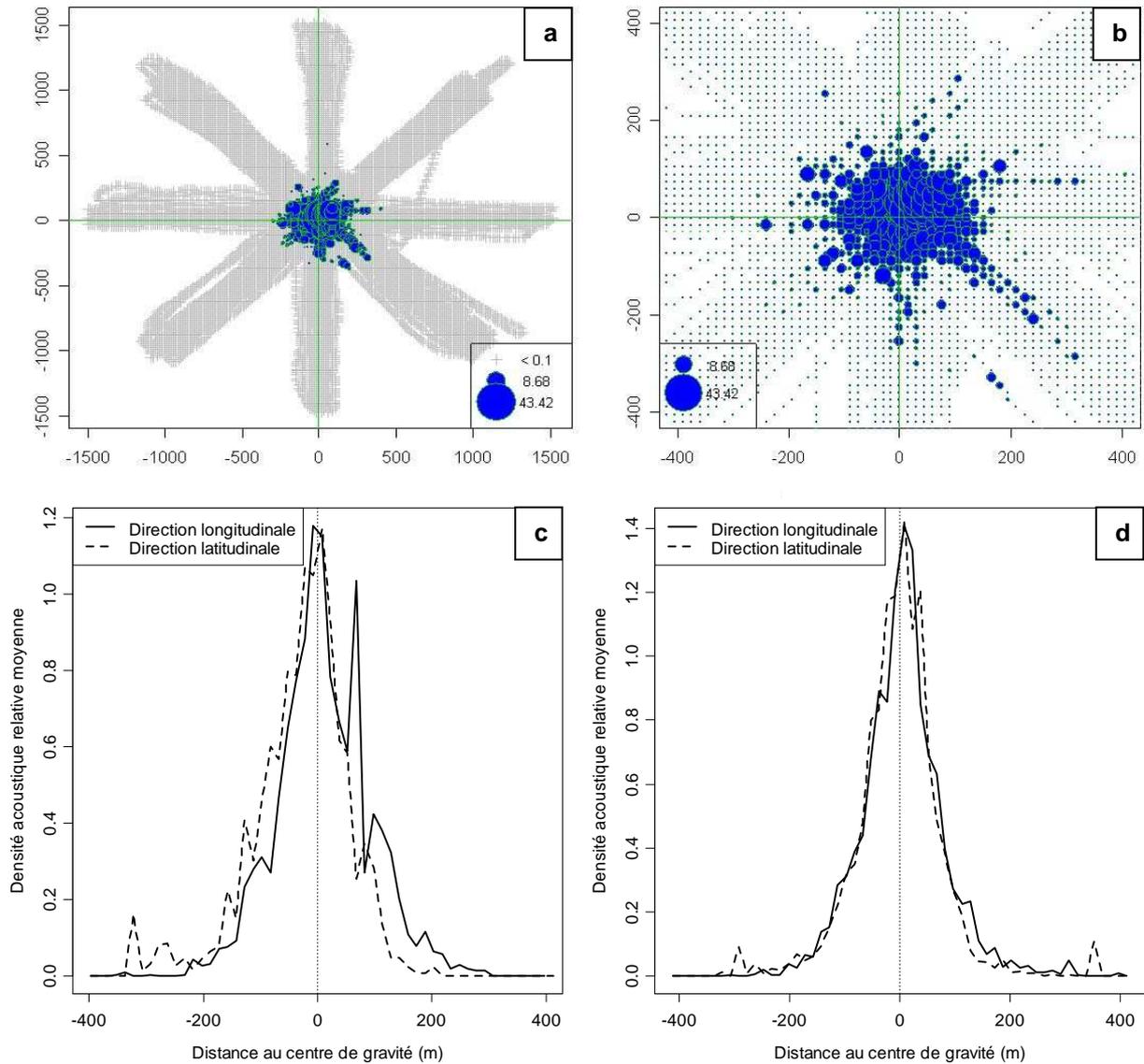


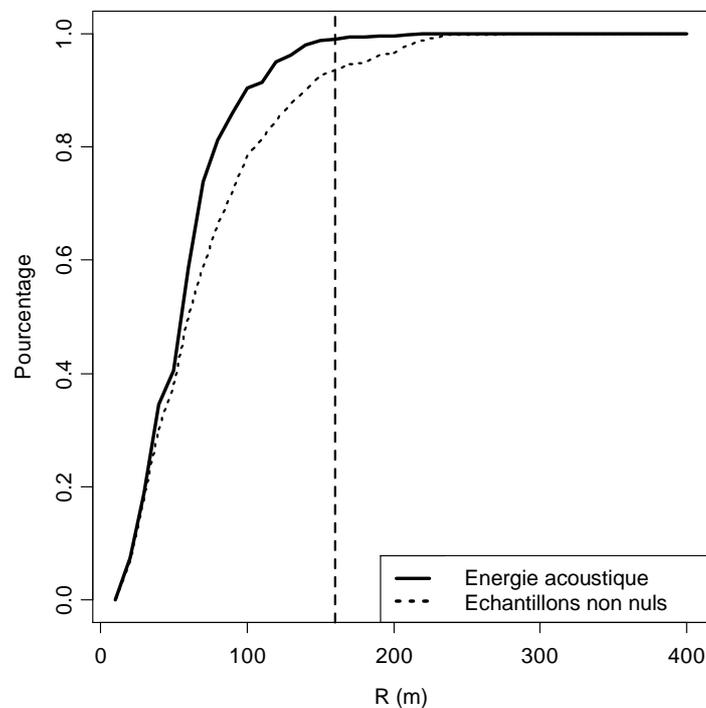
Figure 115. Distribution spatiale de la densité moyenne relative de l'agrégation de sub-surface autour de son centre de gravité (situé à l'origine) en coordonnées standardisées : a) à l'échelle des prospections en étoile élargies b) à l'échelle des prospections en étoile. Densité relative moyenne des thons de sub-surface par classes de distance au centre de gravité, dans les directions latitudinales et longitudinales : c) en coordonnées non standardisées d) en coordonnées standardisées.

La Figure 115 met en évidence la concentration spatiale très forte de l'agrégation de thons de sub-surface autour de son centre de gravité en coordonnées non standardisées (Figure 115c) ou standardisées (Figure 115a,b et d). La comparaison de la Figure 115c et de la Figure 115d illustre le lissage de la distribution de densité des thons de sub-surface induit par la standardisation des coordonnées.

**La Figure 115d peut être interprétée comme la distribution spatiale moyenne de la densité relative de l'agrégation de thons de sub-surface autour de son centre de gravité, après filtrage de l'influence des fluctuations de son abondance globale et de l'environnement local. La forme de cette distribution est une propriété émergente, résultant directement du comportement grégaire des thons de sub-surface. Elle traduit les interactions sociales au sein de l'agrégation.**

- **Définition de la zone de distribution moyenne de l'agrégation de thons de sub-surface**

L'évolution des proportions de l'énergie acoustique totale et du nombre de cellules échantillonnées de densité non nulle, en fonction du rayon du domaine d'estimation est présentée dans la Figure 116.



**Figure 116. Proportions de l'énergie acoustique totale et du nombre de cellules échantillonnées de densité acoustique non nulle dans une zone circulaire centrée sur le centre de gravité de l'agrégation de sub-surface et de rayon R. La ligne verticale pointillée est placée à R=160 m.**

Le rayon du domaine d'estimation  $V$  centré sur le centre de gravité de l'agrégation de thons de sub-surface a été fixé à 160 m (Figure 116). Le domaine  $V$  contient ainsi en moyenne 95% de l'énergie acoustique et 90 % des cellules de densité non nulle de l'agrégation de thons de sub-surface échantillonnées par prospection.

#### 4.3.3.2. Modélisation de la tendance de la surface de densité de l'agrégation de thons de sub-surface

- Estimation de la densité relative moyenne de l'agrégation de thons de sub-surface en fonction de la distance au centre de gravité de l'agrégation

La Figure 117 présente l'estimation de la densité relative moyenne des thons de sub-surface, en fonction de la distance au centre de gravité de l'agrégation, obtenue avec une fonction noyau d'Epanečnikov de bande passante 28 m.

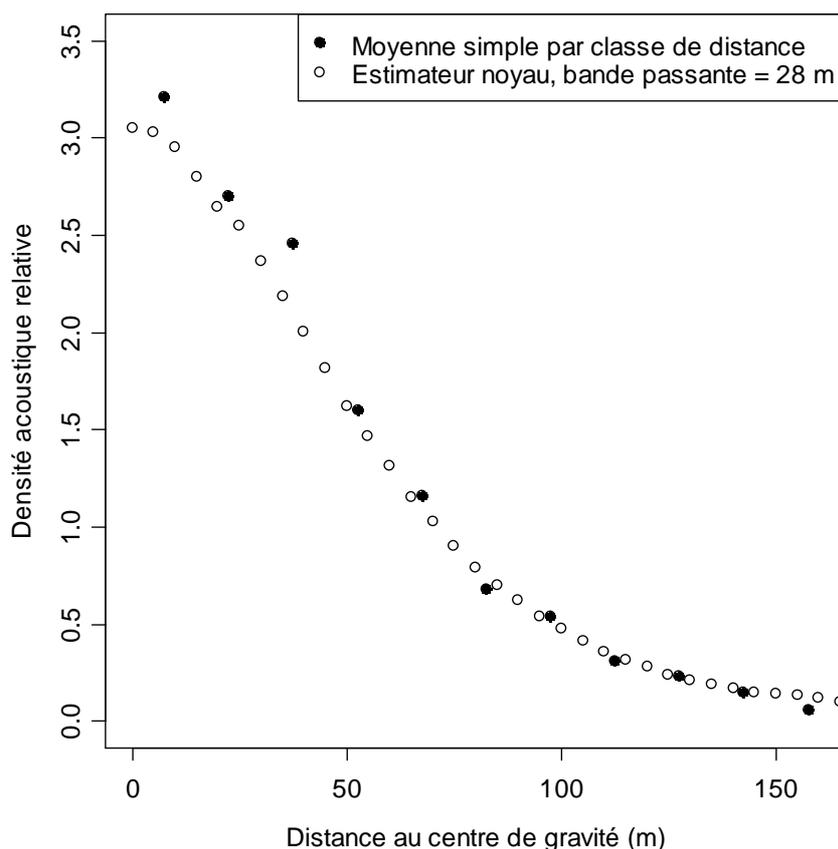


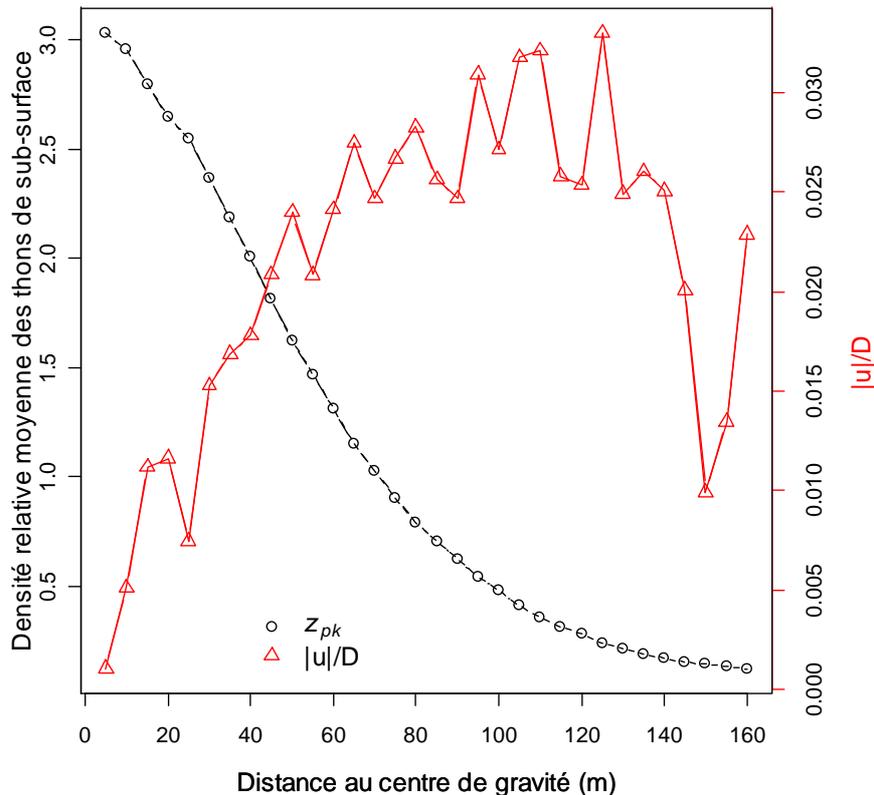
Figure 117. Estimation de la densité relative moyenne des thons de sub-surface en fonction de la distance au centre de gravité de l'agrégation, au moyen d'une fonction noyau de bande passante 28 m (cercles vides). La densité moyenne obtenue avec une moyenne arithmétique simple est également représentée (cercles pleins).

La fonction noyau permettait d'estimer la densité relative moyenne des thons de sub-surface dans des classes de distance de 5 m de large. Cette estimation 1D de la densité relative de l'agrégation de sub-surface ( $z_{pk}$ ) a été utilisée dans la suite des analyses.

- Modélisation de la tendance au moyen du modèle d'advection-diffusion appliqué aux groupes d'animaux

##### ➤ Calcul du rapport d'advection-diffusion

Le rapport d'advection-diffusion  $u/D$  a été calculé au moyen de l'équation 45, en fonction de la distance au centre de gravité de l'agrégation de thons de sub-surface (Figure 118).



**Figure 118. Densité relative moyenne des thons de sub-surface et rapport d'advection-diffusion  $u/D$ , en fonction de la distance au centre de gravité de l'agrégation de sub-surface.**

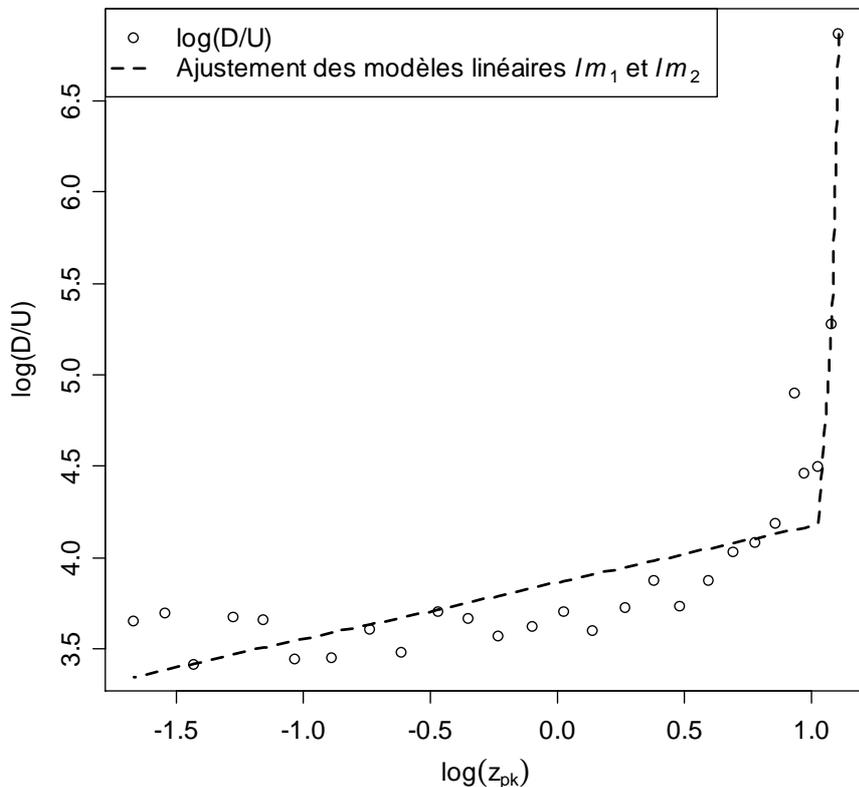
Le rapport  $u/D$  des coefficients d'advection ( $u$ ) et de diffusion ( $D$ ) croit rapidement de 0 à environ 60 m du centre de gravité de l'agrégation. Il augmente de façon plus modérée de entre 60 et 140 m du centre, puis décroît et oscille brutalement en extrême bordure d'agrégation (Figure 118). **Le rapport d'advection-diffusion augmente donc globalement du centre de l'agrégation vers sa périphérie, lorsque la densité de thons de sub-surface décroît.**

Dans le modèle utilisé, le rapport d'advection-diffusion quantifie les intensités respectives des processus d'advection et de diffusion. Ces processus maintiennent un flux total d'individus nul en tout point, ce qui permet à l'agrégation de conserver sa cohésion (cf. § 4.3.2.2). Les processus de diffusion sont donc globalement plus intenses près du centre de l'agrégation et les processus d'advection se renforcent lorsque l'on se rapproche de la périphérie. **D'un point de vue microscopique, i.e. ici à l'échelle du poisson individuel, ce résultat traduit le fait que, dans le cadre de ce modèle, les trajectoires des poissons sont plus aléatoires dans la zone centrale de l'agrégation et tendent à s'orienter vers le centre de gravité de l'agrégation lorsque l'on se rapproche de sa périphérie.**

D'après Ahl et Allen (1996), les surfaces ou frontières des holons sont matérialisées par les portions abruptes des gradients de densité d'interactions. **Si l'on considère que le rapport  $u/D$  quantifie des interactions densité-dépendantes entre les thons de sub-surface, ses oscillations en périphérie de l'agrégation peuvent alors être interprétées dans un cadre hiérarchique comme la matérialisation de la surface ou de la frontière du holon agrégation.**

➤ **Modélisation de la tendance de la densité des thons de sub-surface en fonction de la distance au centre de gravité de l'agrégation**

La Figure 119 présente le rapport  $D/u$  en fonction de la densité relative moyenne de l'agrégation de thons de sub-surface  $z_{pk}$ .



**Figure 119. Rapport  $D/u$  (cercle) en fonction de la densité relative moyenne de l'agrégation de thons de sub-surface ( $z_{pk}$ ) en échelles logarithmiques. La courbe en pointillé représente l'ajustement des modèles linéaires  $lm_1$  et  $lm_2$  sur  $D/u(z_{pk})$ .**

La courbe  $\log(D/u)=f(\log(z_{pk}))$  présente deux parties très différentes. Dans un premier temps, le rapport  $D/u$  croît lentement pour de faibles valeurs de densité. Il augmente ensuite très brutalement pour les plus fortes valeurs de densité.

Deux modèles linéaires  $lm_1$  et  $lm_2$  ont été ajustés sur les deux parties de la courbe (Figure 119), afin d'exprimer  $D/u$  en fonction de  $z_{pk}$  avec un modèle de la forme :

$$\begin{cases} \log(D/u) = \alpha_1 \log(z_{pk}) + \beta_1 \Leftrightarrow D/u = z_{pk}^{\alpha_1} e^{\beta_1} & \text{pour } z_{pk} \in [z_{\min}; z_L[ & (lm_1) \\ \log(D/u) = \alpha_2 \log(z_{pk}) + \beta_2 \Leftrightarrow D/u = z_{pk}^{\alpha_2} e^{\beta_2} & \text{pour } z_{pk} \in [z_L; z_{\max}] & (lm_2) \end{cases}$$

équation 59

où :

$z_{\min}$  = minimum de  $z_{pk}$  ;

$z_L$  = valeur de  $z_{pk}$  à l'intersection des droites des deux modèles linéaires ;

$z_{max}$  = maximum de  $z_{pk}$  .

En remplaçant  $D/u$  dans l'équation 45 par son expression dans l'équation 59, on obtient :

$$\left\{ \begin{array}{l} z_{pk}^{\alpha_1} e^{\beta_1} = z_{pk} \frac{\partial r}{\partial z_{pk}} \Leftrightarrow (z_{pk}^{\alpha_1-1} e^{\beta_1}) \times \partial z_{pk} = \partial r \quad \text{pour } z_{pk} \in [z_{min}; z_L[ \\ z_{pk}^{\alpha_2} e^{\beta_2} = z_{pk} \frac{\partial r}{\partial z_{pk}} \Leftrightarrow (z_{pk}^{\alpha_2-1} e^{\beta_2}) \times \partial z_{pk} = \partial r \quad \text{pour } z_{pk} \in [z_L; z_{max}] \end{array} \right.$$

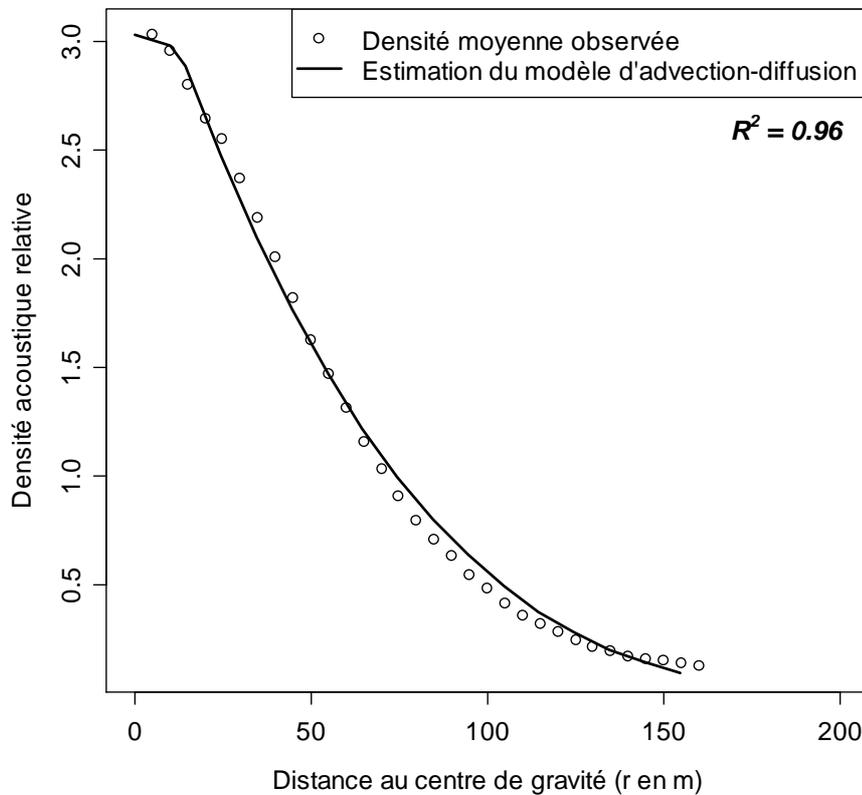
équation 60

et en intégrant cette expression :

$$\left\{ \begin{array}{l} z_{pk} = (z_L^{\alpha_1} - \alpha_1 (r - z_L) \times e^{-\beta_1})^{1/\alpha_1} \quad \text{pour } z_{pk} \in [z_{min}; z_L[ \\ z_{pk} = (z_{max}^{\alpha_2} - \alpha_2 \times r \times e^{-\beta_2})^{1/\alpha_2} \quad \text{pour } z_{pk} \in [z_L; z_{max}] \end{array} \right.$$

équation 61

La Figure 120 présente l'ajustement du modèle défini par l'équation 61 sur la distribution moyenne de la densité des thons de sub-surface observée.



**Figure 120. Densité relative de thons de sub-surface observée en moyenne et densité estimée au moyen du modèle d'advection-diffusion, en fonction de la distance au centre de gravité de l'agrégation.**

La position du point d'intersection entre les droites des deux modèles linéaires  $lm_1$  et  $lm_2$  a été déterminée de façon à minimiser la somme des carrés des écarts entre la distribution de densité des thons de sub-surface observée en moyenne et la distribution estimée avec le modèle d'advection-diffusion (équation 61). Ce point d'intersection se trouve à environ 15 m du centre de gravité de l'agrégation et délimite deux zones distinctes au sein de l'agrégation de thons de sub-surface. La première est très réduite, localisée dans un rayon d'environ 15 m autour du centre de gravité et l'intensité des phénomènes diffusifs y est importante. La seconde zone débute au-delà de 15 m du centre de gravité et s'étend jusqu'à sa périphérie (160 m). L'intensité des phénomènes advectifs augmente dans cette zone lorsque que l'on se rapproche de la périphérie de l'agrégation.

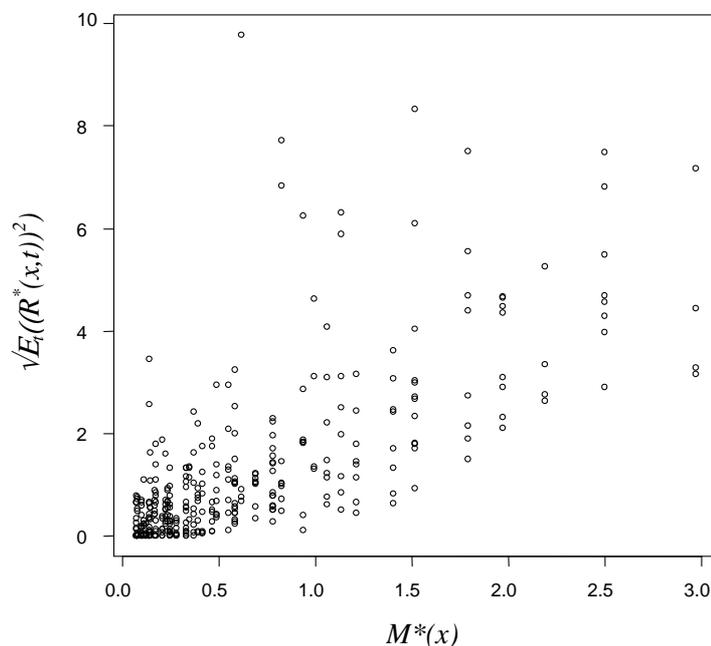
La valeur du  $R^2$  (0.96) indique que l'ajustement du modèle est bon. L'erreur d'estimation de la tendance obtenue au moyen du modèle d'advection diffusion a ainsi été estimée à  $1 - 0.96 = 4\%$ .

#### 4.3.3.3. Etude des résidus du modèle de krigeage universel

- Effet de la moyenne sur la variance des résidus par cellule d'échantillonnage

Les résidus  $R^*(x,t)$  du modèle de krigeage universel de chaque prospection acoustique diurne  $t$  ont été calculés dans chaque cellule échantillonnée  $x$ , à partir de l'équation 39.

La Figure 121 présente la relation entre l'écart type des résidus et la densité moyenne dans chaque cellule d'échantillonnage.



**Figure 121. Relation entre l'écart type des résidus  $R^*(x,t)$  et la densité moyenne  $M^*(x)$  dans chaque cellule  $x$  de la grille d'échantillonnage.**

Aucun modèle de régression n'a pu être ajusté de façon satisfaisante sur les écart-types des résidus en fonction de la densité moyenne, ce qui conforte notre choix d'un modèle de krigeage universel de type additif.

- **Ajustement du modèle de krigeage universel**

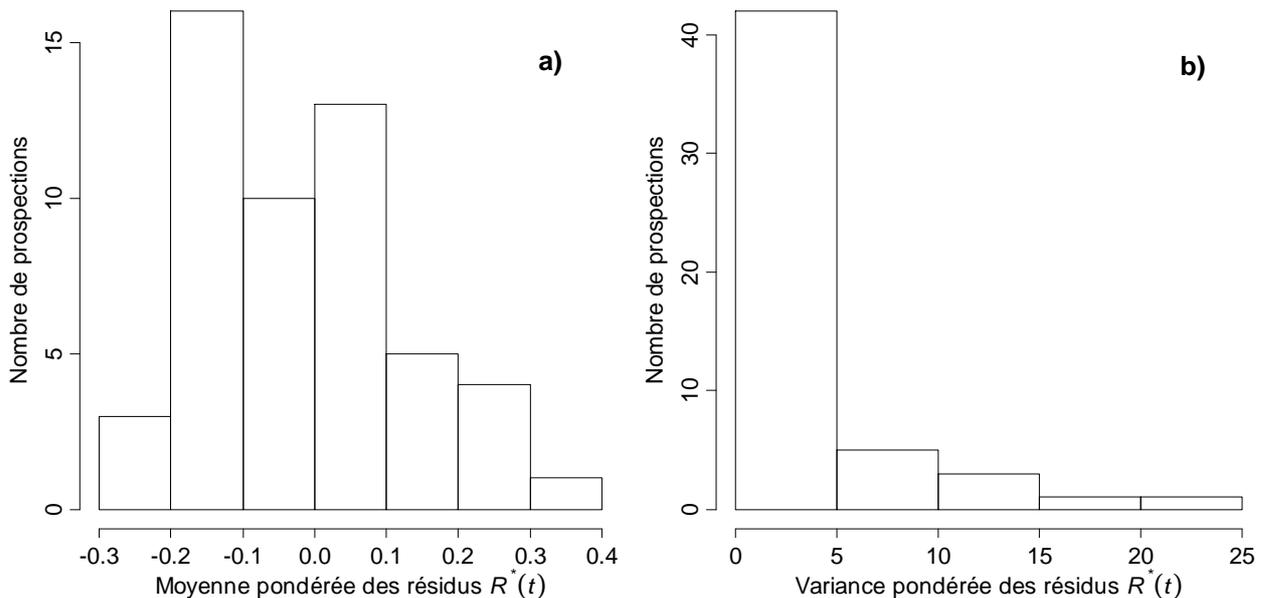
La part de variance expliquée par la tendance  $\text{var}_{M^*(x)}$  est relativement faible : 13%.

Les statistiques descriptives des moyennes et variances pondérées des résidus  $R^*(x,t)$  du modèle de krigeage universel de chaque prospection sont présentées dans le Tableau 68.

**Tableau 68. Statistiques descriptives des moyennes et variances spatialement pondérées des résidus  $R^*(x,t)$  de chaque prospection.**

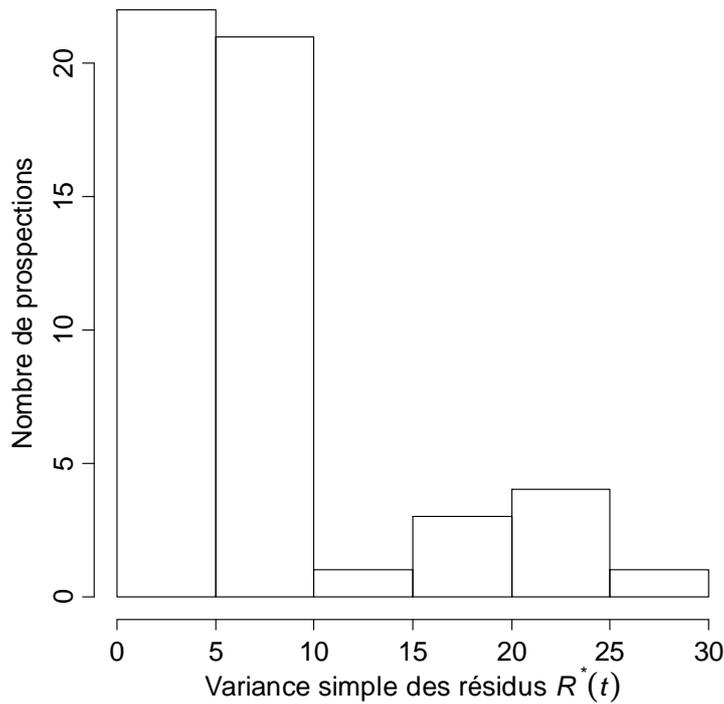
	Moyenne pondérée	Variance pondérée
Minimum	-0.2108	0.9631
1er quantile	-0.1332	1.862
Médiane	-0.04749	2.933
Moyenne	-0.01304	4.441
3ème quantile	0.06307	4.266
Maximum	0.3661	22.08

La moyenne des moyennes pondérées par prospection des résidus est très proche de zéro (Tableau 68) et sa distribution est approximativement normale (Figure 122a), ce qui traduit un bon ajustement moyen de la surface de tendance  $M^*(x)$  sur l'ensemble du domaine  $V$ .



**Figure 122. Distributions : a) des moyennes b) des variances pondérées par prospection des résidus  $R^*(x,t)$ .**

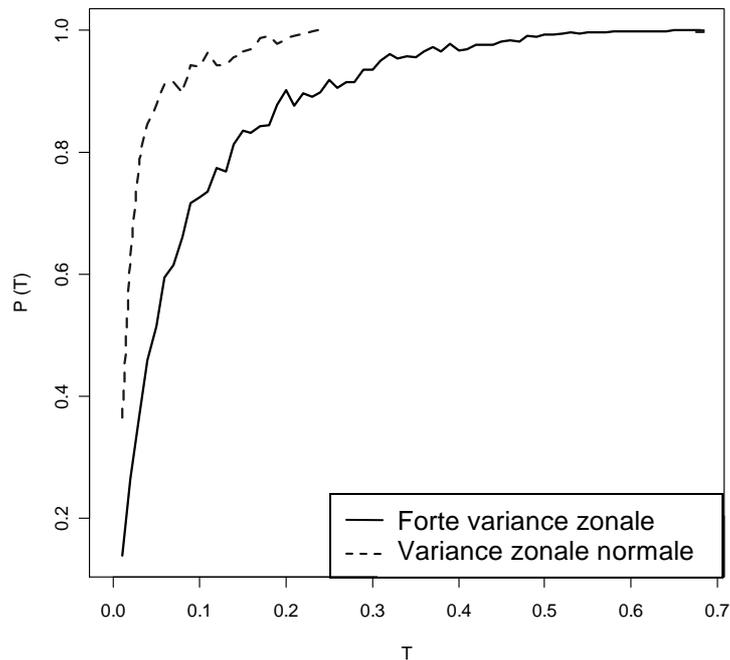
La moyenne des variances pondérées par prospection des résidus est en revanche supérieure à 1 (Tableau 68) et sa distribution est très dissymétrique, avec une majorité de valeurs proches de 1 et quelques valeurs extrêmes très fortes (Figure 122b). Il est intéressant de noter que la distribution des variances non pondérées par prospection est bimodale (Figure 123).



**Figure 123. Distributions des variances simples par prospection des résidus  $R^*(x,t)$ .**

La pondération spatiale par les aires d'influence réduit donc la variance des résidus d'un certain nombre de prospections (celles pour lesquelles les résidus fortement positifs sont situés au centre du parcours), mais il subsiste quelques prospections avec des variances très fortes après la pondération spatiale. La présence de ces prospections avait été mise en évidence précédemment lors de l'analyse de la variance zonale de la densité des thons de sub-surface. Ces prospections n'ont pas été réalisées spécifiquement autour d'un DCP ou lors d'une période temporelle particulière. Leur occurrence n'est pas liée systématiquement à de forts niveaux d'abondance globale.

Comme nous l'avons vu précédemment, ces prospections sont caractérisées par une forte concentration de la densité des thons de sub-surface dans une zone spatiale très réduite, qui induit une très forte variance. Cette concentration spatiale de la densité peut être mise en évidence en calculant une courbe d'agrégation géostatistique moyenne à partir des courbes  $P(T)$  des prospections à variance zonale forte et en la comparant à la courbe  $P(T)$  moyenne des autres prospections (Figure 124).



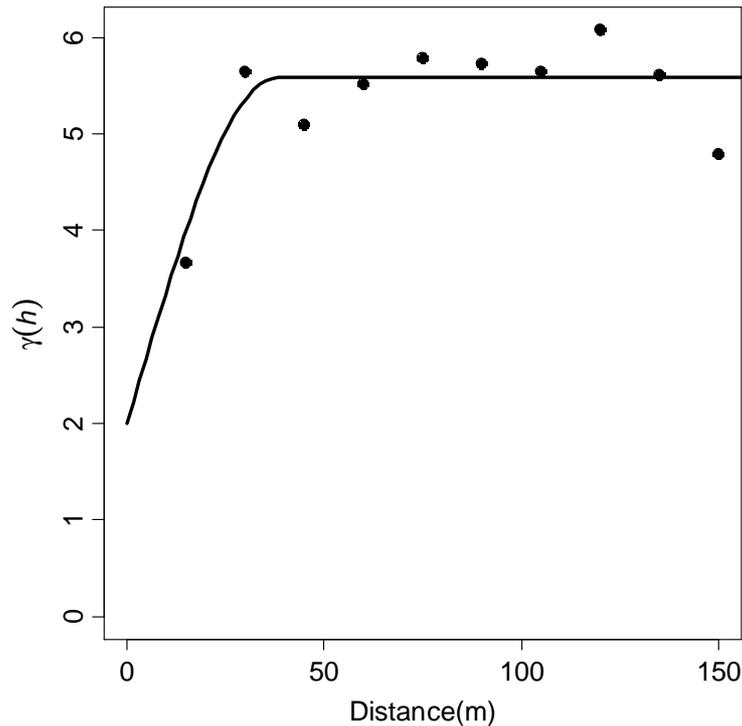
**Figure 124. Courbes d'agrégation géostatistiques  $P(T)$  moyennes des résidus de krigeage universel, en fonction de leur niveau de variance zonale.**

L'indice d'agrégation spatiale  $S_{sp}$  des prospections à forte variance zonale des résidus est significativement supérieur à l'indice des autres prospections au seuil de 1%, d'après le test par ré-échantillonnage bootstrap préconisé par Petitgas (1997). **Ce résultat valide l'existence de phénomènes de forte concentration de la densité des thons de sub-surface. Ces phénomènes induisent des valeurs de variance zonale élevées pour certaines prospections diurnes.** L'occurrence de ces phénomènes très locaux et ponctuels de concentration de densité apparaît comme assez aléatoire, d'après l'analyse des données collectées.

**Nous considérons que l'ajustement du modèle de krigeage universel était globalement bon, sauf dans le cas de prospections ponctuelles, dont l'occurrence était assez aléatoire et durant lesquelles les thons de sub-surface étaient très concentrés spatialement.**

- **Modélisation de la corrélation spatiale des résidus**

La Figure 125 présente le variogramme pondéré moyen des résidus  $R^*(x, t)$ . Le modèle de variogramme sphérique  $\gamma_R(h)$  qui présente le meilleur indice de qualité d'ajustement est représenté sur la Figure 125. **La portée, le palier et la pépite de ce modèle valent respectivement 38 m, 5.6 et 2.**



**Figure 125. Variogramme expérimental pondéré moyen des résidus du modèle de krigeage universel (points) et modèle de variogramme ajusté (trait plein).**

Le variogramme expérimental pondéré moyen est croissant. Les résidus du modèle de krigeage universel des prospections diurnes étaient donc en moyenne spatialement corrélés. Le modèle de variogramme utilisé est sphérique, ce qui indique que la distribution spatiale des résidus est relativement irrégulière.

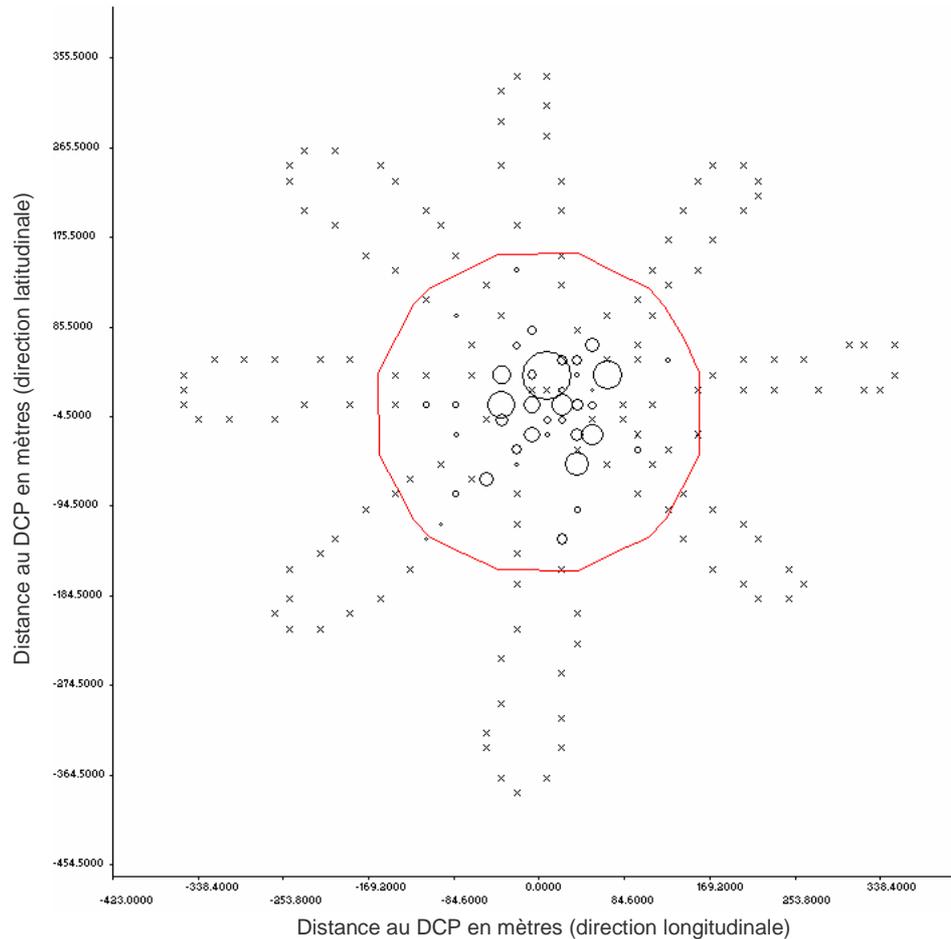
Les structures agrégatives mises en évidence par le variogramme des résidus viennent s'ajouter à la surface de densité moyenne décrite par la tendance. La portée du modèle de variogramme indique que ces structures spatiales ont une dimension d'environ 38 m en coordonnées standardisées. Le palier du modèle de variogramme (5.6) est supérieur à la moyenne des variances pondérées des résidus par prospection qui est égale à 4.4 (cf. Tableau 68).

On note que le variogramme est discontinu à l'origine, avec la présence d'une pépité égale à 2, soit 36% du palier. Cette pépité peut être due à :

- des microstructures spatiales dont l'échelle est inférieure à la maille de la grille et aux erreurs de mesure (atténuation due aux bulles d'air, aux mouvements du bateau) ;
- des effets résiduels de la déformation de l'agrégation causée par le courant et les variations de saisonnières de biomasse non corrigés par la standardisation des coordonnées ;
- l'effet des déplacements des poissons pendant la prospection non corrigés par la ventilation des données d'échantillonnage dans la grille ;
- des écarts d'ajustement autour de l'estimation de la tendance (notamment dans le cas des prospections à forte variance zonale) ;
- des erreurs aléatoires.

- **Variance d'estimation des résidus du modèle de krigeage universel pour les prospections diurnes**

La Figure 126 présente le parcours en étoile « type » utilisé pour calculer la variance d'estimation moyenne des résidus  $R^*(x,t)$ .



**Figure 126. Parcours en étoile "type" utilisé pour calculer la variance d'estimation moyenne diurne des résidus du modèle de krigeage universel. Les axes sont gradués en mètres. Les symboles (x et o) indiquent la position des cellules échantillonnées en coordonnées standardisées, le trait rouge continu représente les limites du domaine d'estimation.**

La variance d'estimation  $\sigma_{E-R_{moy}^*}^2$  calculée avec les positions des échantillons du parcours type et le modèle de variogramme  $\gamma_R(h)$  est égale à 0.031. **Le coefficient de variation d'estimation  $CV_{E-R_{moy}^*}$  calculé avec l'équation 51 est égal à 26%.**

#### **4.3.3.4. Erreur d'estimation de la densité d'une agrégation de thons de sub-surface diurne**

D'après l'équation 52 :

$$CV_{E-Z_{jour}^*} = (1 - R^2) + CV_{E-R_{moy}^*} = 4\% + 26\% = 30\%$$

L'erreur d'estimation de la densité d'une agrégation de thons de sub-surface diurne quelconque avec le parcours en étoile utilisée est donc égale à 30%.

***4.3.3.5. Utilisation du modèle de krigeage universel pour l'estimation des maxima de biomasse journaliers et de leur variance d'estimation***

Le Tableau 69 présente les résultats de l'estimation des maxima de biomasse journaliers de l'agrégation de thons de sub-surface autour des DCP ancrés au moyen du modèle de krigeage universel.

**Tableau 69. Résultats de l'estimation des maxima journaliers de la biomasse de l'agrégation de thons de sub-surface autour des DCP ancrés d'avril à août 2003.**

Code campagne	DCP	Code prospection	Date	Heure (1)	Tête (2)	Nb. obs. (3)	Modèle de variogramme (4)	Pépité	Palier	Portée	$Z_p^*$	$\sigma_E^2$	$Z_v^*$ (m <sup>2</sup> .m <sup>-2</sup> )	CV <sub>E</sub>	$\rho_a$ (Nb. thons.m <sup>-2</sup> )	N (Nb. thons)	B (tonnes)
D03	SP	P1	29/04/2003	12:30	U	91	Pépité				0.87	3.5E-02	4.0E-05	31%	1.4E-01	11 191	30
D03	C	PB21	01/05/2003	13:30	2	109	Sphérique	1	11	30	0.69	7.9E-02	1.2E-05	40%	3.3E-02	2 615	7
D04	SP	PB3	04/06/2003	07:20	U	111	Sphérique	2	11	30	0.74	8.4E-02	4.1E-05	39%	1.2E-01	9 849	27
D05	SP	PB1	03/07/2003	15:30	U	109	Sphérique	1	4	36	0.70	2.8E-02	5.5E-06	24%	1.5E-02	1 233	3
D05	SP	PB5	04/07/2003	07:45	U	104	Pépité				0.81	1.9E-02	1.1E-05	26%	3.5E-02	2 830	8
D05	SP	PB5	11/07/2003	12:20	U	101	Sphérique	1	2	90	0.49	1.2E-02	6.4E-06	22%	1.2E-02	1 002	3
D06	SP	P1	03/08/2003	16:30	U	120	Sphérique	1	4	35	0.88	2.8E-02	5.1E-06	19%	1.8E-02	1 456	4
D06	SP	PB9	04/08/2003	17:00	U	111	Sphérique	1	4	35	0.73	2.5E-02	1.2E-05	22%	3.4E-02	2 733	7
D06	SP	P7	05/08/2003	12:00	U	115	Sphérique	6	10	40	0.69	7.3E-02	7.3E-07	39%	2.0E-03	161	1
D06	C	P1	06/08/2003	12:30	U(2)	111	Sphérique	1	3	50	0.80	2.3E-02	2.7E-05	19%	8.6E-02	6 886	19
D06	C	PB26	07/08/2003	07:00	U(2)	109	Sphérique	0	3	60	0.88	1.4E-02	1.9E-05	13%	6.8E-02	5 448	15
D06	C	PB213	08/08/2003	11:45	2	131	Sphérique	2	2	30	0.85	2.1E-02	2.0E-05	17%	6.7E-02	5 380	15
D06	C	PB15	08/08/2003	12:15	1	106	Sphérique	0	2	30	0.90	1.6E-02	1.5E-05	14%	5.5E-02	4 439	12
D06	C	PB213 et PB15	08/08/2003	12:00	1&2	119					0.88	1.8E-02	1.8E-05	15%	6.1E-02	9 820	27
<i>Moyenne (5)</i>						110		2	5	44	0.76	3.7E-02	1.7E-05	26%	5.3E-02	4 232	11

(1) Heure à mi-prospection ;

(2) U : DCP monocéphale ; 1 : tête 1 (en amont du courant) ; 2 : tête 2 (en aval du courant) ; U(2) : tête 2 seule en surface ; 1&2 : têtes 1 et 2 : dans ce cas, les biomasses observées autour de chacune des têtes ont été additionnées et les autres paramètres moyennés ;

(3) nombre de cellules échantillonnées ;

(4) si le variogramme est pépitique, les résidus n'étaient pas spatialement corrélés et la densité moyenne  $Z_p^*$  et la variance d'estimation  $\sigma_E^2$  ont été calculées respectivement avec l'équation 50 et l'équation 53. Dans le cas contraire,  $Z_p^*$  a été calculée par krigeage et  $\sigma_E^2$  avec l'équation 30 ;

(5) moyenne des paramètres de toutes les prospections sauf « PB213 et PB15 ».

Les biomasses des prospections PB213 et PB15 réalisées autour du DCP hauturier en août 2003 (code prospection « PB213 et PB15 ») ont été additionnées, afin de rendre compte de la biomasse maximale concentrée autour des 2 têtes du DCP. Aucune agrégation de poisson n'a été détectée autour de la première tête du DCP hauturier lors des autres périodes diurnes échantillonnées.

Les résidus sont spatialement corrélés dans la majorité des prospections et le modèle variogramme utilisé est sphérique. La portée moyenne de ce variogramme (44 m) indique que les dimensions des structures spatiales des résidus des maxima de biomasse journaliers étaient légèrement supérieures à celles observées en moyenne sur l'ensemble des prospections diurnes (34 m).

Trois prospections à forte variance zonale correspondent également à un maximum journalier de biomasse. Elles ont été observées autour du DCP côtier en juin et août 2003 (codes prospection PB3 et P7 respectivement) et autour du DCP hauturier en mai 2003 (PB21). Elles sont caractérisées par les paliers, variances et coefficient de variation d'estimation les plus élevés. Ce résultat confirme que le modèle de krigeage universel utilisé s'ajuste moins bien sur les prospections durant lesquelles la densité des thons de sub-surface observée était fortement concentrée.

Le coefficient de variation d'estimation moyen des 8 prospections à forte variance zonale identifiées durant les phases diurnes est égal à 39 %. Il est supérieur au coefficient de variation d'estimation moyen de toutes les prospections diurnes (30 %) et au coefficient de variation d'estimation moyen des maxima de biomasse (26 %).

**L'erreur d'interpolation spatiale moyenne commise lors de l'estimation de la densité acoustique des thons de sub-surface diurne est donc maximale lorsque les thons sont très concentrés spatialement et plus faible dans le cas des prospections correspondant aux maxima journaliers de biomasse.**

**La biomasse maximale journalière de l'agrégation de thons de sub-surface évaluée autour des DCP ancrés étudiés en Martinique était en moyenne de 11 tonnes.**

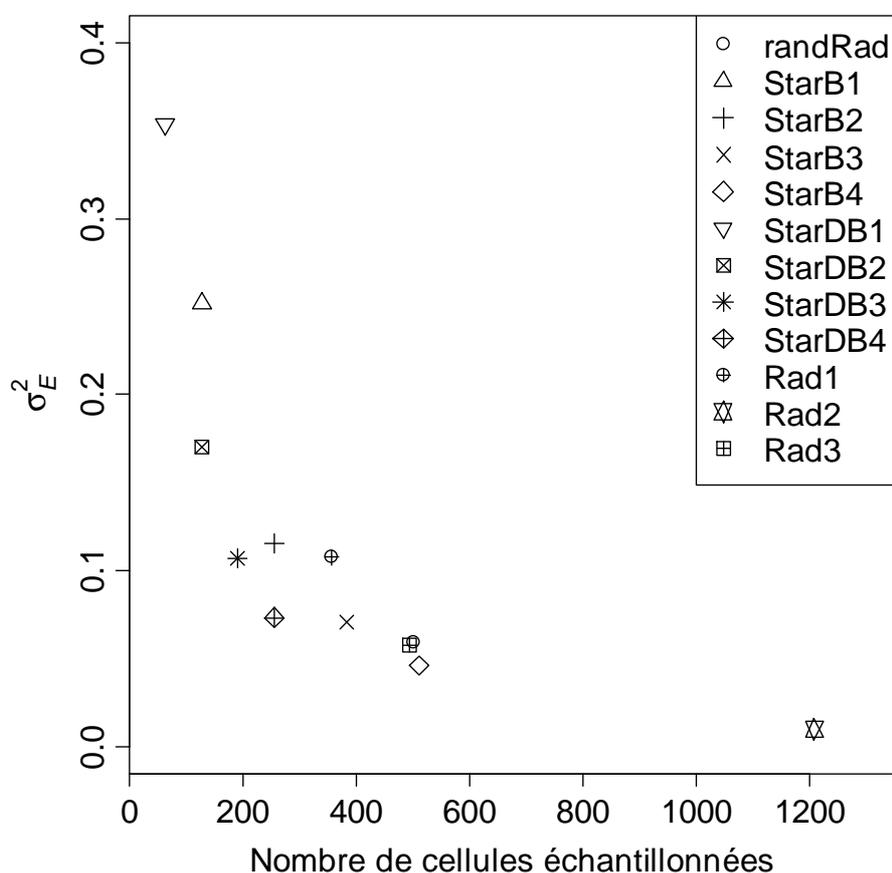
Les estimations des biomasses maximales journalières de thons de sub-surface agrégés autour d'une seule tête ont varié de 1 à 30 tonnes. Le maximum de biomasse autour d'une tête a été observé autour du DCP côtier, lors de la campagne d'avril/mai 2003 (D03). Des niveaux semblables de biomasse ont également été observés autour de ce même DCP le mois suivant et en cumulant les biomasses observées autour des 2 têtes du DCP hauturier en août 2003 (D06). Les legs réalisés en mai 2003 (D03) autour du DCP hauturier et juillet et août autour du DCP côtier (D05 et D06) sont caractérisés par des niveaux de biomasse particulièrement faibles.

#### ***4.3.3.6. Comparaison des variances d'estimation obtenues avec différents parcours d'échantillonnage acoustiques***

Le Tableau 70 et la Figure 127 présentent les résultats en termes de variance d'estimation et d'effort d'échantillonnage des différents parcours testés.

**Tableau 70. Variance d'estimation et effort d'échantillonnage des différents parcours testés pour évaluer la densité d'une agrégation de thons autour d'un DCP ancré.**

Type de parcours	$\sigma_E^2$	Nombre de cellule échantillonnées
StarDB1	0.35	64
StarB1	0.25	128
StarDB2	0.17	128
StarB2	0.12	256
Rad1	0.11	358
StarDB3	0.11	192
StarDB4	0.07	256
StarB3	0.07	384
randRad	0.06	502
Rad3	0.06	1208
StarB4	0.05	512
Rad2	0.01	494



**Figure 127. Variance d'estimation en fonction du nombre de cellules échantillonnées pour chaque parcours testé.**

La variance d'estimation obtenue à partir du parcours en étoile simulé « StarB4 » (0.05) est très proche de la variance d'estimation de la densité diurne de l'agrégation de thons de sub-surface, calculée à partir d'un parcours en étoile réel « type » (0.049). **Ce résultat indique que le simulateur génère des parcours simulés dont la géométrie est relativement similaire à celle des parcours d'échantillonnage réels les plus réguliers.**

La variance d'estimation la plus faible a été obtenue avec le parcours constitué de 25 radiales parallèles (« Rad3 »). Ce parcours n'est cependant pas très rentable en terme d'effort d'échantillonnage, car il nécessite de prospecter deux fois plus de surface par rapport au parcours en étoile « StarB4 », pour une réduction relativement faible de la variance d'estimation. **Le parcours en étoile « StarB4 » que nous avons utilisé lors des campagnes DAUPHIN permet d'obtenir la variance d'estimation la plus faible parmi les parcours nécessitant un effort d'échantillonnage « réaliste ».**

Les parcours d'échantillonnage en radiales parallèles qui nécessitent un effort d'échantillonnage équivalent à celui du parcours en étoile de référence « StarB4 » permettent d'obtenir une variance d'estimation similaire, qu'ils soient systématique (« Rad2 ») ou aléatoire (« randRad »). Les parcours en étoile à trois branches doubles (« StarB3 ») ou quatre branches simples (« StarDB4 ») présentent une variance d'estimation assez proche des parcours « StarB4 », « Rad2 » et « randRad » et nécessitent un effort d'échantillonnage plus faible. Ils apparaissent ainsi comme des alternatives intéressantes pour estimer la densité d'une agrégation de thons de sub-surface. Les autres parcours d'échantillonnage testés présentent des variances d'estimation trop élevées pour pouvoir être utilisé pour estimer la densité d'une agrégation de thons de sub-surface autour d'un DCP ancré.

#### **4.3.4. Discussion**

##### **4.3.4.1. Utilisation de la géostatistique pour estimer la densité d'agrégations localisées d'organismes marins au moyen d'un parcours acoustique en étoile**

L'abondance des poissons pélagiques a essentiellement été évaluée par méthodes géostatistiques à l'échelle des stocks ou sub-stocks (Petitgas, 1993b; Simard *et al.*, 1993; Maravelias et Haralabous, 1995; Guiblin *et al.*, 1996; Petitgas et Levenez, 1996; Simmonds et Fryer, 1996; Rivoirard et Bez, 1997b; Samb et Petitgas, 1997). La géostatistique a rarement été appliquée à échelle plus réduite pour estimer l'abondance de poissons pélagiques, car la variabilité spatio-temporelle de ces ressources mobiles augmente lorsque l'échelle diminue (Haury *et al.*, 1978; Levin, 1992), et il est alors difficile de satisfaire aux conditions de stationnarité de la distribution spatiale des ressources. Des estimations géostatistiques d'abondance ont cependant été réalisées à échelle spatiale grossière (1-100 km) sur des ressources pélagiques concentrées dans des zones précises pour des motifs de reproduction ou d'hivernage (Foote et Rivoirard, 1992; Foote, 1993; Foote et Røttingen, 1995; Rivoirard et Bez, 1997a).

Nous avons de même tiré parti dans notre étude de l'effet concentrateur des DCP ancrés sur de grands poissons pélagiques très mobiles comme les thons. Leur surface de densité moyenne standardisée, obtenue en éliminant les effets du courant et des variations d'abondance globale, est apparue comme particulièrement isotrope et régulière.

**Si l'on exclut l'anisotropie induite par le courant, la surface de densité standardisée de l'agrégation de sub-surface dans le plan horizontal semble ainsi varier de façon homothétique lors des fluctuations de l'abondance globale de l'agrégation. Cette régularité de la surface de densité pourrait traduire la constance des mécanismes présidant à l'organisation interne de l'agrégation de thons de sub-surface.**

Nous avons tiré parti de la régularité de cette surface de densité corrigée afin d'estimer par géostatistique l'abondance d'une agrégation unique, à échelle spatio-temporelle fine (1-1 000 m). Les outils géostatistiques n'avaient jusqu'alors été utilisés en halieutique sur des données *in situ* récoltées à échelle fine que pour étudier la dynamique de la structure interne des bancs (Conan *et al.*, 1988; Gerlotto et Paramo, 2003; Gerlotto *et al.*, 2005).

Une étude théorique par simulation utilisant des outils géostatistiques avait également été proposée afin de déterminer le meilleur parcours d'échantillonnage et la méthode d'interpolation optimale pour estimer par acoustique à échelle fine la densité d'agrégations d'hoplostèthes rouges (*Hoplostethus atlanticus* Collett) autour d'un mont sous-marin (Doonan *et al.*, 2003). Les distributions de densité simulées dans cette étude étaient cependant extrêmement simplifiées, ne comprenaient pas de composante de corrélation spatiale et n'étaient inspirées que vaguement de données réelles. La portée pratique des conclusions de cette étude très théorique reste donc à démontrer sur des données réelles.

#### 4.3.4.2. Méthode de krigeage universel

- **Modélisation de la tendance de la densité des thons de sub-surface au moyen du modèle d'advection-diffusion appliqué aux groupes d'animaux**

- **Utilité du modèle d'advection-diffusion appliqué aux groupes d'animaux**

Les équations mathématiques décrivant des processus de diffusion ont été développées à l'origine pour décrire la dispersion de molécules se déplaçant et entrant en collision au hasard. Il peut paraître curieux d'appliquer un modèle de diffusion à des animaux comme les thons, qui peuvent utiliser leur perception détaillée de l'environnement pour orienter leur mouvement.

**L'idée de base est ici que le comportement collectif d'un grand nombre de thons, dont on sait qu'ils ne se déplacent pas aléatoirement à échelle microscopique, n'est pas discernable, à échelle macroscopique, du comportement collectif de thons qui se déplaceraient effectivement au hasard.**

Utiliser un modèle de diffusion ne revient pas à nier le fait que les trajectoires individuelles des thons soient déterminées par la perception que l'individu a de son environnement. Elle consiste simplement à supposer que les mécanismes qui poussent un individu à adopter une trajectoire donnée sont des détails, qui ne sont pas utiles pour reproduire à l'échelle macroscopique le comportement observé (Levin, 1992). **Seule la prise en compte des détails utiles (Levin, 1991) des phénomènes au niveau inférieur est ici importante pour reproduire le comportement émergent du groupe au niveau supérieur. C'est ce genre de simplification qui peut permettre de connecter des phénomènes se produisant à des échelles différentes (Levin, 1992).**

Le modèle d'advection-diffusion que nous avons utilisé a ainsi permis de reproduire de façon satisfaisante les densités relatives moyennes de thons de sub-surface, en fonction de la distance au centre de gravité de l'agrégation et d'estimer ensuite la tendance de la densité moyenne et la densité acoustique de l'agrégation. **Ce modèle a donc démontré son utilité dans la démarche d'estimation de la densité acoustique de l'agrégation de thons de sub-surface par krigeage universel.**

**Le krigeage universel est utilisé ici pour estimer une densité d'animaux rassemblés autour du DCP du fait de leur comportement grégaire particulier.** La forme de la surface de tendance de l'agrégation résulte ainsi des interactions sociales des thons de sub-surface autour du DCP à échelle microscopique. Le choix du modèle d'advection-diffusion a été motivé par le fait qu'il permettait d'évaluer la tendance de l'agrégation de sub-surface au niveau macroscopique, en se basant sur des processus d'advection et de diffusion, qui peuvent être reliés au comportement agrégatif d'un thon individuel à l'échelle microscopique.

L'analyse de l'évolution du rapport d'advection-diffusion en fonction de la distance au centre de gravité de l'agrégation a ainsi montré que, dans le cadre du modèle, « tout se

« passe comme si » la trajectoire des thons présentait un caractère plus aléatoire près du centre de gravité et était d'avantage polarisée vers le centre à la périphérie. **Le modèle utilisé reste bien sûr basé sur une analogie** (Okubo, 2001) : il est évident que les thons ne se déplacent pas réellement « aléatoirement » à l'échelle microscopique. Ce qui est important ici, c'est que ce mouvement puisse **utilement** être considéré comme aléatoire à l'échelle macroscopique de l'observateur, afin de faire progresser sa compréhension du phénomène d'agrégation. L'aptitude du modèle à traduire le comportement agrégatif des thons de sub-surface à échelle microscopique doit cependant être démontrée.

➤ **Validation du modèle d'advection-diffusion appliqué aux groupes d'animaux à l'échelle des déplacements individuels**

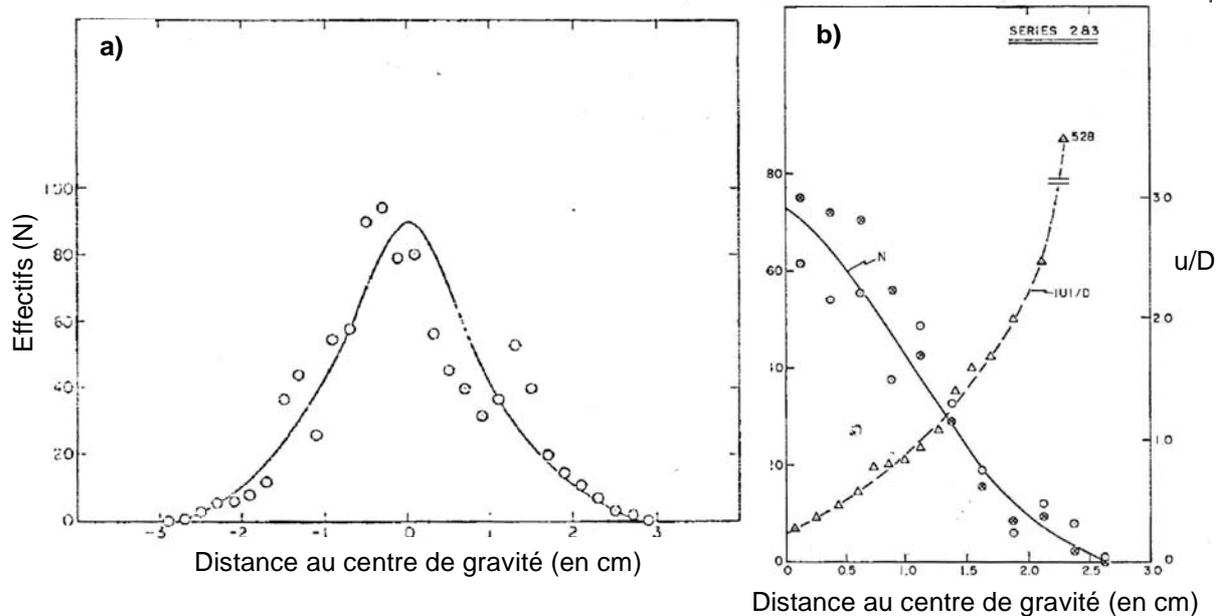
D'après Grünbaum et Okubo (1994) : « *it is of great importance that the form of equation and the values of parameters in Eulerian models be closely and explicitly associated with a Lagrangian model, so that the resulting group properties can be tied to individual behaviour* ».

**Notre modèle est en effet basé sur l'hypothèse que la distribution moyenne de la densité au sein de l'agrégation de thons de sub-surface, considérée comme stationnaire à l'échelle macroscopique, peut être reproduite par la combinaison de phénomènes analogues à la diffusion et l'advection des particules.** Les processus macroscopiques d'advection et de diffusion résultent de déplacements microscopiques, dont les caractéristiques s'expriment au travers des coefficients de diffusion et d'advection. Les coefficients d'advection et de diffusion peuvent ainsi être interprétés respectivement en termes de vitesse de déplacement polarisé et de vitesse de diffusion des organismes (cf. § 4.3.2.2). **Afin de valider le modèle Eulérien utilisé, il convient de s'assurer que les valeurs de ces coefficients sont compatibles avec les vitesses de nage habituellement observées le long des trajectoires Lagrangiennes des thons autour des DCP.**

Le rapport d'advection-diffusion  $u/D$  utilisé dans le modèle ne permet cependant pas de quantifier de façon absolue les coefficients  $D$  et  $u$ . Dans leur étude de vols de moucherons au moyen du même modèle d'advection-diffusion, Okubo et Chiang (1974) ont conclu que les phénomènes diffusifs dominaient près du centre des vols et que les phénomènes advectifs étaient majoritaires à leur en bordure. Partant de ce constat, ils ont estimé le coefficient d'advection  $u$  par la vitesse moyenne des moucherons enregistrée en périphérie des vols. Ils ont ensuite déduit le coefficient de diffusion  $D$  en bordure de l'agrégation à partir de la valeur rapport  $u/D$  calculé dans cette zone.

**Le comportement du rapport  $u/D$  en fonction de la distance au centre de gravité de l'agrégation n'est pas identique entre les vols de moucherons et l'agrégation de thons de sub-surface.** La tendance globale est similaire, avec une augmentation du rapport  $u/D$  lorsque l'on s'éloigne du centre de gravité de l'agrégation.

**Le rapport  $u/D$  augmente cependant de façon exponentielle en bordure des vols de moucherons alors qu'il atteint un palier à la périphérie de l'agrégation de thons** (Figure 118, Figure 128b). Les valeurs du rapport  $u/D$  observées en bordure de l'agrégation de thons de sub-surface sont ainsi 100 fois plus faibles que les valeurs observées en bordure du vol de moucheron, (Figure 118, Figure 128). Dans le cadre théorique du modèle, les processus advectifs sont plus importants en bordure du vol de moucheron, les forces de rappel s'exerçant dans cette zone sur les individus sont donc plus fortes et les limites du vol de moucherons sont plus nettes que celles de l'agrégation de thons (Figure 118, Figure 128a).



**Figure 128. a) Exemple de distribution de densité au sein d'un vol de moucheron en fonction de la distance au centre de gravité du vol ; b) Densité (cercles) et rapport  $u/D$  (triangles) en fonction de la distance au centre de gravité du vol de moucheron. Tiré de Okubo et Chiang (1974).**

Nous n'avons pas pu distinguer une zone à la périphérie de l'agrégation de thons de sub-surface où les processus advectifs dominent nettement. Il a donc été impossible d'appliquer la méthode d'Okubo et Chiang (1974) pour estimer directement les coefficients  $D$  et  $u$  et valider notre modèle, en relation avec les capacités de nage des thons de sub-surface.

L'analyse de la sinuosité de trajectoires d'animaux dans le cadre théorique de la marche aléatoire permet d'estimer un coefficient de diffusion (Lanco Bertrand, 2005). Une alternative pour valider ce modèle pourrait consister à analyser les trajectoires de thons individuels au sein d'une agrégation de sub-surface à échelle spatiale très fine, afin de déterminer directement le coefficient de diffusion  $D$ . L'incertitude sur le positionnement du poisson inhérente aux méthodes de pistage ultrasonique demeure cependant importante (0.5 km d'après Girard *et al.*, 2004). Cette incertitude est malheureusement trop élevée pour envisager récolter des données de trajectoires utilisables pour calculer un coefficient de diffusion à l'échelle d'une agrégation de thons autour d'un DCP ancré.

Les observations réalisées en vidéo sous-marine ont montré que les thons adoptaient en général un comportement de nage plus lente et moins orientée au centre de l'agrégation, où la densité est la plus forte. Les individus observés en périphérie étaient toujours moins nombreux et adoptaient un comportement de nage plus rapide et plus polarisé. Ces observations ne suffisent pas à valider les résultats sur le comportement de nage individuel suggérés par le modèle d'advection-diffusion que nous avons utilisé. **Les observations vidéo confirment cependant que le comportement de nage des thons semble plus aléatoire au centre de l'agrégation qu'à sa périphérie.**

- **Ajustement du modèle de krigeage universel**

- **Influence de la corrélation temporelle entre les prospections**

L'une des hypothèses du modèle utilisé pour étudier la densité acoustique diurne des thons de sub-surface était le caractère stationnaire et aléatoire de la moyenne zonale  $Z_v(t)$

de cette densité. Nous avons vu au § 4.2.2.2 que les moyennes zonales de la densité étaient temporellement auto-corrélées à l'échelle d'une phase diurne, car les densités augmentaient puis diminuaient cycliquement de jour. L'hypothèse de stationnarité et de stochasticité de  $Z_v(t)$  n'est manifestement pas vérifiée à l'échelle d'une phase diurne.

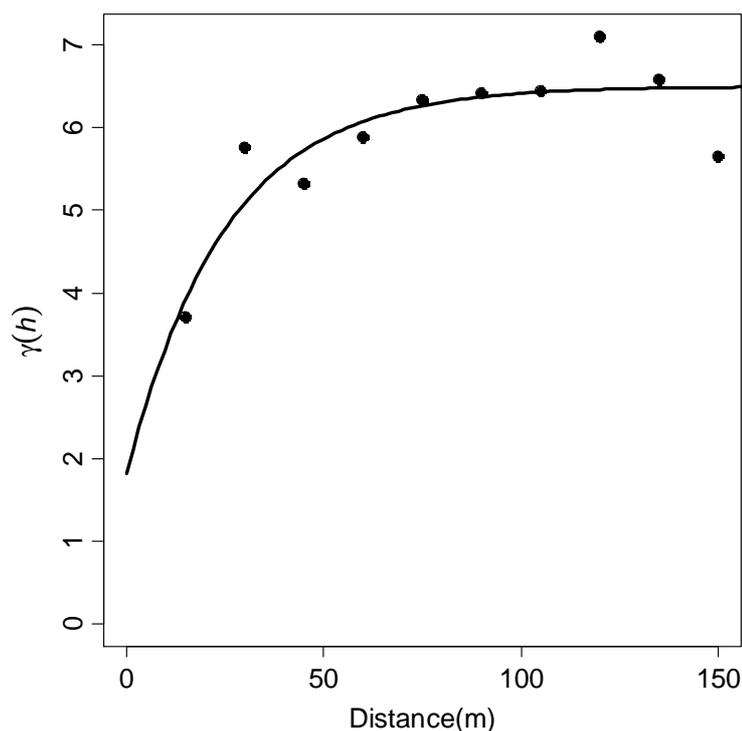
Nous avons également vu au § 4.2.2.2 qu'aucune différence significative ne pouvait être mise en évidence entre les densités moyennes par classes horaires diurnes calculées à l'échelle de l'ensemble des phases diurnes étudiées. L'occurrence temporelle du maximum de densité zonale observée autour des DCP est en effet très variable au cours d'une phase diurne (cf. § 4.2.2.2), ce qui induit une variabilité très forte de la distribution des densités zonales par prospection dans chaque classe horaire, à l'échelle de l'ensemble des prospections étudiées. **Le modèle de la densité des thons de sub-surface ayant été développé à l'échelle temporelle de l'ensemble des phases diurnes étudiées, nous avons considéré que, du fait de sa variabilité importante, la variable  $Z_v(t)$  pouvait être considérée à cette échelle comme stationnaire et aléatoire.**

Un modèle de krigeage avec tendance externe, qui permet de prendre en compte explicitement les effets du cycle nyctéméral sur la densité zonale (Petitgas, 2001), pourrait être utilisé pour estimer la densité acoustique des thons de sub-surface à l'échelle d'une phase diurne donnée (e.g. Rivoirard et Wieland, 2001).

➤ **Comparaison des résultats obtenus en krigeage ordinaire et krigeage universel**

Dans leur étude théorique d'agrégations de poissons autour de mont sous-marins, Doonan *et al.* (2003) ont considéré que le krigeage universel ne donnait pas nécessairement de meilleurs résultats que le krigeage ordinaire. Ils ont ainsi négligé l'hypothèse de stationnarité spatiale et ont employé une méthode de krigeage ordinaire pour évaluer la densité moyenne et la variance d'estimation des agrégations.

La tendance évaluée dans le cadre de notre étude ne permettait d'expliquer qu'une part relativement faible de la variance moyenne par prospection de la densité relative des thons de sub-surface (13%) (cf. § 4.3.3.3). Afin de quantifier la différence de variance d'estimation induite par l'utilisation du modèle de krigeage universel, nous avons appliqué la méthode utilisée pour déterminer la variance d'estimation moyenne des résidus du modèle de krigeage universel (cf. § 4.3.2.2) sur les valeurs de densité relatives brutes  $z_p(x,t)$ . Le variogramme expérimental pondéré et le modèle de variogramme obtenus sont présentés dans la Figure 129.



**Figure 129. Variogramme expérimental pondéré moyen et modèle de variogramme des densités relatives de l'agrégation de thons de sub-surface.**

Les modèles de variogrammes ajustés automatiquement sur le variogramme expérimental des densités relatives avec une méthode des moindres carrés ont une pépité et un palier plus élevés que les modèles de variogrammes ajustés sur le variogramme expérimental des résidus du modèle de krigeage universel.

Le meilleur modèle de variogramme d'après le critère de qualité d'ajustement était un modèle exponentiel de portée 94 m de pépité 3.6 et de palier 6.5. Le palier de ce modèle était supérieur à la variance moyenne par prospection de la densité relative, égale à 5. La pépité et le palier de ce modèle étaient de plus supérieurs à ceux du modèle de variogramme ajusté sur le variogramme expérimental des résidus (pépité = 0.3, palier = 5.6).

**La présence de la tendance déterministe  $M^*(x)$  non stationnaire dans les données de densité relatives brutes se traduit donc logiquement en terme de corrélation spatiale par une augmentation de la part de variance non imputable à la corrélation spatiale (pépité) et également par une augmentation de la valeur du variogramme pour les distances importantes (augmentation du palier).** Ce changement de comportement du variogramme pour les longues distances en présence d'une tendance non stationnaire dans les données a notamment été évoquée par Rivoirard *et al.* (2000).

Le modèle de variogramme ajusté sur le variogramme expérimental des densités relatives a été utilisé pour calculer la variance d'estimation obtenue avec le parcours en étoile « type ». Cette variance d'estimation vaut 0.073, et le coefficient de variation d'estimation moyen par prospection diurne est égal à 40% pour les densités relatives, au lieu de 30% pour les résidus du modèle de krigeage universel. **L'utilisation du modèle de krigeage universel, malgré une part de variance expliquée par la tendance relativement faible, permet donc d'améliorer de façon non négligeable l'estimation de la densité acoustique de l'agrégation de thons de sub-surface.**

### ➤ **Variance et corrélation spatiale des résidus**

La variance des résidus du modèle de krigeage universel est supérieure à 1, ce qui traduit le fait que le modèle de krigeage universel additif utilisé est probablement trop simple pour isoler parfaitement les composantes déterministes et aléatoires de la variance de la densité relative des thons de sub-surface. Aucune relation n'a cependant pu être mise en évidence entre la variabilité temporelle des résidus et la densité moyenne par cellule d'échantillonnage, afin d'améliorer la formulation du modèle.

La présence dans le jeu de données d'une dizaine de prospections à forte variance zonale, pour lesquelles la surface de densité de l'agrégation de sub-surface est radicalement différente de la tendance estimée, est à l'origine de 30 % de la variance excédentaire des résidus du modèle de krigeage. La concentration très importante de la densité de l'agrégation de thons de sub-surface dans une zone spatiale très réduite lors de ces prospections n'a pu être reliée à aucun paramètre environnemental. Des études en laboratoire ont montré que lorsqu'un banc de poissons détecte un prédateur potentiel, sa structure devient plus compacte, afin d'optimiser l'exécution des manœuvres collectives d'évitement du prédateur (Pitcher et Parrish, 1993). La détection d'un prédateur éventuel (marlin bleu) pourrait donc expliquer ce changement imprévisible de la configuration de l'agrégation de thons de sub-surface autour des DCP étudiés. Aucune observation *in situ* n'a cependant permis de confirmer cette hypothèse.

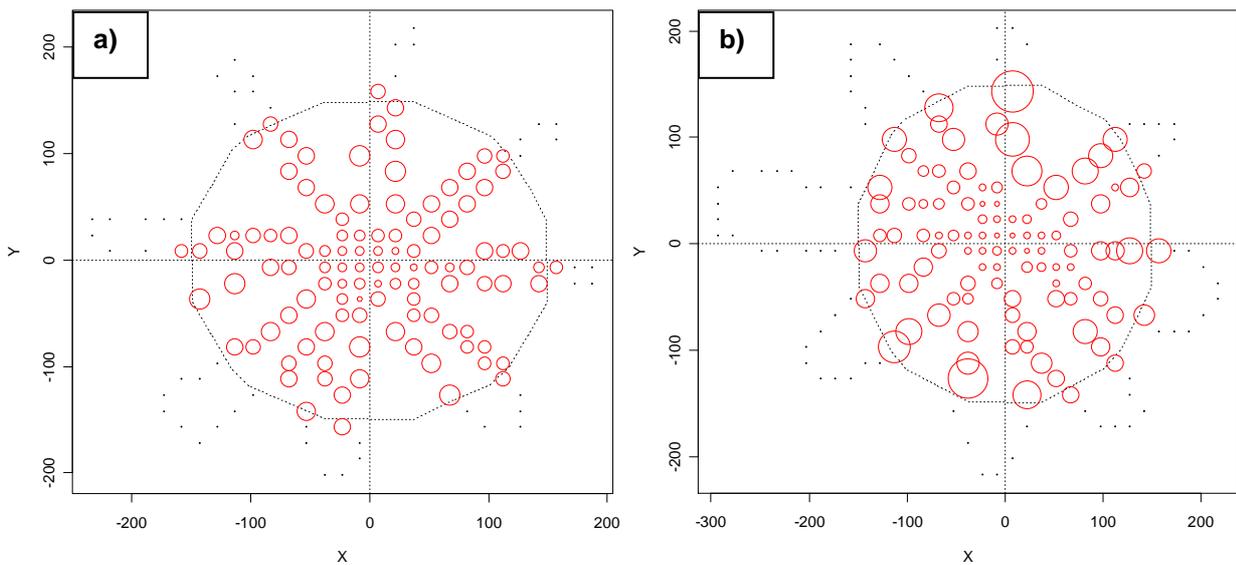
La différence entre le palier du modèle de variogramme et la variance moyenne par prospection des observations est plus faible dans le cas des résidus du modèle de krigeage universel (1.2), par rapport aux densités relatives brutes (1.5). L'utilisation du modèle de krigeage universel a donc permis de réduire cette différence mais elle représente toujours 25 % de la variance moyenne des observations.

Dans le cas où la portée estimée du modèle de variogramme est grande comparée aux dimensions du domaine d'estimation, le modèle de variogramme est ajusté principalement sur les premiers points du variogramme expérimental, ce qui peut conduire à estimer une valeur de palier supérieure à la variance zonale des observations (Rivoirard *et al.*, 2000). La portée du variogramme étant ici assez inférieure (38 m) aux dimensions de la zone étudiée (160 m de rayon), la valeur relativement forte du palier du modèle de variogramme n'est manifestement pas due à la distance maximale de corrélation spatiale des résidus. Cette forte valeur de palier pourrait traduire la présence d'un reliquat de tendance non-stationnaire dans les données, qui n'aurait pas été prise en compte lors de la modélisation de la tendance avec le modèle d'advection diffusion (cf. Rivoirard *et al.*, 2000).

- **Calcul des densités moyennes et des variances d'estimation par krigeage**

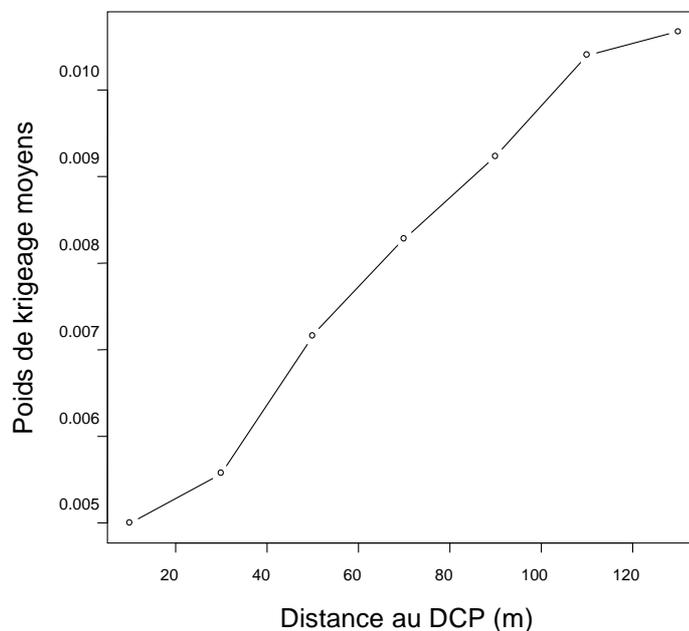
- **Correction de l'hétérogénéité du plan d'échantillonnage par les poids de krigeage**

Nous avons vu au § 4.3.2.1 que la moyenne krigée est un estimateur optimal de la moyenne zonale  $Z_V$ , car les poids de krigeage minimisent la variance d'estimation dans le domaine  $V$ . Nous avons vérifié que les poids de krigeage permettaient de compenser le sur-échantillonnage du centre du domaine d'estimation en étudiant leur distribution spatiale. Nous présentons ci-dessous les distributions spatiales des poids de krigeage calculés pour 2 prospections, l'une à forte variance zonale (Figure 130a) et l'autre à variance zonale « normale » (Figure 130b).



**Figure 130 : Distribution spatiale des poids de krigeage (diamètre des cercles proportionnels aux poids): a) prospection avec une forte variance zonale b) prospection « normale ».**

Ces deux figures illustrent l'effet de l'algorithme de krigeage, qui compense dans les 2 cas le sur-échantillonnage du centre du domaine d'estimation en accordant des poids plus importants aux observations périphériques. Les poids de krigeage sont ainsi proportionnels à la distance au DCP, situé au centre du parcours en étoile, comme l'indique la Figure 131.



**Figure 131 : Poids de krigeage moyens en fonction de la distance au DCP**

### ➤ **Variance d'estimation de la densité de l'agrégation de thons de sub-surface**

La variance d'échantillonnage calculée dans cette étude ne quantifie que les erreurs d'interpolation spatiale commises lors de l'estimation de la densité acoustique moyenne de l'agrégation de thons de sub-surface. La valeur du coefficient de variation moyen, ou erreur de l'estimation moyenne de la densité acoustique de l'agrégation de sub-surface diurne, est relativement élevée (30%), comparée aux valeurs citées dans la littérature. Celles-ci avoisinent généralement 15 à 20 % pour les évaluations de stocks ou sub-stocks de petits poissons pélagiques par acoustique et chalutage (Rivoirard *et al.*, 2000). Les erreurs d'estimation calculées à partir des variogrammes individuels des prospections correspondant aux maxima de biomasse journaliers sont plus faibles et conformes aux erreurs citées dans la littérature. Les erreurs d'estimation obtenues avec les variogrammes individuels des prospections à forte variance zonale demeurent cependant significativement plus élevées.

**Contrairement au variogramme d'une prospection unique, qui ne rend compte que de la covariance spatiale de la densité, le variogramme moyen des résidus utilisé pour calculer l'erreur d'estimation moyenne diurne intègre la variabilité temporelle de la densité d'une prospection à l'autre.** Il est donc logique que l'erreur d'estimation calculée à partir du variogramme moyen soit plus élevée que celle calculée à partir du variogramme d'une prospection unique. Les erreurs d'estimation de la densité d'une agrégation de sébaste rocote (*Sebastes entomelas* Jordan et Gilbert, 1880), obtenues avec des variogrammes globaux, étaient ainsi également supérieures à celles obtenues avec les variogrammes individuels des prospections (Stanley *et al.*, 2000). Les erreurs d'estimations calculées lors de cette étude au moyen des variogrammes globaux étaient de plus du même ordre de grandeur que l'erreur d'estimation que nous avons calculée pour la densité de thons de sub-surface diurne.

**Nous considérons donc que les erreurs d'estimation obtenues pour la densité de l'agrégation de thons de sub-surface sont acceptables, compte tenu de la variabilité temporelle importante de la structure de l'agrégation.**

L'estimation des paramètres  $\langle \sigma_{bs} \rangle$ ,  $R$  et  $P_m$  utilisés pour calculer respectivement la densité absolue surfacique (équation 56), les effectifs (équation 57) et la biomasse (équation 58) de l'agrégation de thons de sub-surface, introduit des erreurs supplémentaires dans l'évaluation de la biomasse de l'agrégation de thons de sub-surface (ICES, 1998; Simmonds et MacLennan, 2005). L'évaluation de l'ordre de grandeur de ces erreurs est complexe (cf. Simmonds et MacLennan, 2005) et n'a pas été abordée. La stabilité des TS et des tailles des thons de sub-surface capturés au cours des 12 campagnes réalisées laisse supposer que les erreurs commises sur les paramètres  $\langle \sigma_{bs} \rangle$  et  $P_m$  doivent être relativement faibles. Le rayon du domaine d'estimation  $R$  a été déterminé à partir des distributions spatiales diurnes des thons de sub-surface étudiées en coordonnées standardisées lors de la soixantaine de prospections analysées. Le nombre important de prospections considérées pour définir le domaine d'estimation et l'utilisation des coordonnées standardisées, qui permettent de circonscrire toutes les distributions spatiales dans une même zone, laissent supposer que l'erreur commise sur l'estimation de  $R$  est également relativement faible.

#### **4.3.4.3. Biomasse de l'agrégation de thons de sub-surface**

L'estimation de la biomasse moyenne de l'agrégation de thons de sub-surface à son maximum d'abondance journalier (11 tonnes, cf. Tableau 69) est très similaire à l'estimation que nous avons proposée au § 1.2.3.3 de la biomasse moyenne des agrégations de thons observées par Josse *et al.* (2000) en Polynésie Française (9 tonnes).

**Cette relative homogénéité des biomasses des agrégations de thons autour de DCP ancrés entre les 2 zones géographiques pose la question de l'existence de tailles optimales et maximales des agrégations de thons autour de DCP.**

Cette question a déjà été largement abordée au sujet des bancs de poissons d'autres espèces que les thons. Il est ainsi admis que les bancs de poissons de taille réduite réagissent de façon moins synchrone et sont donc plus vulnérables à la prédation (Duffy et Wissel, 1988; Fréon et Misund, 1999; Parrish et Edelstein-Keshet, 1999). A l'inverse, lorsque les bancs atteignent des tailles trop importantes, les bénéfices en termes de protection contre les prédateurs que procure le banc à un poisson individuel sont annulés par les difficultés plus importantes qu'il rencontre pour se nourrir parmi la multitude de ses voisins (Fréon et Misund, 1999; Parrish et Edelstein-Keshet, 1999). La protection contre les prédateurs est elle-même moins efficace (Pitcher et Parrish, 1993; Parrish et Edelstein-Keshet, 1999) et les poissons sont plus sensibles aux maladies et éventuellement à la pollution générée par le banc lui-même (McFarland et Moss, 1967; McFarland et Okubo, 1997). **Entre ces tailles extrêmes de bancs, se situe une taille optimale théorique, qui correspond à un compromis entre l'avantage anti-prédateur fourni par le banc et la possibilité qu'a le poisson de se nourrir suffisamment en restant au sein du banc** (Pitcher et Parrish, 1993; Fréon et Misund, 1999; Parrish et Edelstein-Keshet, 1999).

Le leg réalisé autour du DCP hauturier en août 2003 apporte des éléments intéressants sur l'existence potentielle d'une taille optimale et d'une taille maximale de l'agrégation de thons de sub-surface étudiée autour de DCP ancrés en Martinique. Lors de ce leg, la 1<sup>ère</sup> tête du DCP était coulée durant les 2 premières phases diurnes et la seule agrégation de thons observée était localisée autour de la 2<sup>ème</sup> tête. Le maximum de biomasse journalier observé autour de la 2<sup>ème</sup> tête a fluctué entre 15 et 20 tonnes durant les 2 premières phases diurnes échantillonnées (cf. Tableau 69). La 1<sup>ère</sup> tête est remontée en surface au début de la 3<sup>ème</sup> phase nocturne et des agrégations de thons de biomasses équivalentes se sont alors formées autour de chaque tête, portant la biomasse totale au niveau des maxima observés d'avril à août 2003 (27 tonnes). Cette observation semble indiquer que, lorsqu'ils disposent de 2 dispositifs concentrateurs en surface, les thons de sub-surface se répartissent entre les 2 attracteurs.

**Ce comportement pourrait traduire l'existence de phénomènes de densité-dépendance négatifs à l'échelle d'une agrégation, qui réduiraient l'attractivité d'une agrégation à partir d'un certain niveau de biomasse (ici environ 15 tonnes) et pousseraient les thons à rejoindre préférentiellement une agrégation de biomasse plus faible.**

**Le fait qu'aucune agrégation de thons de sub-surface d'une biomasse supérieure à 30 tonnes n'ait été observée au cours des 4 campagnes étudiées pourrait de même indiquer que la taille maximale de l'agrégation de sub-surface autour d'une tête d'un DCP avoisinerait les 30 tonnes.**

Les thons de sub-surface n'ont que peu de prédateurs naturels dans l'écosystème pélagique des Petites Antilles. Nous avons vu qu'ils pourraient de plus se nourrir essentiellement la nuit, lorsqu'ils se dispersent autour des DCP ancrés (cf. § 3.3.5.4 et § 3.2.4.4). Des facteurs limitants autres que le niveau de protection contre les prédateurs et les conditions trophiques au voisinage immédiat du DCP doivent ainsi déterminer les éventuelles tailles maximales et optimales des agrégations de thons de sub-surface autour des DCP ancrés en Martinique. Nous avons vu que la structure et les mouvements de nage des thons au sein de l'agrégation de sub-surface étaient complexes, avec l'utilisation de comportements de nage visant vraisemblablement à économiser de l'énergie (cf. § 3.3.4.4). La structure de l'agrégation est de plus influencée par le courant (cf. § 4.2.2.3). **L'agrégation doit donc faire preuve d'une certaine coordination pour maintenir sa cohésion autour du DCP et le maintien de cette cohésion pourrait n'être possible qu'en deçà d'un certain nombre de poissons agrégés autour de la même tête d'un DCP.** Ce nombre

varierait en fonction des conditions environnementales, et notamment de la vitesse du courant et de l'intensité lumineuse.

#### **4.3.4.4. Comparaison des parcours d'échantillonnage**

D'après les simulations théoriques réalisées par Doonan *et al.* (2003), le meilleur parcours d'échantillonnage pour estimer la densité d'une agrégation localisée et de dimensions réduites serait un parcours en étoile avec 6 branches parcourues une seule fois (type « StarDB3 »). D'après nos résultats, le parcours de type « StarDB3 » fournirait une évaluation de la densité moyenne d'une agrégation de thons de sub-surface avec une variance d'estimation deux fois supérieure à celle obtenue avec le parcours en étoile que nous avons utilisé. Ce type de parcours ne semble donc pas très approprié dans notre cas.

**Malgré leurs bonnes performances en terme de variance d'estimation, les parcours en radiales parallèles que nous avons testés ne sont pas utilisables autour d'un DCP dont la tête se déplace au cours d'une prospection.** Ces parcours ne permettent pas en effet de corriger les effets de la dérive de la tête, car la zone échantillonnée ne reste pas centrée sur le DCP au cours d'une prospection. De plus, les parcours en radiales parallèles nécessitant un effort d'échantillonnage similaire à celui d'une prospection en étoile procurent une description spatio-temporelle moins fine des agrégations situées près de la tête du DCP.

Les parcours en étoile ne permettent pas en revanche d'échantillonner la zone autour du DCP de façon homogène, contrairement à un parcours en radiales parallèles. Nous avons vu cependant au § 4.3.4.2. que l'utilisation des poids de krigeage dans le calcul de la densité moyenne et de la variance d'estimation permettait de compenser le sur-échantillonnage du centre de la zone étudiée.

### 4.3.5. Bilan

- **La distribution spatiale de l'agrégation de thons de sub-surface diurne est remarquablement isotrope.** La standardisation des coordonnées permet de régulariser sa surface de densité. L'agrégation de thons de sub-surface est distribuée en moyenne dans un rayon de 160 m autour de son centre de gravité en coordonnées standardisées.
- La surface de densité moyenne des thons de sub-surface est une propriété émergente, traduisant leurs interactions sociales au sein de l'agrégation. **La régularité de cette surface de densité semble traduire la constance des processus qui régissent son organisation interne.**
- **Un modèle d'advection-diffusion appliqué aux groupes d'animaux a été ajusté sur la densité moyenne des thons de sub-surface, calculée en fonction de la distance au centre de gravité de l'agrégation, afin d'estimer la tendance déterministe d'un modèle de krigeage universel.**
- Le modèle d'advection-diffusion reproduit de façon satisfaisante la distribution moyenne de la densité de l'agrégation de thons de sub-surface à l'échelle macroscopique. Les coefficients d'advection et de diffusion du modèle n'ont pas pu être calculés à l'échelle microscopique, afin de valider la pertinence biologique du modèle.
- Dans le cadre du modèle d'advection-diffusion, l'agrégation moyenne de thons de sub-surface est composée d'une zone très réduite autour du centre de gravité, où les processus diffusifs sont très intenses, et d'une zone périphérique, où les phénomènes advectifs augmentent, jusqu'à atteindre un palier en bordure de l'agrégation.
- **L'utilisation du modèle de krigeage universel permet d'estimer avec une erreur d'estimation moyenne acceptable (30%) la densité diurne de l'agrégation de thons de sub-surface, à partir d'un modèle de variogramme moyen des résidus.** Les poids de krigeage corrigent l'hétérogénéité du plan d'échantillonnage en étoile.
- Les erreurs d'estimation calculées à partir des variogrammes individuels des prospections correspondant aux maxima journaliers de biomasse sont en moyenne moins élevées (26%).
- L'erreur d'estimation de la densité acoustique de l'agrégation de thons de sub-surface est en revanche plus élevée en moyenne (39%), dans le cas de prospections caractérisées par une forte variance zonale et une distribution spatiale très concentrée.
- **Les estimations des biomasses maximales journalières de l'agrégation de thons de sub-surface autour d'un DCP ancré vont de 1 à 30 tonnes, avec une moyenne de 11 tonnes.** L'hypothèse de l'existence de tailles optimales et maximales de l'agrégation a été émise.
- **Le parcours en étoile utilisé lors de nos campagnes apparaît comme le meilleur compromis pour concilier une variance d'estimation réduite, un effort d'échantillonnage modéré, un positionnement précis des observations par rapport à la tête du DCP et une couverture spatiale importante d'agrégations situées près de la tête du DCP.**

## 4.4. Conclusions

L'objectif de ce chapitre était d'évaluer la biomasse maximale journalière des agrégations de thons de sub-surface autour de DCP ancrés ainsi que l'erreur commise lors de cette estimation, au cours de la période avril-août 2003.

Afin d'y parvenir, il est apparu nécessaire de quantifier la variabilité spatiale et temporelle de la distribution de l'agrégation induite par le comportement agrégatif des thons de sub-surface. Cette première étape a ensuite permis d'évaluer par géostatistique la biomasse et l'erreur d'estimation de l'agrégation dans les strates temporelles où la structure de l'agrégation était suffisamment stable. **L'étude du comportement agrégatif des thons de sub-surface était ainsi un préalable incontournable à l'évaluation de leur abondance avec une erreur d'estimation acceptable.**

### 4.4.1. Variabilité temporelle de la surface de densité de l'agrégation de thons de sub-surface

La forme d'une agrégation sociale de poissons pélagiques est une propriété émergente, qui résulte de la somme des réponses des individus de l'agrégation au comportement de leurs voisins et à l'influence de l'environnement (Fréon et Misund, 1999; Parrish et Edelstein-Keshet, 1999). L'analyse de la distribution spatiale de l'agrégation de sub-surface nous a ainsi permis de mettre en évidence des caractéristiques du comportement agrégatif des thons de sub-surface, en relation avec les fluctuations de leur environnement.

La présence d'une agrégation de thons de sub-surface autour des DCP étudiés lors de presque toutes les prospections acoustiques diurnes ou nocturnes souligne tout d'abord l'importance du phénomène d'agrégation des thons de sub-surface autour de DCP ancrés dans l'écosystème pélagique des Petites Antilles. L'agrégation de thons de sub-surface est cependant apparue comme un système dynamique, dont l'abondance globale et la distribution spatiale étaient susceptibles de varier fortement à l'échelle horaire, journalière, inter-journalière et mensuelle.

#### 4.4.1.1. Variabilité à l'échelle horaire

Des modifications de l'extension horizontale de l'agrégation ont été observées à échelle horaire. L'agrégation de thons de sub-surface est de même capable de se concentrer soudainement au cours d'une prospection acoustique, peut-être en réponse à la menace d'un prédateur.

#### 4.4.1.2. Variabilité à l'échelle journalière

**La variabilité de l'agrégation de thons de sub-surface est particulièrement importante à l'échelle nyctémérale.** L'abondance globale de l'agrégation augmente en moyenne à partir de 2h, atteint son maximum vers 10h et diminue ensuite à partir de 14h pour atteindre son minimum nocturne à 0h. Elle varie ainsi en moyenne d'un facteur 4 entre le minimum nocturne et le maximum diurne. L'analyse des courbes d'agrégation géostatistiques a permis de mettre en relation ces variations d'abondance avec des variations concomitantes de la distribution spatiale de l'agrégation. Ces variations simultanées de l'abondance et de la distribution spatiale ont été interprétées au moyen de modèles de stratégies spatiales densité-dépendantes. Le fait que les fluctuations de la surface de densité des thons de sub-surface puissent être utilement interprétées en termes de processus densité-dépendants positifs et négatifs suggère que l'agrégation de thons de sub-surface observée autour des DCP ancrés en Martinique est un système auto-organisé.

Les vitesses de formation et de dispersion de l'agrégation de thons de sub-surface, ainsi que des observations acoustiques qualitatives suggèrent que l'agrégation pourrait se former par l'arrivée progressive de petits groupes de thons. Sa dispersion serait en revanche plus rapide et les thons pourraient quitter le DCP sous la forme d'agrégations plus importantes. Le cycle de l'abondance de l'agrégation ne semble pas directement lié aux fluctuations de l'intensité lumineuse. Nous suggérons que les thons de sub-surface pourraient quitter le DCP pour des motifs trophiques.

#### **4.4.1.3. Variabilité aux échelles inter-journalières et mensuelles**

Nous avons montré que les variabilités de la surface de densité de l'agrégation de thons de sub-surface aux échelles inter-journalières et mensuelles étaient comparables à la variabilité à l'échelle journalière. Cependant, les variations inter-journalières et mensuelles sont apparues comme étant beaucoup moins prévisibles que les variations cycliques journalières de la surface de densité de l'agrégation. Ces fluctuations aux échelles inter-journalière et mensuelle sont vraisemblablement liées à des fluctuations de la richesse trophique de l'environnement local des DCP qui opèrent à des échelles spatiales supérieures à notre échelle d'étude, ce qui explique leur caractère moins prévisible.

Les interactions de l'agrégation de thons de sub-surface avec son environnement avaient été étudiées au chapitre 3 à l'échelle du système [DCP ancré - macronecton - environnement - pêche]. L'étude de la distribution spatiale des thons de sub-surface dans le plan horizontal nous a permis d'aborder les effets de l'environnement à l'échelle plus fine de l'agrégation et de valider et préciser les résultats obtenus précédemment.

#### **4.4.2. Evaluation de la biomasse de l'agrégation de thons de sub-surface et de sa variance d'estimation par krigeage universel**

Après standardisation des densités acoustiques et des coordonnées, la surface de densité moyenne de l'agrégation de thons de sub-surface diurne est apparue comme remarquablement isotrope et régulière. **Cette surface de densité est une propriété émergente, traduisant leurs interactions sociales au sein de l'agrégation. Sa régularité semble traduire la constance des processus qui régissent son organisation interne.**

**L'utilisation d'un modèle basé sur une analogie avec des processus d'advection et de diffusion moléculaire a permis de reproduire la régularité de la densité moyenne des thons de sub-surface, en fonction de la distance au DCP.** Les coefficients d'advection et de diffusion du modèle n'ont pas pu être calculés à l'échelle microscopique afin de valider la pertinence biologique du modèle.

Le modèle d'advection-diffusion a été utilisé afin de modéliser la tendance d'un modèle de krigeage universel. L'ajustement de ce modèle sur les données issues des prospections acoustiques diurnes est acceptable, au regard de la forte variabilité de la surface de densité de l'agrégation de thons de sub-surface mise en évidence précédemment. Cette variabilité importante se traduit par une variance élevée des résidus, causée notamment par les prospections à forte concentration spatiale.

**Le modèle de krigeage universel permet d'estimer la densité acoustique moyenne d'une agrégation de thons de sub-surface observée lors d'une prospection diurne avec une erreur d'estimation moyenne de 30%.** L'erreur d'estimation des maxima de biomasse journaliers est plus faible (26%), car déterminée à partir des variogrammes individuels des prospections. Les estimations de la biomasse maximale journalière de l'agrégation varient de 1 à 30 tonnes, avec une moyenne de 11 tonnes. L'hypothèse de l'existence de tailles optimales et maximales de l'agrégation a été émise.

**Le parcours en étoile utilisé lors de nos campagnes apparaît comme le meilleur compromis pour concilier une variance d'estimation réduite, un effort d'échantillonnage modéré, un positionnement précis des observations par rapport à la**

## **tête du DCP et une couverture spatiale importante d'agrégations situées près de la tête du DCP.**

A l'issue de l'ensemble de ces analyses, le cycle journalier de l'agrégation des thons de sub-surface autour de DCP ancrés apparaît comme un phénomène majeur et récurrent de l'écosystème pélagique des Petites Antilles, se reproduisant relativement indépendamment des fluctuations de l'environnement.

L'agrégation formée par les thons de sub-surface est apparue comme un système dynamique auto-organisé, dont la structure est susceptible de varier fortement aux échelles horaires, journalières, inter-journalières et mensuelles. La surface de densité relative moyenne de cette agrégation dans le plan horizontal est cependant relativement régulière et pourrait être générée par des mécanismes densité-dépendants analogues à des processus d'advection-diffusion.

L'estimation de la biomasse de l'agrégation de thons de sub-surface observée en Martinique est du même ordre de grandeur que la biomasse des agrégations de thons observées en Polynésie Française par Josse *et al.* (2000).

Nous allons récapituler dans le dernier chapitre les résultats obtenus sur le système [DCP ancré - macronecton - environnement - pêche] en Martinique. Nous présenterons ensuite une représentation hiérarchique de la sous-population de thons de sub-surface fréquentant les DCP ancrés autour de la Martinique, vue comme un système ouvert hiérarchisé. Nous identifierons dans cette représentation hiérarchique les processus les plus influents sur la distribution spatiale des thons de sub-surface autour des DCP ancrés, aux différentes échelles que nous avons étudiées.

# CHAPITRE 5. Synthèse et conclusions

## 5.1. Démarche hiérarchique et analyse des systèmes halieutiques

Comme le souligne Maury (1998), les pêcheries sont des systèmes complexes, constitués de nombreux sous-systèmes ou holons en interaction dynamique. Tous les systèmes écologiques sont caractérisés par une distribution spatio-temporelle en agrégats, observable à une multiplicité d'échelles (Levin, 1992). Les espèces, incluant *Homo sapiens*, qui interviennent dans le système vivent de plus dans des « mondes divers » (Frontier *et al.*, 1993), car elles expérimentent l'environnement commun à des échelles différentes (Levin, 1992). Chaque espèce répond ainsi aux fluctuations de l'environnement de façon individuelle (Levin, 1992) et selon une fréquence qui lui est propre (Allen et Starr, 1982).

Ces remarques s'appliquent également au système [DCP ancré - macronecton - environnement - pêche] et les interactions entre les différents holons au sein du système sont donc conditionnées par leur co-occurrence spatio-temporelle (Maury, 1998). Comprendre la dynamique de la répartition des thons de sub-surface au sein du système exige donc de prendre en compte de façon simultanée tous les processus à l'œuvre dans le système et leurs échelles associés (Maury, 1998), ce qui complique singulièrement l'étude d'un tel système. La prise en compte des propriétés des systèmes hiérarchiques (Allen et Starr, 1982; O'Neill *et al.*, 1986; Ahl et Allen, 1996) dans la démarche de l'analyse permet cependant d'isoler conceptuellement les processus opérant à un niveau donné, afin de les modéliser séparément. L'influence des autres niveaux hiérarchiques est alors prise en compte en moyennant les effets des processus du niveau inférieur (i.e. en ne retenant que les détails utiles, cf. Levin, 1991, 1992) et en fixant les effets des niveaux supérieurs (Maury, 1998).

Maury (1998) avait appliqué une telle méthode pour décrire de façon hiérarchique la population d'albacore de l'Atlantique. Il avait ainsi mis en évidence que la distribution spatiale de l'albacore dans l'Atlantique pouvait être expliquée par l'influence de différents types de forçages environnementaux. Ces forçages s'exerçaient à 4 échelles spatio-temporelles différentes allant de l'échelle grossière (10 km) à la méga-échelle (l'ensemble de l'Océan Atlantique tropical) (cf. Figure 18).

Nous avons également abordé l'étude du système [DCP ancré - macronecton - environnement - pêche] sous un angle hiérarchique, mais en appliquant cette méthode à une échelle beaucoup plus réduite. Nous allons récapituler et discuter dans ce chapitre les méthodes et les principaux résultats obtenus à chaque étape de la démarche hiérarchique suivie. Nous présenterons ensuite une représentation schématique de l'organisation spatio-temporelle hiérarchique de la sous-population de thons de sub-surface fréquentant les DCP ancrés en Martinique. Cette représentation est inspirée de celle proposée par Maury (1998) de l'organisation de la population d'albacore de l'Atlantique. Notre représentation concerne les échelles allant du poisson individuel (micro-échelle) à celle de la zone d'attraction d'un DCP (échelle fine). Ces échelles n'ayant pas été abordées par Maury (1998), notre représentation complète sa description hiérarchique d'une population de thons, en mettant en évidence l'importance des effets du comportement agrégatif des thonidés autour des DCP à échelle fine. Nous concluons en évoquant les perspectives qui s'ouvrent à l'issue de nos travaux, en matière d'étude, d'évaluation et de gestion des pêcheries associées aux DCP.

## **5.2. Etude hiérarchique du système [DCP ancré - macronecton - environnement - pêche]**

### **5.2.1. Représentation hiérarchique conceptuelle du système étudié et collecte des données**

#### **5.2.1.1. Echelle d'étude**

L'originalité du système que nous avons étudié repose sur sa très faible extension spatiale, comparée à l'échelle des zones habituellement étudiées en halieutique. L'autre originalité de l'étude est d'avoir réalisé un suivi régulier d'une zone aussi réduite spatialement autour de 2 DCP durant un cycle annuel. Comme nous l'avons vu précédemment, peu d'études quantitatives ont été réalisées à l'échelle d'agrégations de macronecton autour de DCP et elles avaient essentiellement consisté en des prospections acoustiques plus ou moins ponctuelles. Ces observations ponctuelles n'avaient de ce fait pas permis de décrire précisément la dynamique du phénomène d'agrégation à plusieurs échelles temporelles (cf. Depoutot, 1987 ; Josse *et al.*, 2000).

#### **5.2.1.2. Adaptation des dimensions du système DCP**

La représentation conceptuelle hiérarchique du système DCP que nous avons utilisée lors de la conception des campagnes était basée sur la description des agrégations de poissons observées autour de DCP ancrés en Polynésie Française (cf. Josse *et al.*, 2000). Dans ce cadre conceptuel, le système à étudier s'étendait dans un rayon de 1 500 m autour du DCP. Les premières prospections acoustiques ont permis d'observer que l'essentiel de la biomasse de poissons pélagiques était distribué dans un rayon de 400 m autour du DCP, sous la forme d'une agrégation de thons de sub-surface. Nous avons donc réduit le rayon des prospections en étoile, afin d'adapter l'échelle spatio-temporelle des observations à celle de la ressource étudiée.

#### **5.2.1.3. Méthodes d'observation**

- **Echantillonnage acoustique**

Le fait d'utiliser un navire de petite taille et très manœuvrable devenait un atout important pour réaliser des prospections acoustiques à cette échelle spatiale très réduite, qui plus est parmi des bateaux de pêche professionnels en activité. La précision du positionnement GPS commençait cependant à être limitante à cette échelle spatiale très fine.

Un échosondeur scientifique permet d'échantillonner une large gamme d'échelles spatiales avec une résolution élevée (Misund, 1997; Simmonds et MacLennan, 2005). L'échosondeur a ainsi permis d'observer aussi bien des poissons individuels, que des agrégations de macronecton ou des couches de micronecton. La seule adaptation apportée au parcours acoustique en étoile utilisé a été une réduction du rayon des branches. Ce parcours sur-échantillonnait par définition la zone proche de la tête du DCP, ce qui était particulièrement adapté pour obtenir une bonne couverture spatiale de l'agrégation de thons de sub-surface. D'une manière générale, le parcours en étoile utilisé est apparu comme le meilleur compromis pour obtenir un échantillonnage d'une zone toujours centrée sur le DCP, avec une variance d'estimation minimale (cf. § 4.3.3.6). Les dimensions réduites de ce parcours ont de plus permis de répéter les prospections acoustiques à une fréquence élevée au cours de chaque leg.

La durée d'un leg a également été allongée à partir d'août 2003 afin de mieux cerner la variabilité inter-journalière importante de l'agrégation de thons de sub-surface.

**Ces adaptations de la zone spatiale échantillonnée et de la fréquence des observations se sont ainsi révélées essentielles pour mettre en évidence et analyser la variabilité d'un phénomène très dynamique comme l'agrégation des thons de sub-surface autour de DCP ancrés.**

**La forte variabilité inter-journalière de l'abondance globale de l'agrégation de thons de sub-surface impose en effet d'étudier un même DCP ancré sur plusieurs cycles nyctéméraux, afin d'obtenir une estimation représentative de l'abondance moyenne de cette agrégation.**

L'échosondeur vertical et le parcours en étoile utilisés ne permettaient pas, du fait de la géométrie et de l'orientation fixe du faisceau acoustique, d'échantillonner de façon homogène la zone prospectée. L'utilisation d'un transducteur dont l'axe du faisceau acoustique était orientable a permis d'échantillonner le milieu sous un autre angle. L'échantillonnage du milieu avec le faisceau incliné entre 20 et 30° sous la surface a fourni une représentation acoustique complémentaire de la vision des échosondeurs à faisceau acoustique vertical traditionnels. Cet échantillonnage acoustique complémentaire a permis de valider directement l'hypothèse de l'unicité de l'agrégation de thons de sub-surface et de récolter les premières observations acoustiques transversales d'une agrégation de thons. La comparaison de ces observations avec les observations quasi-simultanées de la même agrégation en acoustique verticale pourraient s'avérer utiles pour la mise au point de DCP instrumentés équipés d'échosondeurs autonomes (voir conclusion). La strate de profondeur très superficielle (0-10m) du système DCP n'a pas pu être échantillonnée avec les outils acoustiques employés. L'emploi d'un AUV équipé d'un sondeur vertical dirigé vers la surface ou des méthodes d'observations visuelles couplées à des marquages ultrasoniques (cf. Taquet, 2004) sont manifestement les méthodes à privilégier pour étudier cette strate bathymétrique très superficielle.

- **Identification des détections acoustiques et suivi de l'activité halieutique**

**L'identification des cibles détectées est l'une des principales limitations et l'un des enjeux majeurs de l'acoustique halieutique** (Rose et Leggett, 1988; Horne, 2000; Petitgas *et al.*, 2003; Gauthier et Horne, 2004) Les techniques de pêche traditionnelles ou expérimentales utilisées afin d'identifier les cibles détectées en acoustique ont été globalement peu efficaces à l'échelle d'un leg. Les très faibles captures de thons de sub-surface réalisées de jour par les pêcheurs commerciaux indiquent que les techniques de pêche traditionnelles ne sont pas adaptées pour capturer ces poissons de jour. L'analyse des données de capture expérimentales et commerciales collectées à l'échelle annuelle ont cependant fourni des indications sur la composition des agrégations de poissons observées en acoustique.

**Le suivi de l'activité halieutique artisanale autour des DCP ancrés étudiés s'est en revanche avéré extrêmement difficile.** L'absence d'un système de collecte de statistiques de pêche, le grand nombre d'unités de pêche artisanales susceptibles d'exploiter un même DCP et la multiplicité des points de débarquement ont ainsi constitué des obstacles majeurs. Les données d'effort de pêche et de captures collectées lors des campagnes et les études ponctuelles de la pêcherie DCP réalisées précédemment nous ont cependant permis de caractériser globalement la composition en espèces et classes de taille des captures par engin de la pêcherie associée aux DCP ancrés en Martinique .

**Le système vidéo utilisé a permis d'identifier efficacement les groupes d'espèces présents dans les agrégations observées en acoustique autour des DCP.** Les observations vidéo n'ont cependant pas permis de déterminer la taille et l'espèce exacte des thons observés. Les images récoltées ont de plus fourni des informations précieuses sur l'organisation interne d'une agrégation de thons autour d'un DCP ancré. L'utilisation de

systèmes vidéo plus complexes pourrait permettre d'estimer également la taille des poissons observés.

- **Suivi de l'environnement**

La fréquence des profils CTD a permis de suivre de façon satisfaisante l'évolution des principaux paramètres physico-chimiques de l'environnement.

En ce qui concerne l'environnement biotique des agrégations de macronecton autour des DCP ancrés, les cartes de concentration en *Chl-a* de surface obtenues à partir des images satellitaires de couleur d'eau sont très intéressantes, afin de suivre les incursions des panaches des fleuves amazoniens dans la zone des Petites Antilles. Ces informations synoptiques à méso-échelle permettent de replacer les fluctuations de l'environnement observées au niveau d'un DCP ancré dans le contexte de l'écosystème pélagique régional.

Collecter des données acoustiques sur la structure et de la densité acoustique des couches micronectoniques en réalisant conjointement des traits de chalut mésopélagique à proximité du DCP est une méthode prometteuse, afin de caractériser la richesse trophique de l'environnement du système DCP. Bertrand (1998) a cependant démontré que les biais inhérents à la caractérisation acoustique des couches et à la détermination de leur composition avec un chalut mésopélagique imposaient d'analyser en parallèle les contenus stomacaux des prédateurs apicaux de la zone.

Une caractérisation acoustique de la structure spatiale horizontale des couches diffusantes serait de plus souhaitable dans toute la zone où l'attraction du DCP se fait sentir (environ 10 MN de rayon autour du dispositif, cf. § 1.2.4.1), afin de permettre de préciser l'influence de la richesse trophique locale sur le phénomène d'agrégation autour des DCP.

#### **5.2.1.4. Bilan**

Notre étude démontre qu'il est possible de caractériser à échelle spatio-temporelle fine les compartiments DCP ancré, macronecton et environnement du système, au moyen de méthodes d'observation non intrusives (acoustique, vidéo sous-marine, CTD, courantomètre), combinées à des pêches expérimentales et commerciales. **La présence d'une agrégation de thons de sub-surface autour des DCP étudiés lors de quasiment toutes les campagnes nous a de plus permis d'observer pour la première fois par méthodes acoustiques et optiques la structure et la dynamique d'une agrégation de thonidés dans le milieu naturel.**

L'évaluation des captures globales réalisées par la pêche artisanale au sein du système DCP ancrés apparaît problématique en l'absence de système de collecte de statistiques de pêche.

#### **5.2.1.5. Pré-traitement des données acoustiques**

Un échosondeur scientifique permet de collecter des quantités importantes de données. Ces données doivent cependant subir un prétraitement afin de vérifier leur qualité, définir les limites des objets acoustiques détectés et les allouer à une catégorie associée à un groupe d'espèces et/ou une classe de taille (Simmonds et MacLennan, 2005). **Cette étape implique généralement une validation visuelle (Petitgas et al., 1998) qui la rend très demandeuse en temps.**

Nous avons ainsi utilisé une méthode d'écho-intégration par banc qui a permis d'extraire efficacement les agrégations de macronecton des couches diffusantes souvent denses. Cette méthode nécessite cependant des pré-traitements différents pour étudier la morphologie et la densité des agrégations et une validation visuelle, ce qui a limité le nombre de données analysées. Nous avons cependant montré que l'utilisation de paramètres d'écho-intégration moyens permettait de réduire le temps requis par ce pré-traitement pour

extraire la densité des agrégations de macronecton. L'écho-intégration par bancs a été utilisée pour la première fois sur des agrégations de thons dans le cadre de cette étude et les méthodes de pré-traitements peuvent manifestement être améliorées afin de réduire la phase de validation visuelle.

L'utilisation d'échosondeurs échantillonnant le milieu avec un nombre plus important de fréquences permet également une extraction plus aisée des agrégations de thons des couches diffusantes (E. Josse, comm. pers.). L'augmentation du nombre de fréquences utilisées et le développement de méthodes de traitement adaptées, pourraient ainsi réduire de façon significative la durée du prétraitement des données et améliorer sensiblement la précision de l'identification des cibles directement à partir des données acoustiques (Kloser *et al.*, 2002; Korneliussen et Ona, 2003).

## 5.2.2. Analyse des données : identification et modélisation des phénomènes

### 5.2.2.1. Identification des phénomènes dans le plan vertical à l'échelle du système DCP

Une description globale du système [DCP ancré - macronecton - environnement - pêche] dans le plan vertical, mêlant analyses quantitative et qualitative a permis de caractériser globalement les holons du système et leurs interactions. Les conclusions de cette première analyse ont ensuite été validées quantitativement, à partir des données des quatre premières campagnes.

A l'échelle du système, les différents holons ont d'abord été analysés séparément, comme autant de compartiments différents. L'objectif était de définir une typologie des différents états de chaque holon, i.e. des strates temporelles et/ou spatiales dans lesquelles leurs caractéristiques étaient stables. Il s'agissait également de définir des descripteurs synthétiques des holons décrivant l'environnement, afin de pouvoir étudier simplement leurs interactions avec l'agrégation de thons de sub-surface.

- **Environnement abiotique**

L'analyse par ACR/CKM des descripteurs des profils CTD réalisés au cours d'une année en fonction des effets mois et DCP a mis en évidence l'existence de saisons hydrologiques similaires autour des 2 DCP étudiés. **L'influence des incursions saisonnières des panaches des fleuves amazoniens a été identifiée comme la principale cause de variabilité de l'environnement abiotique des agrégations de macronecton.** Elle a été détectée autour des DCP ancrés en juin/juillet et octobre 2003. L'analyse des profils ADCP n'a pas abouti, confirmant que la fréquence d'acquisition des données courantologiques était trop faible.

- **Environnement biotique**

L'analyse par ACR/CKM des descripteurs acoustiques des couches micronectoniques observées lors des 4 premières campagnes en fonction des effets mois, DCP et classe horaire a montré que les densités micronectoniques les plus fortes avaient été observées en avril/mai et août 2003. **L'abondance maximale de micronecton a donc été observée avant et après la période durant laquelle l'influence du panache de l'Amazone était la plus forte.** Les couches micronectoniques étaient relativement stables autour des DCP étudiés pendant au moins une dizaine d'heures.

- **Activité halieutique**

Une CKM a mis en évidence une stratification bathymétrique des tailles et espèces dans les captures des pêches commerciales et expérimentales autour des DCP ancrés en Martinique.

**Les thonidés de petite taille (taille moyenne : 30 cm LF) pêchés en surface dominant les effectifs des captures et les grands prédateurs apicaux pêchés en sub-surface dominant la biomasse débarquée. Les thonidés de taille moyenne (taille moyenne 58 cm LF) représentent une portion mineure des captures en termes d'effectif et de biomasse. Ils sont composés majoritairement de thons noirs, mélangés à des albacores et des listaos.**

Un comportement alimentaire majoritairement nocturne des thons de taille moyenne se dessine à l'issue de l'analyse de la distribution temporelle des captures.

- **Macronecton**

L'analyse par ACR/CKM des descripteurs acoustiques des agrégations de macronecton observées lors des 4 premières campagnes en fonction des effets mois, DCP et classe horaire a confirmé l'existence de deux types d'agrégations stratifiées verticalement autour des DCP ancrés : une grande agrégation de sub-surface et une petite agrégation de surface. La même analyse par ACR/CKM des descripteurs des agrégations de thons de sub-surface a mis en évidence :

- **des agrégations de sub-surface diurnes de type 1** aux dimensions et à la biomasse importante (largeur moyenne : 130 m ; hauteur moyenne : 65 m) ;
- **des agrégations de sub-surface diurnes de type 2** plus denses, de dimensions plus réduites et proches de la surface (largeur moyenne : 70 m ; hauteur moyenne : 35 m) ;
- **des agrégations de sub-surface nocturnes** peu denses et de faibles dimensions (largeur moyenne : 70 m ; hauteur moyenne : 45 m).

La classification par régression en arbre des cibles individuelles du macronecton dispersé enregistrées au cours de toutes les campagnes a mis en évidence la présence de poissons de petite taille en surface et de poissons de taille moyenne au-dessous de 50 m de profondeur. Les enregistrements vidéo ont montré que les petits poissons de surface étaient essentiellement de petits carangidés et que les poissons de taille moyenne étaient les thons de taille moyenne minoritaires dans les captures.

**La comparaison des distributions spatiales du macronecton agrégé et dispersé a montré que les agrégations de sub-surface étaient composées de thons de taille moyenne et l'agrégation de surface de carangidés éventuellement mélangés à des thons de petite taille. La limite entre les agrégations de surface et de sub-surface est apparue relativement floue.**

L'agrégation de thons de sub-surface était composée d'un noyau central dense et d'une zone périphérique plus diffuse caractérisée par des mouvements verticaux importants des poissons. Cette hétérogénéité interne de l'agrégation de thons de sub-surface a été mise en relation avec des phénomènes d'immigration/émigration qui maintiendraient en partie de façon dynamique la structure de l'agrégation.

- **Relations entre l'agrégation de thons de sub-surface et son environnement**

Une analyse par ACR/CKM des descripteurs acoustiques des agrégations de thons de sub-surface en fonction des descripteurs synthétiques de leur environnement biotique et

abiotique a été réalisée, afin de tester les relations entre les agrégations et leur environnement.

**Cette analyse a révélé que l'abondance globale et les dimensions de l'agrégation de thons de sub-surface étaient généralement plus importantes en milieu de phase diurne et/ou lorsque la densité moyenne des couches micronectoniques diurnes observées au cours du leg était élevée.** Les effets sur les descripteurs des agrégations de thons de sub-surface des variations mensuelles de la densité des couches micronectoniques et l'effet du cycle nyctéméral étaient équivalents dans cette analyse.

**Ce résultat met en évidence les effets combinés de la richesse trophique autour du DCP et du cycle nyctéméral sur les agrégations de thons de sub-surface.**

- **Bilan**

Les Analyses Canoniques de Redondance associées à des Classification K-means ont démontré leur efficacité pour définir une typologie des holons de l'environnement et des agrégations de thons de sub-surface. Une ACR/CKM a également été utilisée avec succès afin de tester les effets des variables synthétiques de l'environnement sur les descripteurs de l'agrégation de thons de sub-surface. Les modèles de régression en arbre ont donné de bons résultats pour classer les TS de macronecton.

Une nouvelle représentation hiérarchique du système [DCP ancré - macronecton - environnement - pêche] a été proposée sur la base du résultat de ces analyses des observations *in-situ* (Figure 40). **L'agrégation des thons de sub-surface a été identifiée comme le phénomène majeur dans le système étudié.**

#### **5.2.2.2. Modélisation de la distribution spatiale de l'agrégation de thons de sub-surface dans le plan horizontal**

Nous avons réduit l'échelle spatiale d'étude dans ce dernier chapitre en nous focalisant sur l'agrégation de thons de sub-surface. L'objectif principal était d'évaluer par méthodes géostatistiques les maxima de biomasse journaliers de l'agrégation de thons de sub-surface et l'erreur d'interpolation spatiale commise dans le plan horizontal lors de cette évaluation. Nous nous sommes donc intéressés à la distribution spatiale dans le plan horizontal de l'agrégation. De nombreuses méthodes d'analyse spatiale ont été utilisées en halieutique (cf. Lanco Bertrand, 2005 pour une revue), mais généralement à des échelles spatiales supérieures ou égales à la dizaine de kilomètres (échelle grossière). L'originalité de notre approche a consisté à appliquer deux méthodes géostatistiques, les courbes d'agrégation et le krigeage universel, à l'échelle fine du système [DCP ancré - macronecton - environnement - pêche].

- **Modélisation de la variabilité temporelle de la surface de densité de l'agrégation de thons de sub-surface**

Les dynamiques temporelles de cette distribution spatiale ont été synthétisées au moyen de courbes d'agrégation géostatistiques, calculées par classes horaires et par legs. Ces courbes ont permis de mettre en relation les variations de la surface de densité de l'agrégation de thons de sub-surface et son abondance globale au cours d'un cycle nyctéméral et d'un mois à l'autre autour des 2 DCP. Une agrégation sociale de poissons peut être décrite comme un système auto-organisé sous l'effet de phénomènes densités dépendants positifs et négatifs (Deneubourg et Goss, 1989; Parrish et Edelman-Keshet, 1999). Les variations temporelles des courbes d'agrégation géostatistiques de la surface de densité de l'agrégation de thons de sub-surface ont ainsi été interprétées au moyen de modèles décrivant des dynamiques spatiales densité-dépendantes.

**Le fait que la formation d'une agrégation de thons en sub-surface diurne ait été observée autour de DCP ancrés lors de toutes les campagnes dénote la constance et**

**donc l'importance du phénomène d'agrégation des thons de sub-surface autour des DCP ancrés.**

**L'agrégation de thons de sub-surface est cependant un système dynamique, susceptible de varier fortement aux échelles journalière, inter-journalière et mensuelle.** Comme pour les analyses de la structure verticale de l'agrégation, les ordres de grandeur des variations de la structure spatiale de l'agrégation dans le plan horizontal étaient similaires aux échelles journalières et mensuelles. L'ordre de grandeur des variations inter-journalières de la surface de densité de l'agrégation était légèrement inférieur à celui des variations journalières et mensuelles.

La surface de la zone de distribution moyenne de l'agrégation de thons de sub-surface était maximale de 2h à 18h et minimale de 18h à 2h. Son abondance globale augmentait en moyenne de 2h à 10h puis diminuait à partir de 14h jusqu'à atteindre son niveau minimum nocturne vers 18h.

Des différences de durée et de dynamique spatiale ont été observées entre les phases de concentration et de dispersion des thons de sub-surface autour d'un DCP. Ces différences pourraient s'expliquer par le fait que les thons s'agrègent autour du DCP de façon progressive sous la forme de petits groupes et se dispersent plus rapidement sous la forme de groupes de tailles plus importantes.

- **Modélisation de la surface de densité moyenne de l'agrégation de thons de sub-surface et estimation de sa biomasse**

La surface de densité des agrégations de thons de sub-surface diurnes a été standardisée et moyennée dans sa zone de distribution (zone de 160 m de rayon autour du centre de gravité). **La distribution standardisée de la densité acoustique moyenne diurne des thons de sub-surface était remarquablement isotrope et régulière.** Cette surface de densité est une propriété émergente, traduisant les interactions sociales des thons de sub-surface au sein de l'agrégation. Sa régularité semble traduire la constance des processus qui régissent son organisation interne.

La surface de densité moyenne diurne a été modélisée de façon satisfaisante au moyen d'une équation d'advection-diffusion appliquée aux groupes d'animaux. Les processus régissant l'organisation interne de l'agrégation pourraient donc être analogues au niveau macroscopique à des processus d'advection et de diffusion.

La surface de densité moyenne estimée avec le modèle d'advection diffusion a été utilisée dans un modèle de krigeage universel, afin d'évaluer la densité de l'agrégation de thons de sub-surface diurne et son erreur d'estimation. Le modèle de krigeage universel a permis d'estimer la densité acoustique moyenne d'une agrégation de thons de sub-surface observée lors d'une prospection diurne avec une erreur d'estimation moyenne de 30%. L'erreur d'estimation des maxima de biomasse journaliers est plus faible (26%), car déterminée à partir des variogrammes individuels des prospections. Les estimations de la biomasse maximale journalière de l'agrégation varient de 1 à 30 tonnes avec une moyenne de 11 tonnes. L'hypothèse de l'existence de tailles optimales et maximales de l'agrégation a été émise.

### **5.2.2.3. Discussion**

- **Démarche de l'analyse**

Les observations sur les différents holons du système ayant été récoltées dans le temps de façon discrète, la première étape de l'analyse du système a consisté à regrouper les observations discrètes de chaque holon dans des strates temporelles et/ou spatiales plus larges, afin d'établir des typologies. Cette étape a permis d'identifier des caractéristiques moyennes de chaque holon, en négligeant les détails inutiles (i.e. le bruit, cf. Levin, 1991,

1992) contenu dans les observations. Le temps a également été traité de façon discrète, en définissant des strates temporelles. Les interactions ou échanges d'information entre le principal holon de macronecton et les holons de l'environnement ont été étudiés à l'échelle du système. L'analyse de la variabilité temporelle de la surface de densité de l'agrégation de thons de sub-surface dans le plan horizontal a également été réalisée avec cette approche discrète, en comparant les distributions de divers descripteurs au sein de strates temporelles.

Une approche continue est apparue plus appropriée pour modéliser la surface moyenne de densité de l'agrégation de thons de sub-surface à échelle fine, avec l'utilisation d'un modèle d'advection-diffusion. Ce modèle permet de prédire la densité de thons de sub-surface de façon continue dans l'espace, en fonction de la distance au centre de gravité de l'agrégation.

- **Cohérence des résultats**

La cohérence entre les descriptions de l'agrégation de thons de sub-surface dans le plan vertical et le plan horizontal est bonne.

Dans les deux cas, les variabilités de la structure et de la densité de l'agrégation de thons de sub-surface, aux échelles journalières et mensuelles, sont équivalentes. L'étude de l'agrégation dans le plan horizontal a permis de préciser les résultats obtenus dans le plan vertical, notamment en ce qui concerne l'influence du courant et la variabilité inter-journalière de l'agrégation.

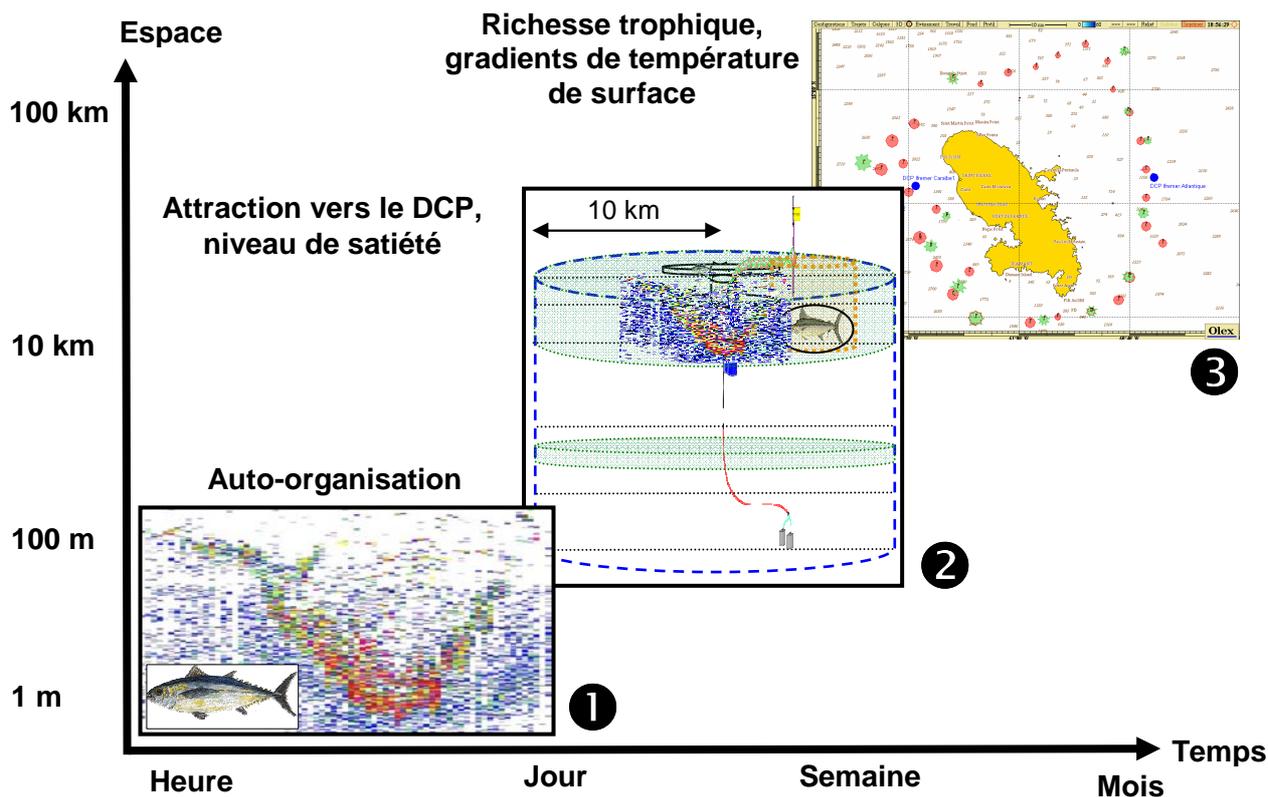
L'existence au sein de l'agrégation de thons de sub-surface d'un noyau plus dense, entouré d'une zone périphérique plus diffuse, a été mise en évidence dans le plan vertical. Cette hétérogénéité de la densité interne de l'agrégation est confirmée dans le plan horizontal. Le modèle d'advection-diffusion suggère de plus que ces différences de densité pourraient être causées par des comportements de nage différents. Les observations vidéo sous-marines vont dans le sens de cette hypothèse.

Les distances moyennes du barycentre de l'agrégation au DCP estimées dans le plan vertical et le plan horizontal divergent en revanche largement. La distance du barycentre de l'agrégation au DCP estimée à partir des sections verticales d'agrégations est ainsi près de deux fois supérieure à la distance moyenne du centre de gravité de l'agrégation au DCP estimée dans le plan horizontal. La position du barycentre d'une agrégation observée lors d'un parcours en étoile a été calculée dans le plan vertical en moyennant les positions des barycentres des sections verticales de l'agrégation. Cette méthode est vraisemblablement moins précise que le calcul de la position du centre de gravité de l'agrégation à partir des densités acoustiques de thons de sub-surface attribuées aux cellules d'une grille dans le plan horizontal. La distance du centre de gravité de l'agrégation au DCP estimée dans le plan horizontal est donc manifestement plus proche de la réalité.

D'une manière générale, la méthode qui consiste à moyennner les descripteurs des sections verticales de l'agrégation de thons de sub-surface obtenus successivement au cours d'un parcours en étoile ne fournit qu'un ordre de grandeur des caractéristiques de l'agrégation. Cette méthode pourrait être améliorée pour prendre en compte l'anisotropie de sa distribution spatiale, mise en évidence dans le plan horizontal.

### **5.2.3. Synthèse : la sous-population de thons de sub-surface fréquentant les DCP ancrés en Martinique vue comme un système ouvert hiérarchiquement organisé**

Les observations que nous avons réalisées, de l'échelle d'un thon de sub-surface individuel, à celle des 2 DCP étudiés, nous permettent de proposer une représentation hiérarchique de la sous-population des thons de sub-surface fréquentant les DCP ancrés en Martinique (Figure 132).



**Figure 132. Représentation schématique de l'organisation spatio-temporelle hiérarchique de la sous-population de thons de sub-surface fréquentant les DCP ancrés en Martinique. Les processus influençant majoritairement la distribution des thons de sub-surface sont indiqués à chaque niveau. Le niveau 3 correspond à la répartition des thons autour de la Martinique, le niveau 2 à la répartition dans le rayon d'attraction d'un DCP ancré, le niveau 1 à leur répartition au sein d'une agrégation de thons de sub-surface.**

Cette représentation s'inspire de la représentation hiérarchique de la population d'albacore de l'Atlantique proposée par Maury (1998) (cf. Figure 18). Elle est valable pour la zone de sub-surface dans laquelle les thons sont dans les limites de leur domaine de confort physiologique : l'influence de la profondeur sur la distribution des thons n'est donc pas considérée ici. Cette représentation concerne essentiellement l'échelle spatiale fine que n'a pas abordée Maury (1998) (niveau 1 et 2). Le niveau 3 est cependant identique au niveau « concentration » de la représentation de Maury (1998). D'après l'analogie thermodynamique employée par cet auteur, la sous-population considérée est un système « ouvert », car sa configuration spatiale ne peut être comprise sans les informations structurantes émanant de son environnement. A chacun des niveaux sont associés des processus qui déterminent majoritairement la distribution des thons de sub-surface (Figure 132).

### **5.2.3.1. Niveau 1 : échelle de l'agrégation**

Nous considérons à cette échelle fine la distribution des thons individuels au sein d'une agrégation de sub-surface. L'échelle temporelle correspond donc à la durée de « vie » de l'agrégation. Nous avons considéré ici que la durée de vie d'une agrégation de thons de sub-surface était un cycle nyctéméral de minuit à minuit. Un thon peut rester associé plus de 24h autour d'un DCP ancré (Musyl *et al.*, 2003; Girard *et al.*, 2004; Ohta et Kakuma, 2005), mais nous avons supposé qu'il faisait alors partie d'une nouvelle agrégation. L'échelle spatiale va de 1 m à la zone de distribution de l'agrégation (une centaine de mètres).

L'hétérogénéité interne de l'agrégation de thons de sub-surface est manifestement induite par de nombreux mécanismes microscopiques, dont la description détaillée n'est pas nécessaire à l'échelle de l'agrégation à laquelle nous avons travaillé. Nos observations ont montré que ces comportements microscopiques pouvaient être décrits utilement à l'échelle de l'agrégation en termes de processus densité-dépendants négatifs et positifs. Les réponses combinées de ces processus densité-dépendants à l'influence de l'environnement (courant, intensité lumineuse) et aux fluctuations de l'abondance globale de l'agrégation aboutirait à la structure auto-organisée de l'agrégation. Nous avons donc considéré dans notre représentation que la distribution des thons de sub-surface au sein de l'agrégation dépendait donc directement de ce processus d'auto-organisation.

Un premier modèle de la distribution spatiale unidimensionnelle des thons de sub-surface en fonction de la distance au centre de gravité d'une agrégation diurne stationnaire a été proposé. Ce modèle, basé sur des processus d'advection et de diffusion densité-dépendants, reproduit de façon satisfaisante la distribution spatiale standardisée de la densité moyenne des thons de sub-surface diurne. Ce bon ajustement du modèle indique que des phénomènes densité-dépendants analogues à la diffusion et à l'advection pourraient être à l'origine de la distribution des thons de sub-surface au sein de l'agrégation lors de la phase diurne.

#### **5.2.3.2. Niveau 2 : échelle de la zone d'attraction autour du DCP**

A cette échelle, nous considérons les thons de sub-surface qui se trouvent à une distance du DCP qui leur permet de détecter le dispositif (i.e. jusqu'à environ 10 km, cf. § 1.2.4.1).

Nous avons observé une agrégation de thons de sub-surface autour du DCP lors de presque toutes les prospections de jour et durant 75 % des phases nocturnes échantillonnées. Cette agrégation a été observée autour du DCP lorsqu'une, voire les deux têtes du dispositif, étaient immergées jusqu'à 150 m de profondeur sous l'effet de forts courants et malgré les modifications brutales de l'environnement pélagique local (incursion des panaches des fleuves amazoniens dans la zone. L'effet d'attraction du DCP sur les thons de sub-surface apparaît donc comme très puissant et relativement indépendant des conditions hydrologiques dans la zone considérée. **Nous considérons donc que l'une des causes de la variation de la distribution des thons dans la zone où le DCP est détectable par un thon est l'attraction qu'exerce le dispositif.** Cette attraction semble cependant diminuer lorsque l'abondance de thons dépasse un certain seuil (cf. § 4.3.4.3).

Des variations importantes de la structure et de la densité des agrégations de sub-surface ont de plus été observées lors de nos campagnes autour de DCP, notamment à l'échelle journalière et inter-journalière. Nous avons émis l'hypothèse que ces variations étaient dues à des excursions ou migrations trophiques des thons autour du DCP. L'état physiologique des poissons influe donc vraisemblablement sur la proportion de poissons concentrés autour du DCP et la proportion de poissons en recherche de nourriture autour du dispositif (cf. Dagorn *et al.*, 2000). La distribution spatiale des thons de sub-surface dans la zone d'attraction du DCP dépendrait donc également du niveau de satiété des poissons. La faim aurait donc une action opposée à celle du comportement agrégatif, en forçant les poissons à quitter la zone proche du DCP.

Cette interprétation indique que l'hypothèse du « piège écologique », selon laquelle des thons pourraient être piégés autour de DCP dérivants dans des zones défavorables de faible richesse trophique (Marsac *et al.*, 2000), ne s'applique pas aux thons de sub-surface agrégés autour de DCP ancrés. Nos observations démontrent en effet que l'abondance globale de l'agrégation de thons de sub-surface est très variable aux échelles journalière, inter-journalière et mensuelle. Cette forte variabilité indique que le taux de renouvellement des poissons est important et que les thons ne sont pas « piégés » autour d'un dispositif. Nos observations confirment en cela l'hypothèse de Girard *et al.* (2004) qui considèrent que

la structure d'une agrégation de thons autour d'un DCP résulte en partie de l'équilibre entre des flux de poissons entrant et sortant.

### **5.2.3.3. Niveau 3 : environnement pélagique autour de la Martinique**

A cette méso-échelle spatiale, la présence des thons semble influencée par les caractéristiques hydrologiques et biologiques du milieu qui concentrent les animaux. Parmi elle, la concentration locale de nourriture est fondamentale (Sund *et al.*, 1981; Bertrand, 1998; Maury, 1998). Le gradient de température de surface pourrait également influencer la distribution des thons à cette échelle (Maury, 1998).

Nous n'avons pas abordé directement cette échelle dans notre étude. Cependant, l'abondance de l'agrégation de thons de sub-surface que nous avons observée autour des DCP ancrés en Martinique était corrélée avec la richesse trophique moyenne estimée au cours d'un leg dans le voisinage très proche du DCP. Il semble donc que les DCP ancrés situés dans des zones tropicales riches attirent d'avantage de thons ou que le temps de résidence de ces poissons augmente, comme cela avait été suggéré par Schaeffer et Fuller (2005), Musyl *et al.* (2003), Dagorn et Fréon (1999) et Dagorn *et al.* (2000). Ce résultat confirme que les DCP ancrés ne sont pas des pièges écologiques pour les thons de sub-surface.

Des études à l'échelle spatiale plus large (au moins la zone d'attraction du DCP) sont nécessaires pour approfondir cette relation entre l'abondance locale des thons agrégés autour d'un DCP d'une part et la richesse trophique et l'abondance globale des thons dans l'environnement du dispositif d'autre part.

### **5.2.3.4. Relations entre les niveaux hiérarchiques**

**La dynamique et la distribution complexe des thons de sub-surface autour des DCP étudiés, résultent de la superposition des différents processus que nous avons identifiés aux différentes échelles. Dans la représentation que nous proposons, ces processus sont comportementaux (auto-organisation, agrégation, nutrition...) aux échelles fines (niveaux 1 et 2) et environnementaux aux niveaux hiérarchiques plus élevés (niveau 3 et supérieurs décrits par Maury, 1998).**

Cette prédominance de l'influence des phénomènes comportementaux aux niveaux inférieurs et des processus environnementaux aux échelles supérieures sur la distribution de populations d'organismes marins a été mise en évidence précédemment pour le krill en Antarctique (Levin, 1992) et proposée pour expliquer l'existence de clusters de bancs et de clusters de clusters dans le cas des petits poissons pélagiques dans le Golfe de Gascogne (Petitgas, 2000; Petitgas, 2003).

Les relations entre les différents processus sont cependant complexes. Dans notre représentation du système, le comportement agrégatif vis-à-vis du DCP tend à augmenter l'abondance globale de l'agrégation de thons de sub-surface, alors que les besoins alimentaires des thons les poussent à quitter l'agrégation. L'hétérogénéité spatiale et temporelle de l'environnement hydro-biologique aux environs du DCP conditionne le succès des excursions alimentaires des thons et influence ainsi en retour la dynamique de l'agrégation de thons de sub-surface.

De plus, même si les effets des fluctuations de l'environnement ne conditionnent pas directement la distribution spatiale des thons de sub-surface aux niveaux hiérarchiques inférieurs, certains paramètres environnementaux ont des effets indirects. Ainsi la diminution de l'intensité lumineuse au coucher du soleil ne semble pas responsable de la dispersion de l'agrégation de thons de sub-surface qui commence dans l'après-midi (cf. § 4.2.2.4). Cependant la phase nocturne coïncide avec la remontée de couches diffusantes profonde en surface, ce qui représente un enrichissement considérable du milieu, dont les thons de sub-surface peuvent bénéficier lors de leurs excursions alimentaires.

Notre représentation hiérarchique de la sous-population de thons de sub-surface fréquentant les DCP ancrés en Martinique repose sur l'hypothèse que les thons de sub-surface se nourrissent essentiellement la nuit autour des DCP. Cette hypothèse est basée sur un faisceau de résultats convergents (dynamique agrégative, distribution temporelle des captures expérimentales et commerciales, observations vidéo sous-marines) mais nécessite d'être confirmée par une analyse du comportement trophique des thons de sub-surface autour de DCP ancrés en Martinique.

### 5.3. Conclusions et perspectives

Les travaux précurseurs menés à l'échelle des agrégations de poissons autour de DCP ancrés (Depoutot, 1987 ; Josse *et al.*, 2000) s'étaient concentrés sur la mise au point de méthodes acoustiques, permettant d'observer des agrégations de grands poissons pélagiques. Dans notre approche écosystémique de la pêche associée aux DCP ancrés en Martinique, nous avons abordé globalement le système [DCP ancré - macronecton - environnement - pêche]. Nous avons ainsi recueilli des informations sur chacun de ses éléments, afin d'étudier leurs interactions. Nous avons de plus cherché à évaluer l'incertitude de nos estimations de l'abondance des ressources halieutiques présentes autour des DCP ancrés, conformément au principe de précaution, au cœur de l'approche écosystémique des pêches (FAO, 1995).

Une part importante de ce travail a donc consisté à mettre au point des méthodes d'observation et de traitement des données collectées à l'échelle spatiale fine et peu étudiée d'un système DCP. L'approche hiérarchique que nous avons adoptée comme cadre conceptuel s'est révélée très intéressante pour concevoir, mettre en œuvre et analyser les résultats de l'observation *in-situ* du système complexe [DCP ancré - macronecton - environnement - pêche]. Les résultats obtenus démontrent qu'il est possible d'étudier, en relation avec l'environnement biotique et abiotique local, la dynamique d'une agrégation de sub-surface de thonidés concentrée autour d'un DCP ancré, en combinant des méthodes hydro-acoustiques actives, optiques et halieutiques. L'emploi de méthodes géostatistiques, utilisées jusqu'alors en halieutique pour estimer l'abondance de stocks ou sub-stocks, nous a permis d'évaluer pour la première fois la biomasse d'une agrégation de thonidés et l'erreur d'estimation associée.

**Notre étude démontre ainsi que les DCP ancrés constituent des observatoires océaniques adaptés pour évaluer la biomasse et étudier le comportement agrégatif de grands poissons pélagiques très mobiles tels les thons, en relation avec les fluctuations de leur environnement local.**

**Les méthodes développées dans le cadre de cette thèse pourraient être adaptées à l'étude d'agrégation de thons autour de DCP dérivants ou de monts sous-marins.**

Nos analyses suggèrent de plus que les DCP ancrés situés dans les zones où la richesse trophique est la plus importante concentrent d'avantage de thons de sub-surface. Les thons étant préférentiellement distribués à méso-échelle dans les zones où leurs proies sont les plus abondantes (Sund *et al.*, 1981; Bertrand, 1998; Maury, 1998), ce résultat permet d'envisager l'utilisation des estimations d'abondance de thonidés réalisées localement autour de DCP, afin d'estimer l'abondance globale des thonidés à méso-échelle. On pourrait ainsi envisager le déploiement, à l'échelle d'un écosystème pélagique, d'un réseau de bouées télé-opérées équipées d'appareils acoustiques. **La combinaison des estimations d'abondance de thonidés réalisées localement autour de ces bouées instrumentées pourrait ainsi permettre d'estimer directement l'abondance de la fraction agrégée des thonidés à l'échelle d'un écosystème pélagique. Cet indice d'abondance direct pourrait ensuite être utilisé afin d'évaluer et de gérer de façon plus adéquate les stocks de thonidés exploités autour de DCP.** L'étude *in-situ* de l'évolution

conjointe de la biomasse de thons agrégés autour d'un DCP ancré et de la richesse trophique dans la zone d'attraction du DCP permettrait de valider cette possibilité d'évaluer le global à partir du local.

La biomasse maximale de thons de sub-surface concentrés quotidiennement autour d'un DCP ancré en Martinique a été estimée en moyenne à 11 tonnes (écart-type : 3 tonnes). Cette biomasse représente manifestement l'essentiel de la biomasse de grands poissons pélagiques agrégée autour d'un dispositif. **Cette ressource abondante de thonidés en majorité adultes est actuellement quasi-inexploitée autour des DCP ancrés par les pêcheurs professionnels martiniquais.** On peut raisonnablement estimer que de telles concentrations de thons de sub-surface doivent également exister autour des DCP ancrés actuellement déployés autour des autres îles des Petites Antilles.

L'exploitation halieutique par les pêcheurs artisans des Petites Antilles de cette ressource abondante, proche des côtes et a priori actuellement peu exploitée, pourrait constituer un apport alimentaire très important et durable pour les populations de l'archipel. Il conviendrait pour cela de mettre au point de nouvelles techniques de ligne, pouvant être facilement mises en œuvre à partir des embarcations des pêcheurs artisans de la zone des Petites Antilles. Des techniques développées spécifiquement pour capturer des thons similaires aux thons de sub-surface observés en Martinique sont notamment utilisées autour de DCP ancrés à Hawaii (K. N. Holland, comm. pers.) et pourraient être adaptées aux Petites Antilles.

**L'évaluation annuelle de l'état du stock régional de thon noir, qui est l'espèce observée majoritaire au sein des agrégations de thons de sub-surface en Martinique, est de plus un préalable nécessaire à l'exploitation de cette ressource nouvelle autour des DCP ancrés aux Petites Antilles.** Cette évaluation nécessiterait un suivi des captures de thons noirs réalisées dans chaque île des Petites Antilles exploitant ce stock commun. Notre estimation de la biomasse maximale de thons de sub-surface concentrés quotidiennement en moyenne autour d'un DCP ancré peut d'ores et déjà permettre d'envisager aux Petites Antilles une gestion des pêcheries de thons de sub-surface autour de DCP ancrés, basée sur l'adéquation entre le nombre de DCP déployés et le nombre de pêcheurs susceptibles de les exploiter.

**Nos observations ont confirmé l'attraction très forte qu'exercent les DCP ancrés sur les thonidés. L'abondance et la structure de l'agrégation de thons de sub-surface que nous avons étudiée autour d'un DCP ancré en Martinique étaient cependant susceptibles de varier fortement de l'échelle horaire à l'échelle mensuelle.** Une agrégation de thons de sub-surface apparaît donc comme un système dont la structure est maintenue en partie de façon dynamique par des flux de poissons entrants et sortants. Les méthodes d'observation employées ne nous ont cependant pas permis d'appréhender de façon satisfaisante ces phénomènes très dynamiques d'émigration et d'immigration de poissons dans la zone étudiée.

Nous avons proposé sur la base de nos résultats une représentation hiérarchique de la distribution spatiale d'une sous-population de thons de la micro à la méso-échelle. **Nous suggérons que la distribution spatiale des thons est déterminée principalement à l'échelle fine (100m-1km) et à l'échelle grossière (1-10 km) par des processus comportementaux (auto-organisation, agrégation, nutrition) et par des processus environnementaux à échelle plus large.** Une amélioration des connaissances sur le comportement alimentaire des grands poissons pélagiques autour de DCP est néanmoins nécessaire afin de valider cette hypothèse.

Cette représentation hiérarchique pourrait servir de cadre théorique à l'élaboration d'un modèle visant à étudier la distribution spatiale à méso-échelle de thons dans un réseau

de DCP ancrés et l'influence de l'activité halieutique. Le bon ajustement du modèle d'advection-diffusion que nous avons développé à échelle fine pour modéliser la distribution spatiale des thons de sub-surface au sein de l'agrégation indique que l'emploi d'un modèle continu de type advection-diffusion-réaction pourrait être intéressant (cf. Maury, 1998). Ce modèle pourrait être utilisé afin de tester l'influence du nombre de DCP déployés et l'impact de la pêche et des mesures de gestion sur le sub-stock exploité.

La présence d'une agrégation de thons de sub-surface autour des DCP ancrés lors de la majorité de nos prospections acoustiques nous a permis de constituer une base de données très importante d'observations acoustiques de cette agrégation de thons de sub-surface. Cette base de données pourrait être utilisée pour valider les sorties de ce modèle.

Notre étude a souligné l'importance du phénomène d'agrégation des thonidés autour de DCP ancrés. Une meilleure compréhension de ce phénomène est nécessaire pour envisager une exploitation durable des ressources de grands pélagiques autour de DCP ancrés. Nos travaux ont montré que l'effet attractif des DCP vis-à-vis des grands poissons pélagique pouvait également être utilisé à des fins scientifiques, afin de mieux comprendre et évaluer l'impact de l'utilisation halieutique de ces dispositifs. A l'inverse de la situation des pêcheries industrielles à la senne autour de DCP dérivants, l'essentiel de la biomasse de grands poissons pélagiques concentrée autour des DCP ancrés en Martinique est inexploitée par les pêcheurs locaux. Si l'agrégation des thons de sub-surface autour de DCP procure effectivement un avantage évolutif à ces animaux (cf. hypothèse du point de rencontre), le déploiement de DCP ancrés en Martinique pourrait même actuellement profiter aux thons de sub-surface...

Nous formulons donc le souhait que les méthodes et résultats issus de cette thèse puissent contribuer à la mise en place de modes de gestion durables des stocks de ces magnifiques animaux que sont les grands poissons pélagiques.

Alors seulement pourrons-nous faire nôtre la devise des derniers trappeurs du grand Nord : « **Take away, but don't endanger** » (Norman Winther).



## Références bibliographiques

- Aguirre-Hernandez, E., Gaxiola-Castro, G., Najera-Martinez, S., Baumgartner, T., Kahru, M. et Mitchell, B. G., 2004. Phytoplankton absorption, photosynthetic parameters, and primary production off Baja California: summer and autumn 1998. *Deep Sea Res.* 51: 6-9.
- Ahl, V. et Allen, T. F. H., 1996. *Hierarchy Theory: a Vision, Vocabulary and Epistemology*. New York, Columbia University Press, 206p.
- Akaike, A., 1974. A new look at the statistical model identification. *IEEE (Inst Electr Electron Eng) Trans Automatic Control AC 19*: 716–723.
- Aksland, M., 1986. Estimating numbers of pelagic fish by echo integration. *ICES J. Mar. Sci.* 43(1): 7-25.
- Allen, T. F. H., 1987. Hierarchical complexity in ecology: a non-euclidean conception of the data space. *Vegetatio* 69: 17-25.
- Allen, T. F. H. et Hoekstra, T. W., 1992. *Toward a Unified Ecology. Complexity in Ecological Systems Series*. New York, Columbia University Press, 384p.
- Allen, T. F. H. et Starr, T. B., 1982. *Hierarchy perspectives for ecological complexity*. Chicago, Univ. Of Chicago.
- Alverson, F. G., 1963. The food of yellowfin and skipjack tunas in the eastern tropical Pacific Ocean,. *Inter-American Tropical Tuna Commission Bull.* 7: 295–396.
- Alves, A., de Barros, P. et Pinho, M. R., 1998. Age and growth of bigeye tuna, *Thunnus obesus*, captured in Madeira archipelago. *Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT* 48: 277-283.
- Andersen, L. N., 2005. Status and plans for the ER60/EK60. In: *ICES WGFAST Report*. ICES CM 2005/B:05. pp. 20.
- Andersen, V., Sardou, J. et Gasser, B., 1997. Macroplankton and micronekton in the northeast tropical Atlantic: abundance, community composition and vertical distribution in relation to different trophic environments. *Deep Sea Res. I* 44: 193-222.
- Andreeva, I. B. et Belousov, A. V., 1996. Multiple sound scattering by densely packed shoals of marine animals. *ICES J. Mar. Sci.* 53(2): 323-327.
- Anon., 1992. *Dolphins and the Tuna Industry*. Washington, DC, National Academic Press.
- Anon., 2002. Report of the second Meeting of the WECAFC Ad Hoc Flyingfish Working Group of the Eastern Caribbean. Bridgetown, Barbados, 8-12 January 2001.
- Antoine, L., Cayre, P. et Mendoza, J., 1982. Etude de la croissance du listao (*Katsuwonus pelamis*) de l'Atlantique au moyen des rayons de la nageoire dorsale. Mise au point d'une méthodologie--résultats préliminaires. *Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT* 17(1): 195-208.
- Aparicio-Castro, R., 2003. Review of the oceanographic characteristics of the northeastern Venezuela continental shelf. In: J. Mendoza (Eds), *The sardine (Sardinella aurita)*, its

- environnement and exploitation in Eastern Venezuela, Colloq. Semin. Inst. Rech. Dev. IRD, Paris (France), pp. 171-205.
- Aparicio-Castro, R. et Contreras, R., 2003. Wind induced coastal upwelling indices off northeastern Venezuela. In: J. Mendoza (Eds), The sardine (*Sardinella aurita*), its environment and exploitation in Eastern Venezuela, Colloq. Semin. Inst. Rech. Dev. IRD, Paris (France), pp. 207-232.
- Ariz, J., Delgado de Molina, A., Delgado de Molina, R., Pallares, P. et Santana, J. C., 2000. Resultados de la explotacion de los cardumenes de tunidos asociados a un dispositivo agregador de peces, mediante diez pescas consecutivas. Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT 51(1): 365-377.
- Ariz, J., Pallares, P., Delgado de Molina, A. et Santana, J. C., 1991. Analisis de los datos obtenidos en campanas de observadores en el Atlantico intertropical durante el Programa Ano del Rabil. Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT 36: 109-157.
- Ariz, J., Pallares, P., Santana, J. C., Delgado de Molina, R., Delgado de Molina, A. et Sarralde, R., 2004. Spanish statistics on the tropical tuna fishery in the Atlantic Ocean up to 2002. Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT 56(2): 721-736.
- Ariz Telleria, J., Delgado de Molina, A., Fonteneau, A., Gonzales Costas, F. et Pallarès, P., 1999. Logs and tunas in the eastern tropical Atlantic: A review of present knowledge and uncertainties. In: M. D. Scott, W. H. Bayliff, C. E. Lennert-Cody and K. M. Schaefer (Eds), Proceedings of the International Workshop on the Ecology and Fisheries for Tunas Associated with Floating Objects, Inter-American Tropical Tuna Commission Special Report 11, La Jolla, California, pp. 21-65.
- Armstrong, F., 1986. Target strength of sandeels. ICES CM 1986/B:5: 6.
- Arocha, A., Lee, D. W., Marcano, L. A. et Marcano, J. S., 2000. Preliminary studies on the spawning of yellowfin tuna, *Thunnus albacares*, in the western central Atlantic. Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT 51(1): 538-552.
- Arocha, F., Lee, D. W., Marcano, L. A. et Marcano, J. S., 2001a. Update information on the spawning of yellowfin tuna, *Thunnus albacares*, in the western Central Atlantic. Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT 52(2): 167-176.
- Arocha, F. et Ortiz, M., 2003. Standardized catch rates for blue marlin (*Makaira nigricans*) and white marlin (*Tetrapturus albidus*) from the Venezuelan pelagic longline fishery off the Caribbean Sea and the western central Atlantic. Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT 55(2): 649-659.
- Arocha, F., Ortiz, M. et Marcano, L. A., 2001b. Standardized catch rates for yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) from the Venezuelan pelagic longline fishery off the Caribbean Sea and the western Central Atlantic. Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT 52(2): 177-189.
- Arocha, F., Ortiz, M. et Marcano, L. A., 2004. Standardized catch rates for yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) from the observed Venezuelan longline fleet in the northwestern Atlantic 1991-2002. Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT 56(2): 549-559.
- Atkinson, D. B., Rose, G. A., Murphy, E. F. et Bishop, C. A., 1997. Distribution and abundance of northern cod, 1981-1993. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 54 (Suppl. 1): 132-138.

- Auger, P., 1990a. Self-organization in Hierarchically Organized Systems. *Systems Research* 7: 221-236.
- Auger, P., 1990b. Thermodynamics in a Hierarchically Organized System: Microcanonical Ensembles with non Equiprobable States, Part 3. *International Journal of Systems Science* 21: 2049-2062.
- Auger, P., 1993. Quelques outils mathématiques pour l'analyse hiérarchique. In: *Hiérarchies et échelles en écologie*. F. Fournier, Naturalia Publications. pp. 227-242.
- Auster, P. J., Griswold, C. A., Youngbluth, M. J. et Bailey, T. G., 1992. Aggregations of myctophid fishes with other pelagic fauna. *Env. Biol. Fish.* 35: 133-139.
- Azzali, M., Buracchi, G., Conti, S., Gambetti, S. et Luna, M., 1985. Relationship between the forms of pelagic fish distribution and nycthemeral periods. A tentative model of behaviour. *Oebalia* 11: 471-488.
- Baamstedt, U., Kaartvedt, S. et Youngbluth, M., 2003. An evaluation of acoustic and video methods to estimate the abundance and vertical distribution of jellyfish. *J. Plankton Res.* 25(11): 1307-1318.
- Backus, R. H. et Craddock, J. E., 1977. Pelagic faunal provinces and sound-scattering levels in the Atlantic Ocean. In: *Oceanic sound scattering prediction*. B. J. Zahuranec. New York, Plenum Press. pp. 529-49.
- Backus, R. H., Craddock, J. E., Haedrich, R. L. et Shores, D. L., 1970. The distribution of mesopelagic fishes in the equatorial and western north Atlantic Ocean. *J. Mar. Res.* 28: 170-201.
- Baird, R. C. et Wilson, D. F., 1977. Sound scattering and oceanic midwater fishes. In: *Oceanic sound scattering prediction*. B. J. Zahuranec. New York, Plenum Press. pp. 549-67.
- Baird, R. C., Wilson, D. F., Beckett, R. C. et Hopkins, T. L., 1974. Diaphus taaningi Norman, the principal component of a shallowsound-scattering layer in the Cariaco Trench, Venezuela. *J. Mar. Res.* 32(2): 301-312.
- Barange, M., 1994. Acoustic identification, classification and structure of biological patchiness on the edge of the Agulhas Bank and its relation to frontal features. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 14: 333-347.
- Barange, M., Hampton, I., Pillar, S. C. et Soule, M. A., 1994. Determination of composition and vertical structure of fish communities using in situ measurements of acoustic target strength. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 51(1): 99-109.
- Bard, F. X., 1984. Croissance de l'albacore (*Thunnus albacares*) atlantique, d'après les données des marquages. *Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT* 20(1): 104-116.
- Bard, F. X., Bach, P. et Josse, E., 1998. Habitat, écophysiologie des thons. Quoi de neuf depuis 15 ans? *Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT* 50(1): 204-208.
- Bard, F. X. et Hervé, A., 1994. Structure de stock de l'albacore (*Thunnus albacares*) Atlantique d'après les marquages comparés aux lieux de ponte. *Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT* 41(1): 204-208.

- Bard, F. X., Kume, S. et Antoine, L., 1983. Données préliminaires sur la croissance, les migrations et la mortalité du listao (*Katsuwonus pelamis*) en Atlantique Est obtenues à partir du marquage. Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT 18(1): 271-294.
- Bard, F. X., Stretta, J. M. et Slepoukha, M., 1985. Les épaves artificielles comme auxiliaires de la pêche thonière en ocean Atlantique. Quel avenir? Pêche maritime 64(1291): 655-659.
- Batalyants, K. Y., 1992. On the hypothesis of comfortability stipulation of tuna association with natural and artificial floating objects. Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT 40(2): 447-453.
- Beebe, W., 1936. Food of the Bermuda and West Indian tunas of the genera *Parathunnus* and *Neothunnus*. Zoologica 21: 195-205.
- Bergstrom, M., 1983. Review of experiences with and present knowledge about fish aggregating devices. Bay of Bengal Programme, Development of Small-Scale Fisheries. FAO report BOBP/WP/23: 57.
- Bertignac, M., Lehodey, P. et Hampton, J., 1998. A spatial population dynamics simulation model of tropical tunas using a habitat index based on environmental parameters. Fish. Oceanogr. 7: 3-4.
- Bertrand, A., 1998. Le système {thon – environnement} en Polynésie Française : caractérisation de l'habitat pélagique, étude de la distribution et de la capturabilité des thons, par méthodes acoustiques et halieutiques. Département d'Halieutique, Thèse de doctorat, ENSAR (France): 295p.
- Bertrand, A., Barbieri, M. A., Cordova, J., Hernandez, C., Gomez, F. et Leiva, F., 2004. Diel vertical behaviour, predator-prey relationships, and occupation of space by jack mackerel (*Trachurus murphyi*) off Chile. ICES J. Mar. Sci. 61(7): 1105-1112.
- Bertrand, A., Bard, F. X. et Josse, E., 2002. Tuna food habits related to the micronekton distribution in French Polynesia. Mar. Biol. 140(5): 1023-1037.
- Bertrand, A. et Josse, E., 2000a. Acoustic estimation of longline tuna abundance. ICES J. Mar. Sci. 57(4): 919-926.
- Bertrand, A. et Josse, E., 2000b. Tuna target-strength related to fish length and swimbladder volume. ICES J. Mar. Sci. 57(4): 1143-1146.
- Bertrand, A., Josse, E. et Masse, J., 1999a. In situ acoustic target-strength measurement of bigeye (*Thunnus obesus*) and yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) by coupling split-beam echosounder observations and sonic tracking. ICES J. Mar. Sci. 56(1): 51-60.
- Bertrand, A., Le Borgne, R. et Josse, E., 1999b. Acoustic characterisation of micronekton distribution in French Polynesia. Mar. Ecol. Prog. Ser. 191: 127-140.
- Bez, N., 1997. Statistiques individuelles et géostatistique transitive en écologie halieutique, Thèse de doctorat, Ecole Nationale Supérieure des Mines de Paris: 281p.
- Bhattacharya, C. G., 1967. A simple method of resolution of a distribution into Gaussian components. Biometrics 23: 115-135.

- Bidigare, R. R., Ondrusek, M. E. et Brooks, J. M., 1993. Influence of the Orinoco River outflow on distributions of algal pigments in the Caribbean Sea. *J. Geophys. Res.* 98(C2): 2259-2269.
- Blaxter, J. H. S. et Batty, R. S., 1985. Herring behaviour in the dark: responses to stationary and continuously vibrating obstacles. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 65(4): 1031-1049.
- Block, B. A., Keen, J. E., Castillo, B., Dewar, H., Freund, E. V., Marcinek, D. J., Brill, R. W. et Farwell, C., 1997. Environmental preferences of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) at the northern extent of its range. *Mar. Biol.* 130(1): 119-132.
- Blough, N. V., Zafiriou, O. C. et Bonilla, J., 1993. Optical absorption spectra of waters from the Orinoco River outflow: terrestrial input of colored organic matter to the Caribbean. *J. Geophys. Res.* 98(C2): 2271-2278.
- Bodholt, H., 1977. Variance error in echo integrator output. *Rapp. P.-V. Réun. CIEM* 170: 196-204.
- Bonilla, J., Bugden, W. J., Zafiriou, O. et Jones, R., 1993. Seasonal distribution of nutrients and primary productivity on the eastern continental shelf of Venezuela as influenced by the Orinoco River. *J. Geophys. Res.* 98: 2245-2257.
- Breiman, L., Friedman, J. H., Olshen, R. et Stone, C. J., 1984. *Classification and Regression Trees*. Monterey, Wadsworth and Brooks/Cole.
- Brêthes, J. C., 1998. *Ecologie et fonctionnement des systèmes marins*. Notes de cours Ecologie Marine, ENSAR: 159 p.
- Brill, R. W., Block, B. A., Boggs, C. H., Bigelow, K. A., Freund, E. V. et Marcinek, D. J., 1999. Horizontal movements and depth distribution of large adult yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) near the Hawaiian Islands, recorded using ultrasonic telemetry: Implications for the physiological ecology of pelagic fishes. *Mar. Biol.* 133(3): 395-408.
- Brock, R. E., 1985. Preliminary study of the feeding habits of pelagic fish around Hawaiian Fish Aggregating Devices or can Fish Aggregating Devices enhance local fisheries productivity? *Bull. Mar. Sci.* 37(1): 40-49.
- Brown, C. J., Mitchell, A., Limpenny, D. S., Robertson, M. R., Service, M. et Golding, N., 2005. Mapping seabed habitats in the Firth of Lorn off the west coast of Scotland: evaluation and comparison of habitat maps produced using the acoustic ground-discrimination system, RoxAnn, and sidescan sonar. *ICES J. Mar. Sci.* 62(4): 790-802.
- Buckley, T. W. et Miller, B. S., 1994. Feeding habits of yellowfin tuna associated with fish aggregation devices in American Samoa. *Bull. Mar. Sci.* 55(2-3): 445-459.
- Buonaccorsi, V. P., McDowell, J. R. et Graves, J. E., 2001. Reconciling patterns of inter-ocean molecular variance from four classes of molecular markers in blue marlin (*Makaira nigricans*). *Mol. Ecol.* 10(5): 1179-1196.
- Bushnell, P. G., Brill, R. W. et Bourke, R. E., 1990. Cardiorespiratory responses of skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*), yellowfin tuna (*Thunnus albacares*), and bigeye tuna (*Thunnus obesus*) to acute reductions of ambient oxygen. *Can. J. Zool.* 68(9): 1857-1865.

- Buurt (van), G., 2000. Implementation of an ongoing programme in Curaçao (Netherlands Antilles) during the period 1993-2000. In: M. Taquet (Eds), Tuna Fishing and Fish Aggregating Devices Symposium, Actes Colloq. Ifremer, Trois Ilets, Martinique, pp. 230-249.
- Campana, S. E., Oxenford, H. A. et Smith, J. N., 1993. Radiochemical determination of longevity in flyingfish *Hirundichthys affinis* using Th-228/Ra-228. Mar. Ecol. Prog. Ser. 100(3): 211-219.
- Capisano, C. et Fonteneau, A., 1991. Analyse des fréquences de longueur, du sex-ratio et des zones de reproduction de l'albacore, *Thunnus albacares*, de l'Atlantique. Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT 36: 214-279.
- Carder, K. L., Chen, F. R., Zhongping, L., Hawes, S. K. et Cannizzaro, J. P., 2003. Case 2 Chlorophyll a. MODIS Ocean Science Team Algorithm Theoretical Basis Document 19: 67.
- Carey, F. G. et Olson, R. J., 1982. Sonic tracking experiments with tunas. Collect. Vol. Sci. Pap. Iccat 17(2): 458-466.
- Carles, C., 1971. Características biológico-pesqueras del bonito (*Katsuwonus pelamis*) y la albacora (*Thunnus atlanticus*) en la costa nororiental de Cuba. Centro de Investigaciones Pesqueras, Instituto Nacional de Pesca de Cuba, Contribución 32: 1-51.
- Castro, J. J., Santiago, J. A. et Hernandez-Garcia, V., 1999. Fish associated with fish aggregation devices off the Canary Islands (Central-East Atlantic). Sci. Mar. 63: 3-4.
- Castro, J. J., Santiago, J. A. et Santana-Ortega, A. T., 2002. A general theory on fish aggregation to floating objects: an alternative to the meeting point hypothesis. Rev. Fish Biol. Fish. 11: 255-277.
- Cayré, P., 1981. Maturité sexuelle, fécondité et sex ratio du listao (*Katsuwonus pelamis* L.) des côtes d'Afrique de l'Ouest (20°N-0°N) étudiés à partir des débarquements thoniers (1977 à 1979), au port de Dakar, Sénégal. Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT 15(1): 135-149.
- Cayré, P., 1987. L'oxygène dissous et la répartition des thons (albacore, listao et patudo) dans l'Océan Atlantique. La Pêche Maritime 1306: 92-95.
- Cayré, P., 1991. Behaviour of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) and skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*) around fish aggregating devices (FADs) in the Comoros Islands as determined by ultrasonic tagging. Aquat. Living Resour. 4(1): 1-12.
- Cayré, P., Amon Kothias, J. B., Diouf, T. et Stretta, J. M., 1993. Biology of tuna. In: A. Fonteneau and J. Marcille (Eds), Resources, fishing and biology of the tropical tunas of the Eastern Atlantic, FAO Fish. Tech. Pap. 292, FAO, Rome, pp. 147-244.
- Cayré, P. et Chabanne, J., 1986. Marquage acoustique et comportement des thons tropicaux (albacore : *Thunnus albacares*, et listao : *Katsuwonus pelamis*) au voisinage d'un dispositif concentrateur de poissons. Océanogr. Trop. 21(2): 167-183.
- Cayré, P. et Diouf, T., 1984. Croissance du thon obèse (*Thunnus obesus*) de l'Atlantique d'après les résultats de marquage. Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT 20(1): 180-187.

- Cayré, P. et Farrugio, H., 1986. Biologie de la reproduction du listao (*Katsuwonus pelamis*) de l'Océan Atlantique. In: P. E. K. Symons, P. M. Miyake and G. T. Sakagawa (Eds), Proceedings of the ICCAT Conf. on the International Skipjack Year Program, ICCAT Symposium Tenerife (Spain), pp. 252-272.
- Cayré, P. et Laloë, F., 1986. Review of the Gonad Index (GI) and an introduction to the concept of its "critical value": Application to the skipjack tuna *Katsuwonus pelamis* in the Atlantic Ocean. Mar. Biol. 90(3): 345-351.
- Cayré, P. et Marsac, F., 1991. Report and preliminary results of the tagging programme of natural drift logs in the tuna purse seine fishery area of the Western Indian Ocean (SEAC/90/18). In: Southeast Asian Tuna Conf.
- Cayré, P. et Marsac, F., 1993. Modelling the yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) vertical distribution using sonic tagging results and local environmental parameters. Aquat. Living Resour. 6(1): 1-14.
- Champagnat, C. et Pianet, R., 1974. Croissance du patudo (*Thunnus obesus*) dans les régions de Dakar et de Pointe Noire. Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT 2: 141-144.
- Chantrel, J., Doray, M. et Fréjaville, Y., sous presse. Etude préliminaire des couches micronectioniques de la côte sous le vent de la Martinique. FAO Fish. Rep.: 246-272.
- Chapman, R. P., 1975. Deep scattering layer spectra in the Atlantic and Pacific oceans and adjacent seas. J. Acoust. Soc. Am. 56(6): 1722-34.
- Charles, F., Lantoine, F., Brugel, S., Chretiennot-Dinet, M. J., Quiroga, I. et Riviere, B., 2005. Seasonal survey of the phytoplankton biomass, composition and production in a littoral NW Mediterranean site, with special emphasis on the picoplanktonic contribution. Estuar. Coast. Shelf Sci. 65: 1-2.
- Chur, V. N., Grudin, V. B. et Zharov, V. L., 1980. Data on length-age composition and gonad maturity stages of skipjack (*Katsuwonus pelamis*) of the eastern tropical Atlantic. Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT 9(1): 245-254.
- Cillauren, E., 1987. La pêche à la traîne autour des dispositifs de concentration de poissons mouillés à Vanuatu: un exemple dans le Pacifique Sud Ouest. Oceanol. Biol., Thèse de doctorat, Univ. Bretagne Occidentale, Brest (France): 205p.
- Coan, A. L. et Sakagawa, G. T., 1976. Length and age composition of yellowfin tuna from the Atlantic Ocean. Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT 5(1): 31-47.
- Cochran, W. G., 1977. Sampling techniques, 3rd edition. New York, Wiley.
- Collette, B. B. et Nauen, C. E., 1983. FAO species catalogue. Vol. 2. Scombrids of the world. An annotated and illustrated catalogue of tunas, mackerels, bonitos and related species known to date. FAO Fish. Synop.: 137 p.
- Conan, G. Y., Buerkle, U., Wade, E., Chadwick, M. et Comeau, M., 1988. Geostatistical analysis of spatial distribution in a school of herring. ICES CM 1988/D:21.
- Corredor, J. E., Howarth, R. W., Twilley, R. R. et Morell, J. M., 1999. Nitrogen cycling and anthropogenic impact in the tropical interamerican seas. Biogeochemistry 46(1): 163-178.

- Corredor, J. E. et Morell, J. M., 2001. Seasonal variation of physical and biogeochemical features in eastern Caribbean Surface Water. *J. Geophys. Res.* 106(C3): 4517-4525.
- Cressie, N. A. C., 1991. *Statistics for Spatial Data*. New York, Wiley.
- Cushing, D. H., 1977. Observations of fish schools with the ARL scanner. *Rapp. P.-v. Réun. CIEM* 170: 15-20.
- Dagorn, L. et Fréon, P., 1999. Tropical tuna associated with floating objects: a simulation study on the meeting point hypothesis. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 56: 984-993.
- Dagorn, L., Josse, E. et Bach, P., 2000a. Individual differences in horizontal movements of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) in nearshore areas in French Polynesia, determined using ultrasonic telemetry. *Aquat. Living Resour.* 13(4): 193-202.
- Dagorn, L., Josse, E. et Bach, P., 2000b. Modeling tuna behaviour near floating objects: from individuals to aggregations. *Aquat. Living Resour.* 13(4): 203-211.
- Dalen, J. et Løvik, A., 1981. The Influence of Wind-Induced Bubbles on Echo Integration Surveys. *J. Acoust. Soc. Am.* 69(6): 1653-1659.
- Dandonneau, Y., Deschamps, P. Y., Nicolas, J. M.-M., Loisel, H., Blanchot, J., Montel, Y., Thieuleux, F. et Becu, G., 2004. Seasonal and interannual variability of ocean color and composition of phytoplankton communities in the North Atlantic, Equatorial Pacific and South Pacific. *Deep Sea Research* 51: 1-3.
- De Sylva, D. P. et Breder, P. R., 1997. Reproduction, gonad histology, and spawning cycles of North Atlantic billfishes (Istiophoridae). *Bull. Mar. Sci.* 60(3): 668-697.
- DeMaster, D. J. et Pope, R. H., 1996. Nutrient dynamics in Amazon shelf waters: results from AMASSEDS. *Cont. Shelf Res* 16(3): 263-289.
- Dempster, T., 2004. Biology of fish associated with moored fish aggregation devices (FADs): implications for the development of a FAD fishery in New South Wales, Australia. *Fish. Res.* 68: 1-3.
- Dempster, T., 2005. Temporal variability of pelagic fish assemblages around fish aggregation devices: biological and physical influences. *J. Fish Biol.* 66(5): 1237-1260.
- Dempster, T. et Kingsford, M. J., 2003. Homing of pelagic fish to fish aggregation devices (FADs): The role of sensory cues. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 258: 213-222.
- Deneubourg, J. L. et Goss, S., 1989. Collective patterns and decision making. *Ethology Ecology & Evolution* 1: 295-311.
- Depoutot, C., 1987. Contribution a l'etude des dispositifs de concentration de poissons a partir de l'experience polynesienne. *Notes Doc. Oceanogr. Cent. Tahiti Orstom.* 33. Papeete (Tahiti), ORSTOM, 159p.
- Désurmont, A. et Chapman, L., 2000. The use of anchored FADs in the area served by the Secretariat of the Pacific Community (SPC): regional synthesis. In: M. Taquet (Eds), *Tuna Fishing and Fish Aggregating Devices Symposium*, 28, Ifremer, Trois Îlets, Martinique, pp. 108-140.
- Deudero, S., 2001. Interspecific trophic relationships among pelagic fish species underneath FADs. *J. Fish Biol.* 58(1): 53-67.

- Deudero, S., Merella, P., Morales-Nin, B., Massuti, E. et Alemany, F., 1999. Fish communities associated with FADs. *Sci. Mar.* 63: 3-4.
- Diaz, N., Doray, M., Reynal, L., Gervain, P. et Carpentier, A., 2002. Pêche des poissons pélagiques hauturiers et développement des DCP ancrés en Guadeloupe. *FAO Fish. Rep.* 683, Supplement: 39-54, <http://www.fao.org/docrep/005/y4260e/y4260e09.htm#bm9>.
- Dickson, J. O. et Natividad, A. C., 2000. Tuna fishing and a review of payaos in the Philippines. In: M. Taquet (Eds), *Tuna Fishing and Fish Aggregating Devices Symposium, Actes Colloq. 28, Ifremer, Trois Ilets, Martinique*, pp. 141-158.
- Diner, N., 2001. Correction on school geometry and density: approach based on acoustic image simulation. *Aquat. Living Resour.* 14(4): 211-222.
- Diner, N. et Berger, L., 2004. TS data analysis using Movies+ software. In: *Movies+ Documentation. version 4.3.* pp. 31.
- Diner, N., Marchalot, C. et Berger, L., 2004. Echo-integration by shoal using MOVIES+ software. *Document Technique Ifremer DITI/DSI/DTI/98-243*.
- Diner, N. et Marchand, P., 1995. *Acoustique et pêche maritime*. Plouzané (France), Ed. Ifremer, 147p.
- Diner, N., Scalabrin, C. et Weill, A., 1994. Automatic shoal recognition and classification based on MOVIES-B software. In: P. Sabathe (Ed), *Proceeding of Oceans 94 with OSATES*, Institute of Electrical and Electronics Engineers, New York, pp. II.319-II.324.
- Diouf, T., 1991. Etat du stock d'albacore de l'Atlantique Est au 30 septembre 1990. *Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT* 35(1): 55-60.
- Dizon, A. E., 1977. Effect of dissolved oxygen concentration and salinity on swimming speed of two species of tunas. *Fish. Bull. NMFS/NOAA* 75(3): 649-653.
- Doonan, I. J., Bull, B. et Coombs, R. F., 2003. Star acoustic surveys of localized fish aggregations. *ICES J. Mar. Sci.* 60: 132-146.
- Doray, M. et Reynal, L., 2003. Catch per trip variability analysis related to several fishing effort components in the small-scale, large pelagic fishery in Martinique (FWI): an attempt to define more accurate fishing effort units function of the different types of fish "aggregators". *Proc. Gulf Caribb. Fish. Inst.* 54: 41-59.
- Doray, M., Reynal, L. et Carpentier, A., 2002a. Evaluation de l'impact de la pêche associée aux DCP ancrés. Méthodes employées et premiers résultats aux Antilles françaises. *FAO Fish. Rep.* 683, Supplement: 273-295, <http://www.fao.org/docrep/005/y4260e/y4260e0v.htm#bm31>.
- Doray, M., Reynal, L. et Carpentier, A., 2002b. Les pêcheries de poissons pélagiques hauturiers aux Petites Antilles en 2001. *FAO Fish. Rep.* 683, Supplement: 145-224, <http://www.fao.org/docrep/005/y4260e/y4260e0i.htm#bm18>.
- Doray, M., Reynal, L., Carpentier, A. et Lagin, A., 2002c. La pêche des poissons pélagiques hauturiers en Martinique. *FAO Fish. Rep.* 683, Supplement: 55-68, <http://www.fao.org/docrep/005/y4260e/y4260e0a.htm#bm10>.

- Doray, M., Reynal, L., Carpentier, A. et Lagin, A., 2002d. Le développement de la pêche associée aux DCP ancrés en Martinique. FAO Fish. Rep. 683, Supplement: 69-88, <http://www.fao.org/docrep/005/y4260e/y4260e0b.htm#bm11>.
- Doray, M., Stéquert, B. et Taquet, M., 2004. Age and growth of blackfin tuna (*Thunnus atlanticus*) caught under moored fish aggregating devices, around Martinique Island. *Aquat. Living Resour.* 17(1): 13-18.
- Dragesund, O. et Olsen, S., 1965. On the possibility of estimating year-class strength by measuring echo-abundance of 0-group fish. *FiskDir. Skr. Ser. HavUnders.* 13: 47-75.
- Draper, N. et Smith, H., 1981. *Applied regression analysis*. 2nd edition. New York, Wiley, xiv + 709p.
- Druce, B. E. et Kingsford, M. J., 1995. An experimental investigation on the fishes associated with drifting objects in coastal waters of temperate Australia. *Bull. Mar. Sci.* 57(2): 378-392.
- Duffy, D. C. et Wissel, C., 1988. Models of fish school size in relation to environmental productivity. *Ecol. Model.* 40: 201-11.
- Edwards, J. I., Armstrong, F., Magurran, A. E. et Pitcher, T. J., 1984. Herring, mackerel and sprat target strength experiments with behavioural observations. *ICES CM* 1984/B:34.
- Ehrenberg, J. E., 1973. Estimation of the intensity of a filtered Poisson process and its application to acoustic assessment of marine organisms. *Univ. Wash. Sea Grant Publ. WGS 73-2*: 135.
- Ehrenberg, J. E., 1974. Recursive algorithm for estimating spatial density of acoustic point scatterers. *J. Acoust. Soc. Am.* 56: 542-7.
- Ehrenberg, J. E. et Torkelson, T. C., 1996. Application of dual-beam and split-beam target tracking in fisheries acoustics. *ICES J. Mar. Sci.* 53(2): 329-334.
- Eslava, N. E. et Gaertner, D., 2005. Caracterización de la flota atunera palangrera Venezolana. *Proc. Gulf Caribb. Fish. Inst.* 47: 337-347.
- Everson, I., Watkins, J. L., Bone, D. G. et Foote, K. G., 1990. Implications of a new acoustic target strength for abundance estimates of Antarctic krill. *Nature* 345: 338-340.
- FAO, 1995. *Code of Conduct for Responsible Fisheries*. Rome, Food and Agriculture Organization.
- FAO, 2003. *Fisheries management. The ecosystem approach to fisheries. FAO Technical Guidelines for Responsible Fisheries 4 (Suppl. 2)*, 112p.
- Fernandes, P. et Rivoirard, J., 1999. A geostatistical analysis of the spatial distribution and abundance of cod, haddock and whiting in North Scotland. In: *geoENV II - Geostatistics for Environmental Applications*. J. Gomez-Hernandez, A. Soares and R. Froideveaux. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers. pp. 201-212.
- Fischer, J. et Visbeck, M., 1993. Deep velocity profiling with self-contained ADCPs. *J. Atmos. Oceanic Technol.* 10(5): 764-773.

- Fleischman, S. J. et Burwen, D. L., 2003. Mixture models for the species apportionment of hydroacoustic data, with echo-envelope length as the discriminatory variable. ICES J. Mar. Sci. 60(3): 592-598.
- Fonteneau, A., 1980. Croissance de l'albacore (*Thunnus albacares*) de l'Atlantique Est. Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT 9(1): 152-168.
- Fonteneau, A., 1985. Analyse de l'exploitation de quelques concentrations d'albacores par les senneurs durant la période 1980-1983, dans l'Atlantique Est. ICCAT SCRS/85/79: 81-98.
- Fonteneau, A., 1989. (Environment and tropical tunas in the eastern Atlantic - introduction to the problem.). ICCAT Collect. Vol. Sci. Pap. 30(1): 104-117.
- Fonteneau, A., 1993. Pêche thonière et objets flottants: Situation mondiale et perspectives. Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT 40(2): 459-472.
- Fonteneau, A., 1994. Structure de la population d'albacore de l'Atlantique : quelques considérations sur les migrations et la modélisation. Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT 43(1): 215-218.
- Fonteneau, A., Pallarés, P. et Pianet, R., 2000. A worldwide review of purse seine fisheries on FADs. In: J. Y. Le Gall, P. Cayré and M. Taquet (Eds), Tuna Fishing and Fish Aggregating Devices Symposium, Actes Colloq. 28, Ed. Ifremer, Trois Îlets, Martinique, pp. 15-35.
- Fonteneau, A. et Pallares Soubrier, P., 1995. Interactions between tuna fisheries: a global view with specific examples from the Atlantic Ocean. In: Shomura, Majkowski and Harman (Eds), Status of interaction of Pacific tuna fisheries in 1995. Proceedings of the second FAO expert consultation on interactions of pacific ocean tuna fisheries, FAO Fish. Tech. Pap. 365, ICCAT, Madrid (Spain), pp. 84-123.
- Foote, K. G., 1980. Importance of the swimbladder in acoustic scattering by fish: A comparison of gadoid and mackerel target strengths. J. Acoust. Soc. Am. 67: 2084-2089.
- Foote, K. G., 1982a. Energy in acoustic echoes from fish aggregations. Fish. Res. 1: 129-40.
- Foote, K. G., 1982b. Optimizing copper spheres for precision calibration of hydroacoustic equipment. J. Acoust. Soc. Am. 71(3): 742-747.
- Foote, K. G., 1983. Linearity of fisheries acoustics, with addition theorems. J. Acoust. Soc. Am. 73: 1932-40.
- Foote, K. G., 1987. Fish target strengths for use in echo integrator surveys. J. Acoust. Soc. Am. 82(3): 981-987.
- Foote, K. G., 1993. Abundance estimation of herring hibernating in a fjord. ICES CM 1993/D:45.
- Foote, K. G., Everson, I., Watkins, J. L. et W.D., B., 1990. Target strengths of Antarctic krill (*Euphausia superba*) at 38 and 120 kHz. J. Acoust. Soc. Am. 87: 16-24.
- Foote, K. G. et Rivoirard, J., 1992. Geostatistical analysis of acoustic survey data on 0-group herring in a fjord. ICES CM 1992/D:10.

- Foote, K. G. et Røttingen, I., 1995. Acoustic assessment of Norwegian spring spawning herring in the wintering area, December 1994 and January 1995. ICES CM 1995/H:9.
- Foster-Smith, R. L., Brown, C. J., Meadows, W. J., White, W. H. et Limpenny, D. S., 2004. Mapping seabed biotopes at two spatial scales in the eastern English Channel. Part 2. Comparison of two acoustic ground discrimination systems. J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 84(3): 489-500.
- Fratantoni, D. M. et Glickson, D. A., 2002. North Brazil Current Ring Generation and Evolution Observed with SeaWiFS. J. Phys. Oceanogr. 32(3): 1058-1074.
- Freire, K. M. F., Lessa, R. et Lins-Oliveira, J. E., 2005. Fishery and biology of blackfin tuna *Thunnus atlanticus* off Northeastern Brazil. Gulf. Carib. Res. 17: 15-24.
- Fréon, M., Soria, M., Mullon, C. et Gerlotto, F., 1993a. Diurnal variation in fish density estimate during acoustic surveys in relation to spatial distribution and avoidance reaction. Aquat. Living Resour. 6(3): 221-234.
- 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. Bull. Mar. Sci. 76: 385-462.
- Fréon, P. et Dagorn, L., 2000. Review of fish associative behaviour: toward a generalisation of the meeting point hypothesis. Rev. Fish Biol. Fish. 10(2): 183-207.
- Fréon, P., Gerlotto, F. et Soria, M., 1992. Changes in school structure according to external stimuli: description and influence on acoustic assessment. Fish. Res. 15: 45-66.
- Fréon, P., Gerlotto, F. et Soria, M., 1993b. Variability of *Harengula spp.* school reactions to boats or predators in shallow water. ICES Mar. Sci. Symp. 196: 30-35.
- Fréon, P., Gerlotto, F. et Soria, M., 1996. Diel variability of school structure with special reference to transition periods. ICES J. Mar. Sci. 53(2).
- Fréon, P. et Mendoza, J., 2003. The sardine (*Sardinella aurita*), its environment and exploitation in Eastern Venezuela: a synthesis. In: J. Mendoza The sardine (*Sardinella aurita*), its environment and exploitation in Eastern Venezuela, Colloq. Semin. Inst. Rech. Dev. IRD, Paris (France), pp. 25-165.
- Fréon, P. et Misund, O. A., 1999. Dynamics of Pelagic Fish Distribution and Behaviour: Effects on Fisheries and Stock Assessment. London, Blackwell Science.
- Froese, R. et Pauly, D. 2005. FishBase. World Wide Web electronic publication. [www.fishbase.org](http://www.fishbase.org), version (11/2005).
- Fromentin, J. M. et Fonteneau, A., 2001. Fishing effects and life history traits: a case study comparing tropical versus temperate tunas. Fish. Res. 53(2): 133-150.
- Frontier, S., 1977. Réflexion sur la théorie des écosystèmes. Bull. Ecol. 8: 445-464.
- Frontier, S., Le Fèvre, D. et Pichod-Viale, D., 1993. Hiérarchies, dépendances d'échelles et transfert d'échelles en océanographie. In: Hiérarchies et échelles en écologie. F. Fournier, Naturalia Publications. pp. 187-223.

- Fu, F.-X. et Bell, P. R. F., 2003. Effect of salinity on growth, pigmentation, N sub(2) fixation and alkaline phosphatase activity of cultured *Trichodesmium sp.* Mar. Ecol. Prog. Ser. 257: 69-76.
- Gaertner, D. et Medina-Gaertner, M., 1994. Analisis de la estructura del stock de atun aleta amarilla por medio de las frecuencias de tallas. Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT 42(2).
- Gaertner, D. et Medina-Gaertner, M., 1999. An overview of the tuna fishery in the southern Caribbean Sea. In: M. D. Scott, W. H. Bayliff, C. E. Lennert-Cody and K. M. Schaefer (Eds), Proceedings of the International Workshop on the Ecology and Fisheries for Tunas Associated with Floating Objects, Spec. Rep. IATTC 11, pp. 66-86.
- Gaertner, D., Medina-Gaertner, M. et Pagavino, M., 1989. La pêche thonière vénézuélienne : caractéristiques et évolution. La Pêche Maritime 1331: 322-328.
- Gaertner, D., Pagavino, M. et Marcano, J., 1996. Use of generalized linear models to investigate the fishing strategies of tuna purse seiners, in presence of floating objects in the western Atlantic Ocean. Aquat. Living Resour. 9(4): 305-323.
- Gaertner, D., Pagavino, M. et Marcano, J., 1999. Influence of fishers' behaviour on the catchability of surface tuna schools in the Venezuelan purse-seiner fishery in the Caribbean Sea. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 56(3): 394-406.
- Garcia de los Salmones, R., Infante, O. et Alio, J. J., 1988. Reproduccion y alimentacion de los peces de pico, *Istiophorus albicans*, *Tetrapturus albidus* y *Makaira nigricans*, en la costa central de Venezuela. ICCAT report 1988-1989 II(1): 436-439.
- Garcia, S. O. et Cota, S. L., 1996. Relative Yellowfin Tuna Abundance Distribution and its Relationship to Environmental Features as Observed from Satellites. In: Proceedings of the 47th Tuna Conference, May 20-23 1996. Lake Arrowhead, California.
- Gascuel, D., 1995. Efforts et puissance de pêche : redéfinition des concepts et exemple d'application. In: D. Gascuel, Durand, J.L., Fonteneau, A. Les recherches françaises en évaluation quantitative et modélisation des ressources et des systèmes halieutiques., Actes du Premier Forum Halieumétrique, Rennes, pp. 405.
- Gauthier, S. et Horne, J. K., 2004. Potential acoustic discrimination within boreal fish assemblages. ICES J. Mar. Sci. 61(5): 836-845.
- Gauthier, S. et Rose, G. A., 2001. Diagnostic tools for unbiased in situ target strength estimation. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 58(11): 2149-2155.
- Gauthier, S. et Rose, G. A., 2002. In situ target strength studies on Atlantic redfish (*Sebastes spp.*). ICES J. Mar. Sci. 59(4): 805-815.
- Gerlotto, F., 1993. Identification and spatial stratification of tropical fish concentrations using acoustic populations. Aquat. Living Resour. 6(3): 243-254.
- Gerlotto, F., Bertrand, S., Bez, N. et Gutierrez, M., 2005. Communication inside anchovy schools: a way to facilitate fast 3-D morphological and structural changes in response to predation, as observed with multibeam sonar. ICES CM 2005/U:02.
- Gerlotto, F. et Paramo, J., 2003. The three dimensional morphology and internal structure of clupeid schools as observed using vertical scanning multibeam sonar. Aquat. Living Resour. 16: 113-122.

- Gerlotto, F., Soria, M. et Freon, P., 1999. From two dimensions to three: The use of multibeam sonar for a new approach in fisheries acoustics. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 56(1): 6-12.
- Gervain, P. et Diaz, N., 2002. Le DCP POLKA bicéphale : présentation d'un prototype de DCP ancrés et premiers résultats obtenus. *FAO Fish. Rep.* 683, Supplement: 249-60.
- Gibbs, R. H. et Collette, B. B., 1967. Comparative anatomy and systematics of the tunas, genus *Thunnus*. *Fish. Bull.* 66(1): 65-130.
- Jimona, A. et Fernandes, P. G., 2003. A conditional simulation of acoustic survey data: advantages and potential pitfalls. *Aquat. Living Resour.* 16: 123-129.
- Girard, C., Benhamou, S. et Dagorn, L., 2004. FAD: Fish Aggregating Device or Fish Attracting Device? A new analysis of yellowfin tuna movements around floating objects. *Anim. Behav.* 67(2): 319-326.
- Gjoesaeter, J., 1981. Abundance and Production of Lanternfish (Mycotophidae) in the Western and Northern Arabian Sea. *Fiskeridir. Skr.* 17(6): 215-251.
- Gjoesaeter, J., 1984. Mesopelagic fish, a large potential resource in the Arabian Sea. *Deep Sea Res.* 31: 1019-1035.
- Gjoesaeter, J. et Beck, I. M., 1981. Mesopelagic Fisher Off Mozambique. *Fiskeridir. Skr.* 17(6): 253-265.
- Gjøsaeter, J. et Kawaguchi, K., 1980. A review of the world resources of mesopelagic fish. *FAO Fish. Tech. Pap.* 193.
- Gobert, B., 1989. Effort de pêche et production des pêcheries artisanales martiniquaises. *Doc. sci. Pôle Caraïbe* 22: 98.
- Gobert, B., 1991. Eléments d'évaluation de l'état des ressources en poissons du plateau insulaire martiniquais. *Doc. sci. Pôle Caraïbe*: 73 p.
- Goebel, N. L., Wing, S. R. et Boyd, P. W., 2005. A mechanism for onset of diatom blooms in a fjord with persistent salinity stratification. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 64: 2-3.
- Gomes, C., Dales, R. B. G. et Oxenford, H. A., 1998. The application of RAPD markers in stock discrimination of the four-wing flyingfish, *Hirundichthys affinis* in the central western Atlantic. *Mol. Ecol.* 7(8): 1029-1039.
- Gomes, C., Mahon, R., Singh-Renton, S. et Hunte, W., 1994. The role of drifting objects in pelagic fisheries in the southeastern Caribbean. *Mar. Resour. and Environ. Manage. Program report.* Cave Hill, Barbados, Univ. West Indies.
- Goni, G. J. et Johns, W. E., 2001. A Census of North Brazil Current Rings Observed from TOPEX/POSEIDON Altimetry: 1992-1998. *Geophys. Res. Lett.* 28(1): 1-4.
- Gooding, R. M. et Magnuson, J. J., 1967. Ecological significance of a drifting object to pelagic fishes. *Pac. Sci.* 21: 486-497.
- Goodyear, C. P., 2002a. Integration of habitat preference into population abundance indices: Robustness tests using simulated data. *Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT* 54(3): 846-868.

- Goodyear, C. P., 2002b. Spatiotemporal distribution of longline CPUE and sea surface temperature for Atlantic marlin. *Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT* 54(3): 834-845.
- Goodyear, C. P., Farber, M. I. et Prince, E. D., 2001. Analyses of the possible magnitude of the U.S. recreational blue marlin and white marlin harvest. *Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT* 53: 205-215.
- Goodyear, P. C., 2003. Blue marlin mean length: simulated response to increasing fishing mortality. *Mar. Freshwat. Res.* 54(4): 401-408.
- Grandperrin, R., 1975. Structures trophiques aboutissant aux thons de longue ligne dans le Pacifique sud-ouest tropical, PhD thesis, Univ. Aix-Marseille II, Orstom Paris: 296p.
- Graves, J., 1977. Photographic method for measuring spacing and density within pelagic fish schools at sea. *Fish. Bull. NMFS/NOAA* 75(1): 230-234.
- Graves, J. E., Kerstetter, D. W. et Prince, E. D., 2003. Habitat preferences of istiophorid billfishes in the western North Atlantic: Applicability of archival tag data to habitat-based stock assessment methodologies. *Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT* 55(2): 594-602.
- Graves, J. E. et McDowell, J. R., 2001. A genetic perspective on the stock structures of blue marlin and white marlin in the Atlantic Ocean. *Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT* 53: 180-187.
- Greenblatt, P. R., 1979. Associations of tuna with objects in the Eastern tropical Pacific. *Fish. Bull.* 77(1): 147-155.
- Greene, C. H., Stanton, T. K., Wiebe, P. H. et McClatchie, S., 1991. Acoustic estimates of Antarctic krill. *Nature* 349: 110.
- Greene, C. H. et Wiebe, P. H., 1997. Acoustic visualization of three-dimensional animal aggregation in the ocean. In: *Animal groups in three dimensions*. J. K. Parrish and W. M. Hamner. Cambridge, Cambridge University Press. pp. 61-67.
- Greze, V. N. et Bileva, O. K., 1979. Zooplankton and its structure in the pelagic zone of the Caribbean Sea. *Biol. Morya* 2: 3-10.
- Grillet, M. E., Legendre, P. et Borcard, D., 2002. Community structure of neotropical wetland insects in Northern Venezuela. I. Temporal and environmental factors. *Archiv für Hydrobiologie* 155(3): 413-436.
- Grünbaum, D. et Okubo, A., 1994. Modelling social animal aggregations. In: *Frontiers in Mathematical Biology*. S. A. Levin. Berlin, Germany, Springer-Verlag. pp. 296-325.
- Guiblin, P., Rivoirard, J. et Simmonds, E. J., 1996. Abundance and variance of Orkney-Shetland herring using geostatistics. *ICES CM* 1996/D:15.
- Guillou, A., Lagin, A., Lebeau, A., Priour, D., Repecaud, M., Reynal, L., Sacchi, J. et Taquet, M., 2000. Démarche d'amélioration des DCP à la Martinique. In: J. Y. Le Gall, P. Cayré and M. Taquet *Tuna Fishing and Fish Aggregating Devices Symposium, Actes Colloq. 28*, Ed. Ifremer, Trois Ilets, Martinique, pp. 213-229.
- Haidvogel, D. B., Blanton, J., Kindle, J. C. et Lynch, D. R., 2000. Coastal ocean modeling: processes and real-time systems. *Oceanography* 13(1): 35-46.

- Hall, M., 1992. The association of tunas with floating objects and dolphins in the Eastern Pacific ocean: VII. Some hypotheses on the mechanisms governing the association of tunas with floating objects and dolphins. Background document for the International Workshop on the Ecology and Fisheries for Tunas Associated with Floating Objects. La Jolla, California, IATTC, 6p.
- Hall, M., Lennert-Cody, C., Garcia, M. et Arenas, P., 1999. Characteristics of floating objects and their attractiveness for tunas. In: M. D. Scott, W. H. Bayliff, C. E. Lennert-Cody and K. M. Schaefer (Eds), Proceedings of the International Workshop on the Ecology and Fisheries for Tunas Associated with Floating Objects, IATTC Special Report 11, La Jolla, California, pp. 396–446.
- Hallier, J. P., 1994. Purse seine fishery on floating objects: What kind of fishing effort? What kind of abundance indices? IPTP Collect. Vol. 8: 192-198.
- Hallier, J. P. et Parajua, J. I., 1999. Review of tuna fisheries on floating objects in the Indian Ocean. In: M. D. Scott, W. H. Bayliff, C. E. Lennert-Cody and K. M. Schaefer (Eds), Spec. Rep. IATTC, 11, pp. 195-221.
- Hampton, J. et Bailey, K., 1999. Fishing for tunas associated with floating objects: Review of the western pacific fishery. Spec. Rep. IATTC 11: 222-284.
- Haralabous, J. et Georgakarakos, S., 1996. Artificial neural networks as a tool for species identification of fish schools. ICES J. Mar. Sci. 53(2): 173-180.
- Harlan, J. A., Swearer, S. E., Leben, R. R. et Fox, C. A., 2002. Surface circulation in a Caribbean island wake. Cont. Shelf Res. 22(3): 417-434.
- Hartigan, J. A. et Wong, M. A., 1979. A K-means clustering algorithm. Applied Statistics 28: 100-108.
- Harvey, E., Cappo, M., Shortis, M., Robson, S., Buchanan, J. et Speare, P., 2003. The accuracy and precision of underwater measurements of length and maximum body depth of southern bluefin tuna (*Thunnus maccoyii*) with a stereo-video camera system. Fish. Res. 63(3): 315-326.
- Haury, L. R., McGowan, J. A. et Wiebe, P. H., 1978. Patterns and processes in the time-space of plankton distributions. In: J. H. Steele (Ed.), NATO Conference on Marine Biology, NATO Conf. Ser., Plenum Press, Erice (Italy), pp. 277-327.
- Helfman, G. S., 1993. Fish behaviour by day, night and twilight. In: Behaviour of teleost fishes, 2nd edn. T. J. Pitcher (Ed.). London, Chapman and Hall. pp. 479-512.
- Hellweger, F. L. et Gordon, A. L., 2002. Tracing Amazon River water into the Caribbean Sea. J. Mar. Res. 60(4): 537-549.
- Hewitt, J. E., Thrush, S. F., Legendre, P., Funnell, G. A., Ellis, J. et Morrison, M., 2004. Mapping of Marine Soft-Sediment Communities: Integrated Sampling for Ecological Interpretation. Ecol. Appl. 14(4): 1203-1216.
- Hiatt, R. W. et Brock, V. E., 1948. On the herding of prey and schooling of the black skipjack. Pacific Sci. 2: 297-298.
- Hideyuki, T., Matsuda, A., Takagi, N. et Akamatsu, T., 2005. Quantitative survey of fish schools near artificial reefs by the optical-acoustic system (FISCHOM). Fisheries engineering 41(3): 261-265.

- Hilborn, R. et Walters, C. J., 1992. Quantitative fisheries stock assessment: choice dynamics and uncertainty. New York, Chapman and Hall, 570p.
- Hill, K. T., Cailliet, G. M. et Hill., K. T., 1989. A comparative analysis of growth zones in four calcified-structures of Pacific blue marlin, *Makaira nigricans*. Fish. Bull. 87: 829-843.
- Hobson, L. A. et Lorenzen, C. J., 1972. Relationship of chlorophyll maximum to density structure in the Atlantic Ocean and Gulf of Mexico. Deep Sea Research 19: 297-306.
- Holland, K. N., 1996. Biological aspects of the association of tunas with FADs. SPC FAD Info. Bull. 2: 2-7.
- Holland, K. N., Brill, R. W. et Chang, R. K. C., 1990. Horizontal and vertical movements of yellowfin and bigeye tuna associated with fish aggregating devices. Fish. Bull. 88(3): 493-507.
- Holland, K. N., Jaffe, A. et Cortez, W., 2000. The Fish Aggregating Device system of Hawaii. In: M. Taquet (Eds), Tuna Fishing and Fish Aggregating Devices Symposium, Actes Colloq. 28, Ifremer, Trois Ilets, Martinique, pp. 55-62.
- Holm, S., 1979. A simple sequentially rejective multiple test procedure. Scandinavian Journal of Statistics 6: 65-70.
- Hooper, E., Condit, R. et Legendre, P., 2002. Responses of 20 native tree species to reforestation strategies for abandoned farmland in Panama. Ecological Applications 12(6): 1626-1641.
- Hopkins, T. L., 1982. The vertical distribution of zooplankton in the Gulf of Mexico. Deep Sea Research 29: 1069-1083.
- Horne, J. K., 2000. Acoustic approaches to remote-species identification: a review. Fish. Oceanogr. 9: 356-371.
- Houghton, R. G., 1987. The consistency of the spatial distributions of young gadoids with time. ICES CM 1987/D:15.
- Hu, C., Montgomery, E. T., Schmitt, R. W. et Muller-Karger, F. E., 2004. The dispersal of the Amazon and Orinoco river water in the Tropical Atlantic and Caribbean Sea: Observation from space and S-PALACE floats. Deep Sea Research 51: 10-11.
- Hu, C., Muller-Karger, F. E., Biggs, D. C., Carder, K. L., Nababan, B., Nadeau, D. et Vanderbloemen, J., 1993. Comparison of ship and satellite bio-optical measurements on the continental margin of the NE Gulf of Mexico. International Journal of Remote Sensing 24: 2597-2612.
- Humborstad, O. B., Noettestad, L., Loekkeborg, S. et Rapp, H. T., 2004. RoxAnn bottom classification system, sidescan sonar and video-sledge: spatial resolution and their use in assessing trawling impacts. ICES J. Mar. Sci. 60(1): 53-63.
- Hunter, J. R. et Mitchell, C. T., 1967. Association of fishes with flotsam in the offshore waters of Central America. Fish Bull. 41(3): 427-34.
- Hunter, J. R. et Mitchell, C. T., 1968. Field experiments on the attraction of pelagic fish to floating objects. J. Cons. Int. Explor. Mer 41(3): 427-434.

- ICCAT, 1998. 1997 SCRS detailed report on bigeye tuna. Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT 48: 109-176.
- ICCAT, 2001. Report of the Fourth ICCAT Billfish Workshop. Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT 53(1): 1-130.
- ICCAT, 2005. Yellowfin Tuna Executive Summary. Report of the Standing Committee on Research and Statistics. Madrid, Spain, ICCAT, 49-55p.
- ICES, 1998. Report of the Working Group on Fisheries Acoustics, Science and Technology. ICES CM 1998/B:4: 23-37.
- Idyll, C. P. et DeSylva, D. P., 1963. Synopsis of biological data on the blackfin tuna, *Thunnus atlanticus* (Lesson, 1830) (Western Atlantic). FAO Fish. Rep. 6: 671-770.
- Iles, T. D. et Sinclair, M., 1982. Atlantic herring, stock discreteness and abundance. Science 215: 627-633.
- Isaaks, E. et Strivastava, R., 1989. An introduction to applied geostatistics. Oxford, Oxford University Press, 561p.
- Itano, D. G. et Holland, K. N., 2000. Movement and vulnerability of bigeye (*Thunnus obesus*) and yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) in relation to FADs and natural aggregation points. Aquat. Living Resour. 13(4): 213-223.
- Iversen, R. T. B., 1967. Response of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) to underwater sound. In: Marine Bioacoustics. W. N. Tavolga. New York, Pergamon Press. pp. 105-121.
- Iversen, R. T. B., 1969. Auditory thresholds in the scombrid fish *Euthynnus affinis* with comments on the use of sound in tuna fishing. FAO Fish. Rep. 62(3): 849-859.
- Jefferts, K., Burczynski, J. et Percy, W. G., 1987. Acoustical assessment of squid (*Loligo opalescens*) off the Central Oregon coast. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 44: 1261-1267.
- Jickells, T. D., Dorling, S., Deuser, W. G., Church, T. M., Arimoto, R. et Prospero, J. M., 1998. Air-borne dust fluxes to a deep water sediment trap in the Sargasso Sea. Global Biogeochemical Cycles 12(2): 311-320.
- Johns, W. E., Lee, T. N., Schott, F. A., Zantopp, J. et Evans, R. H., 1990. The North Brazil Current retroflexion: Seasonal structure and eddy variability. J. Geophys. Res. 95(22): 22 103-22 120.
- Johns, W. E., Townsend, T. L., Fratantoni, D. M. et Wilson, W. D., 2002. On the Atlantic inflow to the Caribbean Sea. Deep-Sea Res. 49(1): 211-243.
- Josse, E., 1992. Different ways of exploiting tuna associated with fish aggregating devices in French Polynesia. In: International workshop on the ecology and fisheries for tuna associated with floating objects and on the assessment issues arising from the association of tuna with floating objects, Inter-Am. Trop. Tuna Comm., La Jolla, California.
- Josse, E., Bach, P. et Dagorn, L., 1998. Simultaneous observations of tuna movements and their prey by sonic tracking and acoustic surveys. Hydrobiologia 371-372(1-3): 61-69.

- Josse, E. et Bertrand, A., 2000. In situ acoustic target strength measurements of tuna associated with a fish aggregating device. *ICES J. Mar. Sci.* 57(4): 911-918.
- Josse, E., Bertrand, A. et Dagorn, L., 1999. An acoustic approach to study tuna aggregated around fish aggregating devices in French Polynesia: methods and validation. *Aquat. Living Resour.* 12(5): 303-313.
- Josse, E., Dagorn, L. et Bertrand, A., 2000. Typology and behaviour of tuna aggregations around fish aggregating devices from acoustic surveys in French Polynesia. *Aquat. Living Resour.* 13: 183-192.
- Kajiwara, Y., Iida, K. et Kamei, Y., 1990. Measurement of target strength for the flying squid (*Ommastrephes bartrami*). *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* 41: 205-212.
- Kakuma, S., 2000a. Current, catch and weight composition of yellowfin tuna with FADs off Okinawa island, Japan. In: J. Y. Le Gall, P. Cayré and M. Taquet Tuna Fishing and Fish Aggregating Devices Symposium, Actes Colloq. 28, Ed. Ifremer, Caribbean-Martinique, pp. 492-501.
- Kakuma, S., 2000b. Synthesis on moored FADs in the North West Pacific region. In: M. Taquet (Eds), Tuna Fishing and Fish Aggregating Devices Symposium, Actes Colloq. Ifremer 28, Ifremer, Caribbean-Martinique, pp. 63-77.
- Kelly, P. S., Lwiza, K. M. M., Cowen, R. K. et Goni, G. J., 2000. Low-salinity pools at Barbados, West Indies: Their origin, frequency, and variability. *J. Geophys. Res.* 105(C8): 19699-19708.
- Kieser, R., Mulligan, T. J., Richards, L. J. et Leaman, B. M., 1993. Bias correction of rockfish school cross section widths from digitized echo sounder data. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 50(8): 1801-1811.
- Kinder, T. H., 1983. Shallow currents in the Caribbean Sea and Gulf of Mexico as observed with satellite tracked drifters. *Bull. Mar. Sci.* 33: 239-246.
- Kingsford, M., Leis, J., Shanks, A., Lindeman, K., Morgan, S. et Pineda, J., 2002. Sensory environments, larval abilities and local self-recruitment. *Bull. Mar. Sci.* 70(1): 341-375.
- Kingsford, M. J., 1992. Drift algae and small fish in coastal waters of northeastern New Zealand. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 80(1): 41-55.
- Kingsford, M. J., 1993. Biotic and abiotic structure in the pelagic environment: Importance to small fishes. *Bull. Mar. Sci.* 53(2): 393-415.
- Kingsford, M. J., 1995. Drift algae: a contribution to near-shore habitat complexity in the pelagic environment and an attractant for fish. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 116: 297-301.
- Kingsford, M. J. et Choat, J. H., 1986. Influence of surface slicks on the distribution and onshore movements of small fish. *Mar. Biol.* 91: 161-171.
- Klawe, W. L. B. et Shimada, B. M., 1959. Young scombroid fishes from Gulf of Mexico. *Bull. Mar. Sci. Gulf. Carib.* 9: 100-105.
- Klima, E. et Wickham, D., 1971. Attraction of coastal pelagic fishes with artificial structures. *Trans. Am. Fish. Soc.* 100(1): 86-99.

- Klimley, A. P. et Holloway, C. F., 1999. School fidelity and homing synchronicity of yellowfin tuna, *Thunnus albacares*. Mar. Biol. 133(2): 307-317.
- Kloser, R. J., Ryan, T., Sakov, P., Williams, A. et Koslow, J. A., 2002. Species identification in deep water using multiple acoustic frequencies. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 59: 1065-77.
- Knudsen, F. R., Fosseidengen, J. E., Oppedal, F., Karlsen, O. et Ona, E., 2004. Hydroacoustic monitoring of fish in sea cages: target strength (TS) measurements on Atlantic salmon (*Salmo salar*). Fish. Res. 69(2): 205-209.
- Koestler, A., 1967. The Ghost in the Machine. New York, Macmillan, 400p.
- Kojima, S., 1960. Fishing for dolphins in the Western part of the Japan Sea – VI. Behaviors of fish gathering around bamboo rafts. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 26(4): 383–388.
- Korneliussen, R. J. et Ona, E., 2003. Synthetic echograms generated from the relative frequency response. ICES J. Mar. Sci. 60: 636-40.
- Krause, D. C., 1998. Implications of a fractal distribution of plankton patchiness, 142: 220-232. Workshop Rep. IOC 142: 220-232.
- Kuhn, T. S., 1962. The Structure of Scientific Revolutions. Chicago, Chicago University Press, 284p.
- Lanco Bertrand, S., 2005. Analyse comparée des dynamiques spatiales des poissons et des pêcheurs : mouvements et distribution dans la pêcherie d'anchois (*Engraulis ringens*) du Pérou. Département d'Halieutique, Thèse de doctorat, ENSAR: 195p.
- Lawson, G. L., Wiebe, P. H., Ashjian, C. J., Gallager, S. M., Davis, C. S. et Warren, J. D., 2004. Acoustically-inferred zooplankton distribution in relation to hydrography west of the Antarctic Peninsula. Deep Sea Research 51: 17-19.
- Le Borgne, R. et Rodier, M., 1997. Net zooplankton and the biological pump: a comparison between the oligotrophic and mesotrophic equatorial Pacific. Deep Sea Res. II 44: 2003-2023.
- Le Guen, J. C. et Sagakawa, G. T., 1973. Apparent growth of yellowfin tuna from the eastern Atlantic Ocean. Fish Bull. 71: 175-187.
- Lebourges-Dhaussy, A., Marchal, E., Menkés, C., Champalbert, G. et Biessy, B., 2000. *Vinciguerria nimbaria* (micronekton), environment and tuna: their relationships in the Eastern Tropical Atlantic. Oceanol. acta 23(4): 515-528.
- Legendre, L. et Demers, S., 1984. Towards Dynamic Biological Oceanography and Limnology. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 41: 2-19.
- Legendre, P. et Anderson, M. J., 1999. Distance-based redundancy analysis: testing multispecies responses in multifactorial ecological experiments. Ecological Monographs 69(1): 1-24.
- Legendre, P. et Legendre, L., 1998. Numerical Ecology. Developments in Environmental Modelling 20. Amsterdam, Elsevier, 853p.

- Legendre, P., Planas, D. et Auclair, M. J., 1984. Succession des communautés de gastéropodes dans deux milieux différant par leur degré d'autrophisation. *Can. J. Zool.* 62: 2317-2327.
- Lehodey, P., 2001. The pelagic ecosystem of the tropical Pacific Ocean: dynamic spatial modelling and biological consequences of ENSO. *Prog. Oceanogr.* 49: 1-4.
- Lehodey, P., Andre, J. M., Bertignac, M., Hampton, J., Stoens, A., Menkes, C., Memery, L. et Grima, N., 1998. Predicting skipjack tuna forage distributions in the equatorial Pacific using a coupled dynamical bio-geochemical model. *Fish. Oceanogr.* 7: 3-4.
- Lehodey, P., Chai, F. et Hampton, J., 2003. Modelling climate-related variability of tuna populations from a coupled ocean-biogeochemical-populations dynamics model. *Fish. Oceanogr.* 12: 4-5.
- Lenes, J. M., Walsh, J. J., Otis, D. B. et Carder, K. L., 2005. Iron fertilization of *Trichodesmium* off the west coast of Barbados: A one-dimensional numerical model. *Deep Sea Research* 52(6): 1021-1041.
- Lennert-Cody, C. E. et Hall, M. A., 2000. The development of the purse seine fishery on drifting Fish Aggregating Devices in the Eastern Pacific Ocean: 1992-1998. In: J. Y. Le Gall, P. Cayré and M. Taquet (Eds), *Tuna Fishing and Fish Aggregating Devices Symposium, Actes Colloq. 28, Ifremer, Trois Ilets, Martinique*, pp. 78-107.
- Leproux, F., 2000. Evolution technologique des DCP en Polynésie Française. In: M. Taquet (Eds), *Tuna Fishing and Fish Aggregating Devices Symposium, Actes Colloq. 28, Ifremer, Trois Ilets, Martinique*, pp. 290-303.
- Levin, S. A., 1991. The problem of relevant detail. In: *Differential equations models in biology, epidemiology and ecology, proceedings, Claremont 1990*. M. Martelli (Eds), *Lecture Notes in Biomathematics 92*. Berlin, Germany, Springer-Verlag.
- Levin, S. A., 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73(6): 1943-1967.
- Levin, S. A., 1997. Conceptual and methodological issues in the modeling of biological aggregations. In: *Animal Groups in Three Dimensions*. J. K. Parrish and W. M. Hamner (eds). New York, Cambridge University Press. pp. 247-256.
- Lewis, M., 1994. Spatial coupling of plant and herbivore dynamics: the contribution of herbivore dispersal to transient and persistent "waves" of damage". *Theor. Popul. Biol.* 45: 277-312.
- Longhurst, A., 1998. *Ecological Geography of the Sea*. London, Academic Press, 398p.
- Love, R. H., 1977. Target strength of an individual fish at any aspect. *J. Acoust. Soc. Am.* 62: 1397-1403.
- MacCall, A. D., 1990. *Dynamic geography of marine fish populations*. Seattle, University of Washington Press, 153p.
- MacLennan, D. N., Fernandes, P. G. et Dalen, J., 2002. A consistent approach to definitions and symbols in fisheries acoustics. *ICES J. Mar. Sci.* 59: 365-369.
- Mahevas, S., 2004. *Modèles Linéaires Généralisés*. Document de cours ENSAR. Nantes, Ifremer, 70p.

- Mahon, R., 1993. Lesser Antilles. In: Marine fishery resources of the Antilles: Lesser Antilles, Puerto Rico and Hispaniola, Jamaica, Cuba. FAO Fish. Tech. Pap. Rome, FAO. pp. 2-78.
- Mair, A. M., Fernandes, P. G., Lebourges-Dhaussy, A. et Brierley, A. S., 2005. An investigation into the zooplankton composition of a prominent 38-kHz scattering layer in the North Sea. *J. Plankton Res.* 27(7): 623-633.
- Major, P. F., 1978. Predator-prey interactions in two schooling fishes, *Caranx ignobilis* and *Stolephorus purpureus*. *Anim. Behav.* 26: 760-778.
- Mann, K. H. et Lazier, J. R. N., 1993. Physical oceanography, food chains and fish stocks, a review. *ICES J. Mar. Sci.* 50: 105-119.
- Maravelias, C. D. et Haralabous, J., 1995. Spatial distribution of herring in the Orkney/Shetland area (northern North Sea): A geostatistical analysis. *Neth. J. Sea Res.* 34(4): 319-329.
- Marcano, J. S., Larez, A., Gutierrez, X., Alio, J. J., Salazar, H. et Marquez, M., 2004. Incidental catch of billfish and other species by Venezuelan longline vessels in the Caribbean Sea and western Atlantic Ocean: Period: 1986-2000. *Cienc. Mar.* 30(1B): 201-217.
- Marcano, J. S., Larez, A., Gutierrez, X., Salazar, H., Marquez, M. et Sayegh, J., 2002. Tuna fisheries for small longline in the Atlantic Ocean and Caribbean Sea during 1986-2000. *Bol. Inst. Oceanogr. Venez.* 41: 1-2.
- Marchal, E., Gerlotto, F. et Stequert, B., 1993. On the relationship between scattering layer, thermal structure and tuna abundance in the eastern Atlantic equatorial current system. *Oceanol. Acta* 16: 261-272.
- Marchal, E. et Lebourges, A., 1996. Acoustic evidence for unusual diel behaviour of a mesopelagic fish (*Vinciguerria nimbaria*) exploited by tuna. *ICES J. Mar. Sci.* 53: 443-447.
- Marcille, J., 1985. Tuna resources of the Lesser Antilles. Present state of fishing and prospects for development. *FAO Fish. Circ.* 787: 1-34.
- Marsac, F. et Cayré, P., 1998. Telemetry applied to behaviour analysis of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*, Bonnaterre, 1788) movements in a network of fish aggregating devices. *Hydrobiologia* 371/372: 155-171.
- Marsac, F., Fonteneau, A. et Ménard, F., 2000. Drifting FADs used in tuna fisheries: an ecological trap? In: J. Y. Le Gall, P. Cayré and M. Taquet Tuna Fishing and Fish Aggregating Devices Symposium, Actes Colloq. Ed. Ifremer, Trois Ilets, Martinique, pp. 537-552.
- Marshall, C. T. et Frank, K. T., 1994. Geographic responses of groundfish to variation in abundance: methods of detection and their implication. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*(51): 808-816.
- Massuti, E., Morales-Nin, B. et Deudero, S., 1999. Fish fauna associated with floating objects sampled by experimental and commercial purse nets. *Sci. Mar.* 63: 3-4.

- Matheron, G., 1971. The theory of regionalised variables and its applications. Les Cahiers du Centre de Morphologie Mathématique 5. Fontainebleau, Centre de Géostatistique, ENSMP.
- Matheron, G., 1981. La sélectivité des distributions. Note N-686. Fontainebleau, France, Centre de Géostatistique. Ecole des Mines de Paris, 45p.
- Matsumoto, W. M., Kazama, T. K. et Aasted, D. C., 1981. Anchored Fish Aggregating Devices in Hawaiian Waters. *Marine Fisheries Review* 43(9): 1-13.
- Maury, O., 1998. Modélisation spatiale en halieutique. Approche par simulateur sous SIG. Application à la modélisation hiérarchique de la population de thons albacore (*Thunnus albacares*) de l'Atlantique tropical. Département d'Halieutique, Thèse de doctorat, ENSAR (France): 354p.
- May, J. L. et Blaber, S. J. M., 1989. Benthic and pelagic fish biomass of the upper continental slope off eastern Tasmania. *Mar. Biol.* 101(1): 11-25.
- McClelland, J. W., Holl, C. M. et Montoya, J. P., 2003. Relating low delta super(15)N values of zooplankton to N sub(2)-fixation in the Tropical North Atlantic: insights provided by stable isotope ratios of amino acids. *Deep Sea Research* 50(7): 849-861.
- McCullagh, P. et Nelder, J. A., 1999. *Generalized Linear Models*. 2nd Edition. Chapman & Hall/CRC, 511p.
- McFarland, W. et Moss, S. A., 1967. Internal Behavior in Fish Schools. *Science* 156: 260-262.
- McFarland, W. et Okubo, A., 1997. Metabolic models of fish school behavior - the need for quantitative observations. In: *Animal groups in three dimensions*. J. K. Parrish and W. M. Hamner. Cambridge, Cambridge University Press. pp. 301-312.
- Meillat, M., 2002. Développement et mise au point d'un nouveau système d'échantillonnage : le chalut scientifique à mésopelagos. *Poster présenté au premier colloque du défi golfe de Gascogne*. Ifremer, <http://www.ifremer.fr/gascogne/actualite/colloque/colloque-GG-12-2002.htm>.
- Ménard, F. et Marchal, E., 2003. Foraging behaviour of tuna feeding on small schooling *Vinciguerria nimbaria* in the surface layer of the equatorial Atlantic Ocean. *Aquat. Living Resour.* 16(3): 231-238.
- Michel, H. B., Foyo, M. et Haagensen, D. A., 1976. Caribbean zooplankton. Part 1. Siphonophora, Heteropoda, Copepods, Euphausiacea, Chaetognatha and Salpidae. Part 2. Thecosomata. Report of the Rosenstiel School of Marine and Atmospheric Science FR--6-76. Miami, Miami University.
- Misund, O. A., 1993. Dynamics of moving masses: variability in packing density, shape and size among herring, spart and saithe schools. *ICES J. Mar. Sci.* 50: 145-160.
- Misund, O. A., 1997. Underwater acoustics in marine fisheries and fisheries research. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 7: 1-34.
- Misund, O. A., Aglen, A. et Frønæs, E., 1995. Mapping the shape, size and density of fish schools by echo integration and a high-resolution sonar. *ICES J. Mar. Sci.* 52: 11-20.

- Misund, O. A. et Floen, S., 1993. Packing density structure of herring schools. In: C. S. Wardle and C. E. Hollingworth (Eds), *Proceeding of Conference ICES Symp. on Fish Behaviour in Relation to Fishing Operations*, Bergen (Norway), 11-13 Jun 1992.
- Mitchell, C. T. et Hunter, J. R., 1970. Fishes associated with drifting kelp, *Macrocystis pyrifera*, off the coast of southern California and northern Baja California. *Calif. Fish Game* 56(4): 288-297.
- Mitson, R. B., Simard, Y. et Goss, C., 1996. Use of a two-frequency algorithm to determine size and abundance of plankton in three widely spaced locations. *ICES J. Mar. Sci.* 53: 209-215.
- Moarii, G. et Leproux, F., 1996. The drop-stone technique used by artisanal fishermen in French Polynesia. *SPC Fish Aggregating Device Inform. Bull.* 1: 16–18.
- Mohammed, E., 2004. Reconstructing fisheries catches and fishing effort for the southeastern Caribbean (1940-2001): General methodology. In: D. Zeller, S. Booth, E. Mohammed and D. Pauly *From Mexico to Brazil: central Atlantic fisheries catch trends and ecosystem models*, *Fish. Cent. Res. Rep.* 11, pp. 11-20.
- Molinari, R. L. et Johns, E., 1994. Upper layer temperature structure of the western tropical Atlantic. *J. Geophys. Res.* 99(18): 18 225-18 233.
- Moore, C. A., Farmer, C. T. et Zika, R. G., 1993. Influence of the Orinoco River on hydrogen peroxide distribution and production in the eastern Caribbean. *J. Geophys. Res.* 98(C2): 2289-2298.
- Moose, P. H. et Ehrenberg, J. E., 1971. An expression for the variance of abundance estimates using a fish echo integrator. *J. Fish. Res. Board Can.* 28: 1293-301.
- Morales-Nin, B., Cannizzaro, L., Massuti, E., Potoschi, A. et Andaloro, F., 2000. An overview of the FADs fishery in the Mediterranean Sea. In: J. Y. Le Gall, P. Cayré and M. Taquet *Tuna Fishing and Fish Aggregating Devices Symposium, Actes Colloq.* 28, Ed. Ifremer, Trois Ilets, Martinique, pp. 184-207.
- Morell, J. M. et Corredor, J. E., 2001. Photomineralization of fluorescent dissolved organic matter in the Orinoco River plume: Estimation of ammonium release. *J. Geophys. Res.* 106(C8): 807-16.
- Morice, J. et Cadenat, J., 1952. Distribution of fish species in the French West Indies. In: *Fisheries in the Caribbean*, *Carib. Comm. Cent. Secr. Rep. Fish. Conf.*, pp. 102-122.
- Morin, E., 1977. *La méthode. 1. La nature de la Nature*. Paris, Le Seuil.
- Moser, M. L., Auster, P. J. et Bichy, J. B., 1998. Effects of mat morphology on large Sargassum-associated fishes: observations from a remotely operated vehicle (ROV) and free-floating video camcorders. *Environ. Biol. Fishes* 51(4): 391-398.
- Muino, R., Carrera, P., Petitgas, P., Beare, D. J., Georgakarakos, S., Haralambous, J., Iglesias, M., Liorzou, B., Masse, J. et Reid, D. G., 2003. Consistency in the correlation of school parameters across years and stocks. *ICES J. Mar. Sci.* 60(1): 164-175.
- Muller-Karger, F. E., 1990. A coastal zone color scanner (CZCS) analysis of the variability in pigment distribution in the southeastern Caribbean region. *FAO FI/TCP/RLA/8963-field-doc-4*. Bridgetown (Barbados), FAO.

- Muller-Karger, F. E. et Aparicio Castro, R., 1994. Mesoscale processes affecting phytoplankton abundance in the southern Caribbean Sea. *Cont. Shelf Res.* 14: 2-3.
- Muller-Karger, F. E., McClain, C. R. et Richardson, P. L., 1988. The dispersal of the Amazon's water. *Nature* 333: 56-58.
- Muller-Karger, F. E., Richardson, P. L. et McGillicuddy, D., 1995. On the offshore dispersal of the Amazon's plume in the North Atlantic: Comments on the paper by A. Longhurst, "Seasonal cooling and blooming in tropical oceans". *Deep Sea Research* 42: 11-12.
- Murawski, S. A. et Finn, J. T., 1988. Biological bases for mixed species fisheries: species co-distribution in relation to environmental and biotic variables. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 45: 1720–1735.
- Musyl, M. K., Brill, R. W., Boggs, C. H., Curran, D. S., Kazama, T. K. et Seki, M. P., 2003. Vertical movements of bigeye tuna (*Thunnus obesus*) associated with islands, buoys, and seamounts near the main Hawaiian Islands from archival tagging data. *Fish. Oceanogr.* 12(3): 152-169.
- Myers, R. A. et Cadigan, N. G., 1995. Was an increase in natural mortality responsible for the collapse of northern cod? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 52: 1274–1285.
- Myers, R. A. et Stokes, K., 1989. Density dependent habitat utilization of groundfish and the improvement of research surveys. *ICES CM* 1989/D:15.
- Nakamae, A., 1991. Artificial reef projects in Japan. In: *Symposium on Artificial Reefs and Fish Aggregating Devices as Tools for the Management and Enhancement of Marine Fishery Resources*, Rapa Report 1991/11, pp. 244-250.
- Navarro, A., Corredor, J. E., Morell, J. et Armstrong, R. A., 2000. Distribution of the cyanophyte *Trichodesmium* (Oscillatoriaceae) in the eastern Caribbean Sea: influence of the Orinoco River. *Revista De Biologia Tropical* 48 Suppl. 1: 115-124.
- Nero, R. W. et Magnuson, J. J., 1989. Characterization of patches along transects using high-resolution 70-kHz integrated acoustic data. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 46(12): 2056-2064.
- Nero, R. W., Magnuson, J. J., Brandt, S. B., Stanton, T. K. et Jech, J. M., 1990. Finescale biological patchiness of 70 kHz acoustic scattering at the edge of the Gulf Stream - EchoFront 85. *Deep Sea Res.* 37(6A): 999-1016.
- Nøttestad, L., Aksland, M., Betelstad, A. K., Fernø, A., Johannessen, A. et Misund, O. A., 1996. Schooling dynamics of the Norwegian spring spawning herring (*Clupea harengus* L.) in coastal spawning area. *Sarsia* 80: 277-84.
- Novarini, J. C. et Bruno, D. R., 1982. Effects of the sub-surface bubble layer on sound propagation. *J. acoust. Soc. Am.* 72: 501-514.
- Ohshimo, S., 1996. Acoustics estimation of biomass and school character of anchovy *Engraulis japonicus* in the East China Sea and the Yellow Sea. *Fisheries Sci.* 62: 344–349.
- Ohta, I. et Kakuma, S., 2005. Periodic behavior and residence time of yellowfin and bigeye tuna associated with fish aggregating devices around Okinawa Islands, as identified with automated listening stations. *Mar. Biol.* 146(3): 581-594.

- Okolodkov, Y. B., 2003. A review of Russian plankton research in the Mexico Gulf and the Caribbean Sea in the 1960-1980s. *Hidrobiologica* 13(3): 207-221.
- Oksanen, J., Kindt, R. et O'Hara, R. B. 2005. *vegan: Community Ecology Package*. v. version 1.6-9. <http://cc.oulu.fi/~jarioksa/>.
- Okubo, A., 1972. Preliminary report on mathematical modeling for swarming of small animals in motion (non-mathematical representation). Technical report 78, Reference 72-13, Chesapeake Bay Institute, The John Hopkins University, 34p.
- Okubo, A., 1986. Dynamical aspects of animal grouping: swarms, schools, flocks and herds. *Adv. Biophys.* 22: 1-94.
- Okubo, A., 2001. Introduction: The Mathematics of Ecological Diffusion. In: *Diffusion and ecological problems: Modern Perspectives*. Second Edition. S. A. Levin. Berlin, Springer-Verlag. pp. 1-9.
- Okubo, A. et Anderson, J. J., 1984. Mathematical models for zooplankton swarms: their formation and maintenance. In: *The Oceanography Report, EOS*. Washington, Amer. Geophys. Union. pp. 731-733.
- Okubo, A. et Chiang, H. C., 1974. An analysis of kinematics of swarming of *Anarete pritchardi* Kim (Diptera: Cecidomyiidae). *Res. Popul. Ecol.* 16: 1-42.
- Okubo, A., Chiang, H. C. et Ebbesmeyer, C. C., 1977. Acceleration field of individual midges, *Anarete pritchardi* Kim within a swarm. *Canad. Entomol.* 109(149-156).
- Okubo, A., Grünbaum, D. et Edelstein-Keshet, L., 2001. The Dynamics of Animal Grouping. In: *Diffusion and ecological problems: Modern Perspectives*. Second Edition. A. Okubo and S. A. Levin (Eds). Berlin, Springer-Verlag. pp. 197-237.
- Okubo, A. et Levin, S. A., 2001a. The Basics of Diffusion. In: *Diffusion and ecological problems: Modern Perspectives*. Second Edition. S. A. Levin. Berlin, Springer-Verlag. pp. 10-30.
- Okubo, A. et Levin, S. A., 2001b. *Diffusion and ecological problems: Modern Perspectives*. Second Edition. Berlin, Springer-Verlag, 467p.
- Olson, R. J. et Boggs, C. H., 1986. Apex Predation by Yellowfin Tuna (*Thunnus albacares*): Independent Estimates from Gastric Evacuation and Stomach Contents, Bioenergetics, and Cesium Concentrations. *Can. Bull. Fish. Aquat. Sci.* 43: 1760-1775.
- O'Neill, R. V., De Angelis, D. L., Waide, J. B. et Allen, T. F. H., 1986. *A hierarchical concept of ecosystems*. Princeton, Princeton University Press.
- Oxenford, H. A. et Hunte, W., 1983. Age and growth of dolphin, *Coryphaena hippurus*, as determined by growth rings in otoliths. *Fish. Bull.* 81(4): 906-909.
- Oxenford, H. A. et Hunte, W., 1986. A preliminary investigation of the stock structure of the dolphin, *Coryphaena hippurus*, in the Western Central Atlantic. *Fish. Bull.* 84(2): 451-459.
- Oxenford, H. A. et Hunte, W., 1999. Feeding habits of the dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) in the eastern Caribbean. *Sci. Mar.* 63: 3-4.

- Oxenford, H. A., Mahon, R. et Hunte, W., 1995. Distribution and relative abundance of flyingfish (Exocoetidae) in the eastern Caribbean. 1. Adults. Mar. Ecol. Prog. Ser. 117: 1-3.
- Pallarés, P., Delgado de Molina, A., Pianet, R., Ariz, J., Nordstrom, V., Dewals, P. et Lucas, V., 2003. Statistics of the main purse seine fleets fishing in the Indian Ocean (1981-2002). IOTC Proc. 6: 129-147.
- Pallarés, P., Fonteneau, A., Areso, J. J., Delgado de Molina, A. et Ariz, J., 2001. Analysis of large sets of the tropical purse seine fisheries in the Indian and Atlantic oceans. IOTC Proceedings 4: 34-42.
- Papi, F., 1992. General aspects. In: Animal Homing. F. Papi. London, Chapman and Hall. pp. 1-18.
- Parin, N. V. et Fedoryako, B. I., 1999. Pelagic fish communities around floating objects in the open ocean. Spec. Rep. IATTC 11: 447-458.
- Paris, C. B., Cowen, R. K., Lwiza, K. M. M., Wang, D.-P. et Olson, D. B., 2002. Multivariate objective analysis of the coastal circulation of Barbados, West Indies: implication for larval transport. Deep Sea Res. 49(8): 1363-1386.
- Parrish, J. K., 1988. Layering with depth in a heterospecific fish aggregation. Environmental Biology of Fishes 26: 79-85.
- Parrish, J. K. et Edelstein-Keshet, L., 1999. Complexity, pattern, and evolutionary trade-offs in animal aggregation. Science 284(5411): 99-101.
- Parrish, J. K., Hamner, W. M. et Prewitt, C. T., 1997. Introduction - From individuals to aggregations: Unifying properties, global framework, and the holy grails of congregation. In: Animal groups in three dimensions. J. K. Parrish and W. M. Hamner. Cambridge, Cambridge University Press. pp. 1-13.
- Partridge, B. L., 1981. Internal dynamics and interrelations of fish in schools. J. Comp. Physiol. 144: 313-25.
- Partridge, B. L., Johansson, J. et Kalish, J., 1983. The structure of schools of giant bluefin tuna in Cape Cod Bay. Env. Biol. Fish. 9(3/4): 253-262.
- Partridge, B. L., Pitcher, T. J., Cullen, J. M. et Wilson, J., 1980. The three dimensional structure of fish schools. Behav. Ecol. Sociobiol. 6: 277-88.
- Pattee, H. H., 1973. Hierarchy Theory: The Challenge of Complex Systems. New York, Braziller, 156p.
- Pauly, D., 1981. The relationship between gill surface area and growth performance in fish: a generalisation of von Bertalanffy's theory of growth. Rep. Mar. Res. 28(4): 251-282.
- Pearcy, W. G., 1983. SCOR symposium on methods of sampling micronekton. Biol. Oceanogr. 2: 2-4.
- Pelletier, D. et Parma, A. M., 1994. Spatial distribution of Pacific halibut (*Hippoglossus stenolepis*): An application of geostatistics to longline survey data. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 51(7): 1506-1518.

- Petitgas, P., 1993a. Geostatistics for fish stock assessments: A review and an acoustic application. *ICES J. Mar. Sci.* 50(3): 285-298.
- Petitgas, P., 1993b. Use of disjunctive kriging to model areas of high pelagic fish density in acoustic fisheries surveys. *Aquat. Living Resour.* 6(3): 201-209.
- Petitgas, P., 1994. Spatial strategies of fish populations. *ICES CM* 1994/d:14.
- Petitgas, P., 1997. Sole egg distribution in space and time characterised by a geostatistical model and its estimation variance. *ICES J. Mar. Sci.* 54(2): 213-225.
- Petitgas, P., 1998. Biomass-dependent dynamics of fish spatial distributions characterized by geostatistical aggregation curves. *ICES J. Mar. Sci.* 55(3): 443-453.
- Petitgas, P., 2000. On the clustering of fish schools at two scales and their relation with meso-scale physical structures. *ICES CM* 2000/K:25.
- Petitgas, P., 2001. Geostatistics in fisheries survey design and stock assessment: models, variances and applications. *Fish. Fish.* 2(3): 231-249.
- Petitgas, P., 2003. A method for the identification and characterization of clusters of schools along the transect lines of fisheries-acoustic surveys. *ICES J. Mar. Sci.* 60: 872-884.
- Petitgas, P., Diner, N., Georgakarakos, S., Reid, D., Aukland, R., Massé, J., Scalabrin, C., Iglesias, M., Muino, R. et Carrera, P., 1998. Sensitivity analysis of school parameters to compare schools from different surveys: A review of the standardisation task of the EC-FAIR programme CLUSTER. *ICES CM* 1998/J:23.
- Petitgas, P. et Lafont, T., 1997. EVA2: Estimation variance. Version 2, A geostatistical software on Windows 95 for the precision of fish stock assessment surveys. *ICES CM* 1997/Y:22.
- Petitgas, P. et Levenez, J. J., 1996. Spatial organization of pelagic fish: echogram structure, spatio-temporal condition, and biomass in Senegalese waters. *ICES J. Mar. Sci.* 53(2): 147-153.
- Petitgas, P., Massé, J., Beillois, P., Lebarbier, E. et Le Cann, A., 2003. Sampling variance of species identification in fisheries-acoustic surveys based on automated procedures associating acoustic images and trawl hauls. *ICES J. Mar. Sci.* 60: 437-445.
- Pianet, R., Nordstrom, V., Hervé, A., N'Goran Ya, N. et Diouf, T., 2005. Statistics on the FIS tuna fishery during the period 1991-2002. *Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT* 58(1): 208-229.
- Pierce, G. J. et Ollason, J. G., 1987. Eight reasons why optimal foraging theory is a complete waste of time. *Oikos* 49: 111-118.
- Pitcher, T. J., 1983. Heuristic definition of fish shoaling behaviour. *Anim. Behav.* 31(2): 611-613.
- Pitcher, T. J., 1995. The impact of pelagic fish behaviour on fisheries. *Sci. Mar.* 59: 295-306.
- Pitcher, T. J. et Parrish, J. K., 1993. Functions of shoaling behavior in teleosts. In: *Behavior of Teleost Fishes*. T. J. Pitcher (Ed.). London, Chapman and Hall. pp. 363-439.

- Pitcher, T. J. et Partridge, B. L., 1979. Fish school density and volume. *Mar. Biol.* 54(4): 383-394.
- Pitcher, T. J. et Wyche, C. J., 1983. Predator avoidance behaviour of sand-eel schools: why schools seldom split? In: *Predators and Preys in Fishes*. J. A. Ward (Ed.). The Hague, Junk. pp. 193-204.
- Potier, M. et Sadhotomo, B., 1995. Seiners fisheries in Indonesia. In: M. Potier and S. Nurhakim BIODYNEX: Biology, Dynamics, Exploitation of the Small Pelagic Fishes in the Java Sea, Pelfish, Jakarta, pp. 49-66.
- Potthoff, T. W. et Richards, W. J., 1970. Juvenile bluefin tuna, *Thunnus thynnus* (Linnaeus) and other scombrids taken in terns in the Dry Tortugas, Florida. *Bull. Mar. Sci.* 20: 389-413.
- Prigogine, I., 1996. *Les lois du chaos*. Paris, Flammarion, 126p.
- Prince, E. D., Lee, W. D. et Zwiefel, J. R., 1991. Estimating Age and Growth of Young Atlantic Blue Marlin *Makaira nigricans* from Otolith Microstructure. *Fish Bull.* 89: 441-459.
- Prospero, J. M. et Nees, R. T., 1986. Impact of the North African drought and El Nino on mineral dust in Barbados trade winds. *Nature* 320: 735-738.
- R Development Core Team. 2005. R: A language and environment for statistical computing. v. 2.1.1. <http://www.R-project.org>.
- Reid, D., Scalabrin, C., Petitgas, P., Masse, J., Aukland, R., Carrera, P. et Georgakarakos, S., 2000. Standard protocols for the analysis of school based data from echo sounder surveys. *Fish. Res.* 47: 2-3.
- Reid, D. G. et Simmonds, E. J., 1993. Image analysis techniques for the study of fish school structure from acoustic survey data. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 50(5): 886-893.
- Renard, D. et Bez, N. 2005. RGeoS: Geostatistical Package. R package v. 2.1.
- Reynal, L., Buurt (van), G. et Taquet, M., 2000. Perspectives de développement des DCP ancrés dans les Petites Antilles. L'exemple de trois îles : Guadeloupe, Martinique et Curaçao. In: M. Taquet (Eds), *Tuna Fishing and Fish Aggregating Devices Symposium, Actes Colloq. 28, Ifremer, Trois Ilets, Martinique*, pp. 36-54.
- Reynal, L., Chanterelle, J. et Lagin, A., sous presse-a. La pêche associée aux Dispositifs de Concentration de Poisson ancrés et sa localisation autour de la Martinique. *FAO Fish. Rep.*: 211-225.
- Reynal, L., Chantrel, J. et Lagin, A., sous presse-b. Premiers éléments sur la répartition spatio-temporelle de la pêche autour des DCP en Martinique. *FAO Fish. Rep.*: 198-210.
- Reynal, L., Lagin, A. et Gervain, P., sous presse-c. Sites d'implantation et conception des DCP ancrés en Martinique. *FAO Fish. Rep.*: 27-45.
- Ribeiro, P. J. J. et Diggle, P. J., 2001. geoR: a package for geostatistical analysis. *R-NEWS* 1(2): 15-18.

- Richards, L. J., Kieser, R., Mulligan, T. J. et Candy, J. R., 1991. Classification of fish assemblages based on echo integration surveys. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48(7): 1264-1272.
- Richards, W. J. et Bullis, H. R., 1978. Status of the knowledge on the biology and resources of the Blackfin Tuna (*Thunnus atlanticus*) (Pisces, scombridae). ICCAT Collect. Vol. Sci. Pap.: 130-141.
- Richards, W. J., Jossi, J. W. et McKenney, T. W., 1974. Interim report on the distribution and abundance of tuna and billfishes larvae collected during MARMAP operational test phase cruises I and II, 1972-1973. NMFS Southeast Fish. Cent. report. Miami, NMFS.
- Ripley, B. 2005. tree: Classification and regression trees. R package v. 1.0-19.
- Rivas, L. R., 1951. A preliminary review of the western North Atlantic fishes of the family Scombridae. *Bull. Mar. Sci. Gulf. Carrib.* 1: 209-230.
- Rivera, G. A. et Appeldoorn, R. S., 2000. Age and growth of dolphinfish, *Coryphaena hippurus*, off Puerto Rico. *Fish. Bull.* 98(2): 345-352.
- Rivoalen, J. J., Lagin, A., Norbert, M. H. et Reynal, L., sous presse. Relations taille-poids et fréquences de taille par catégorie commerciale des principales espèces capturées autour des DCP ancrés en Martinique. *FAO Fish. Rep.*: 179-196.
- Rivoirard, J. et Bez, N., 1997a. A 1D geostatistical analysis on Norwegian spring-spawning herring acoustic data in Ofotfjord (December 1994). *ICES CM 1997/Y:12*.
- Rivoirard, J. et Bez, N., 1997b. A 2D geostatistical analysis of northern blue whiting acoustic data west of the British Isles. *ICES CM 1997/Y:13*.
- Rivoirard, J., Bez, N., Fernandes, P., Foote, K. et Simmonds, J., 2000. *Geostatistics for Estimating Fish Abundance*. Oxford, Blackwell Science.
- Rivoirard, J. et Guiblin, P., 1997. Global estimation variance in presence of conditioning parameters. In: E. Baafi and N. Schofield (eds), *Geostatistics Wollongong, 1996*, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 246–257.
- Rivoirard, J. et Wieland, K., 2001. Correcting for the effect of daylight in abundance estimation of juvenile haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) in the North Sea: an application of kriging with external drift. *ICES J. Mar. Sci.* 58(6): 1272-1285.
- Roberts, J. M., Brown, C. J., Long, D. et Bates, C. R., 2005. Acoustic mapping using a multibeam echosounder reveals cold-water coral reefs and surrounding habitats. *Coral Reefs* 24(4): 654-669.
- Robinson, C. J. et Pitcher, T. J., 1989a. Hunger motivation as a promoter of different behaviours within a shoal of herring: Selection for homogeneity in fish shoal? *J. Fish Biol.* 35(3): 459-460.
- Robinson, C. J. et Pitcher, T. J., 1989b. The influence of hunger and ration level on shoal density, polarization and swimming speed of herring, *Clupea harengus* L. *J. Fish Biol.* 34(4): 631-633.
- Roger, C. et Marchal, E., 1994. Mise en évidence de conditions favorisant l'abondance des Albacores (*Thunnus albacares*) et des Listaos (*Katsuwonus pelamis*) dans l'Atlantique Equatorial Est. *I.A.T.T.C. Rec. Doc. Scient.* 32: 237-248.

- Rose, G. A., 1992. A review of problems and new directions in the application of fisheries acoustics on the Canadian east coast. *Fish. Res.* 14: 105–128.
- Rose, G. A. et Leggett, W. C., 1988. Hydroacoustic signal classification of fish schools by species. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 45(4): 597-604.
- Rose, G. A. et Leggett, W. C., 1990. The importance of scale to predator prey spatial correlation: an example of Atlantic fishes. *Ecology* 71: 33-43.
- Roundtree, R. A., 1990. Community structure of fishes attracted to shallow water fish aggregation devices off South Carolina, U.S.A. *Environ. Biol. Fishes* 29: 241-262.
- Rufino, M. M., Maynou, F., Abello, P. et Yule, A. B., 2004. Small-scale non-linear geostatistical analysis of *Liocarcinus depurator* (Crustacea: Brachyura) abundance and size structure in a western Mediterranean population. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 276: 223-235.
- Sacchi, J., Lagin, A., Chaudemar, V. et Langlais, C., 1981. La pêche des espèces pélagiques aux Antilles Françaises: état actuel et perspectives de développement. *Bull. Inst. Pêches marit.* 312: 1–14.
- Sacchi, J. et Modicom, M., 1976. Campagnes de prospection thonière aux Antilles avec essais de pêche à la senne, à l'appât vivant et aux lignes de traîne. Rapport ISTPM: 9 p.
- Saito, H., Takeuchi, Y. et Yokawa, K., 2004. Vertical distribution of Atlantic blue marlin obtained from pop-up archival tags in the tropical Atlantic Ocean. *Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT* 56(1): 201-211.
- Samb, B. et Petitgas, P., 1997. Use of the geostatistical one-dimensional transitive method in analysing Senegalese acoustic surveys. *Aquat. Living Resour.* 10(2): 75-82.
- Sameoto, D. D., 1986. Influence of the biological and physical environment on the vertical distribution of mesozooplankton and micronekton in the eastern tropical Pacific. *Mar. Biol.* 93: 263-279.
- Scalabrin, C., Diner, N., Weill, A., Hillion, A. et Mouchot, M. C., 1996. Narrowband acoustic identification of monospecific fish shoals. *ICES J. Mar. Sci.* 53(2): 181-188.
- Scalabrin, C. et Massé, J., 1993. Acoustics detection of the spatial and temporal distribution of fish shoals in the Bay of Biscay. *Aquat. Living Resour.* 6: 269–283.
- Scalabrin, C., Weill, A. et Diner, N., 1992. The structure of multidimensional data from acoustics detection of fish schools. In: M. Weydert (Ed.), *European Conference on Underwater Acoustics*, pp. 141–146.
- Schaefer, K. M. et Fuller, D. W., 2002. Movements, behavior, and habitat selection of bigeye tuna (*Thunnus obesus*) in the eastern equatorial Pacific, ascertained through archival tags. *Fish Bull.* 100(4): 765-788.
- Schaefer, K. M. et Fuller, D. W., 2005. Behavior of bigeye (*Thunnus obesus*) and skipjack (*Katsuwonus pelamis*) tunas within aggregations associated with floating objects in the equatorial eastern Pacific. *Mar. Biol.* 146: 781–792.
- Scherbino, M. et Truskanov, M. D., 1966. Determination of fish concentration by means of acoustic apparatus. *ICES CM F:3*: 6.

- Scherrer, B., 1984. Biostatistique. Boucherville, Gaëtan Morin, xix+850p.
- Schmuker, B. et Schiebel, R., 2002. Planktic foraminifers and hydrography of the eastern and northern Caribbean Sea. *Mar. Micropaleontol.* 46: 3-4.
- Seno, H. et Nakai, K., 1995. Mathematical analysis on fish shoaling by a density-dependent diffusion model. *Ecol. Model.* 79: 1-3.
- Serebrov, L. I., 1984. On the density of distribution and orientation of capelin schools. In: *Proceedings of the Soviet-Norwegian Symposium on The Barents Sea Capelin*, Bergen, Norway, pp. 157-69.
- Sharp, G. D., 1978. Behavioral and physiological properties of tunas and their effects on vulnerability to fishing gear. In: *The physiological ecology of tunas*. G. D. Sharp and A. E. Dizon. New York, Academic Press. pp. 397-449.
- Sharp, G. D. et Dizon, A. E., 1978. *The physiological ecology of tunas*. New York, Academic Press, 485p.
- Shepherd, T. D. et Litvak, M. K., 2004. Density-dependent habitat selection and the ideal free distribution in marine fish spatial dynamics: considerations and cautions. *Fish and Fisheries* 5: 141-152.
- Shuford, R. L., 2005. Age and growth, and distribution as inferred from microchemical analysis of juvenile otoliths, for yellowfin tuna, *Thunnus albacares*, from the Atlantic Ocean. Marine Science Program, PhD thesis, University of South Carolina: 283p.
- Sibert, J. et Fonteneau, A., 2000. Impact de l'exploitation des DCP sur les ressources. In: M. Taquet (Eds), *Tuna Fishing and Fish Aggregating Devices Symposium, Actes Colloq.* 28, Ifremer, pp. 688.
- Sibert, J. R., Musyl, M. K. et Brill, R. W., 2003. Horizontal movements of bigeye tuna (*Thunnus obesus*) near Hawaii determined by Kalman filter analysis of archival tagging data. *Fish. Oceanogr.* 12(3): 141-151.
- Silverman, B. W., 1986. *Density Estimation*. London, Chapman & Hall.
- Simard, Y., Marcotte, D. et Bourgault, G., 1993. Exploration of geostatistical methods for mapping and estimating acoustic biomass of pelagic fish in the Gulf of St. Lawrence: Size of echo-integration unit and auxiliary environmental variables. *Aquat. Living Resour.* 6(3): 185-199.
- Simard, Y., Marcotte, D. et Naraghi, K., 2003. Three-dimensional acoustic mapping and simulation of krill distribution in the Saguenay St. Lawrence Marine Park whale feeding ground. *Aquat. Living Resour.* 16(3): 137-144.
- Simard, Y., McQuinn, I., Montminy, M., Lang, C., Miller, D., Stevens, C., Wiggins, D. et Marchalot, C., 1997. Description of the HAC standard format for raw and edited hydroacoustic data, version 1.0. *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.*: 72 p.
- Simmonds, E. J. et Fryer, R. J., 1996. Which are better, random or systematic surveys? A simulation using North Sea herring as example. *ICES J. Mar. Sci.* 53: 39-50.
- Simmonds, E. J. et MacLennan, D. N., 2005. *Fisheries Acoustics. Theory and Practice*. Fish and Aquatic Resources Series 10. Oxford, Blackwell publishing.

- Simrad, 2004. Simrad ER60 Scientific echo sounder application Instruction manual. Horten, Norway, Simrad AS, 246p.
- Singh-Renton, S., Mahon, R. et McConney, P., 2003. Small Caribbean (CARICOM) states get involved in management of shared large pelagic species. *Mar. Policy* 27(1): 39-46.
- Singh-Renton, S. et Neilson, J., 1994. Potential Yield of Large Tuna and Billfish Resources in CARICOM Marine Areas: A Preliminary Estimation. CARICOM Fisheries Resource Assessment and Management Program: 37.
- Smith, P. C. et Schwing, F. B., 1991. Mean circulation and variability of the eastern Canadian continental-shelf. *Cont. Shelf Res.* 11(8-10): 977-1012.
- Soria, M., 1997. Le banc de poissons: expression d'une motivation sociale ou comportement collectif d'un groupe auto-organisé? In: G. Theraulaz, Spitz, F (Eds.), *Auto-organisation et comportement*, Hermes, Paris, pp. 141-155.
- Soule, M., Barange, M. et Hampton, I., 1995. Evidence of bias in estimates of target strength obtained with a split-beam echo-sounder. *ICES J. Mar. Sci.* 52(1): 139-144.
- Soule, M., Hampton, I. et Barange, M., 1996. Potential improvements to current methods of recognizing single targets with a split-beam echo-sounder. *ICES J. Mar. Sci.* 53(2): 237-243.
- Springer, S., 1957. Some observations on the behaviour of school fishes in the Gulf of Mexico and adjacent waters. *Ecology* 38: 166-171.
- Squire, J. L., 1978. Northern anchovy school shapes as related to problems in school size estimation. *Fish Bull.* 76: 443-8.
- Stanley, R. D., Kieser, R., Cooke, K., Surry, A. M. et Mose, B., 2000. Estimation of a widow rockfish (*Sebastes entomelas*) shoal off British Columbia, Canada as a joint exercise between stock assessment staff and the fishing industry. *ICES J. Mar. Sci.* 57: 1035-1049.
- Stelzenmuller, V., Ehrich, S. et Zauke, G. P., 2005. Effects of survey scale and water depth on the assessment of spatial distribution patterns of selected fish in the northern North Sea showing different levels of aggregation. *Marine Biology Research* 1(6): 375-387.
- Stéguert, B. et Marsac, F., 1991. Pêche thonière à la senne : évolution de la technique et bilan de dix années d'exploitation dans l'océan Indien. Paris, Editions ORSTOM, 39p.
- Stoyan, D. et Stoyan, H., 1994. *Fractals, random shapes and point fields*. New York, Wiley, 389p.
- Stretta, J. M. et Slepoukha, M., 1986a. Analyse des facteurs biotiques et abiotiques associés aux bancs de thons. In: G. T. Sakagawa ICCAT conference on the international skipjack year program, ICCAT, Madrid, pp. 161-169.
- Stretta, J.-M. et Slepoukha, M., 1986b. Analyse des facteurs biotiques et abiotiques associés aux bancs de thons. In: P. E. K. Symons, P. M. Miyake and G. T. Sakagawa (Eds), *Proceedings of the ICCAT Conference on the International Skipjack Year Program*, ICCAT, pp. 161-169.

- Suarez Caabro, J. A. et Duarte Bello, P. P., 1961. Biologica pesquera del bonito (*Katsuwonus pelamis*) y la albacora (*Thunnus atlanticus*) en Cuba. Inst. Cubano Invest. Tecnol. Ser. Estud. Trab. Invest. 15: 151.
- Sullivan, P. J., 1991. Stock abundance estimation using depth-dependent trends and spatially correlated variation. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 48(9): 1691-1703.
- Sund, P. N., Blackburn, M. et Williams, F., 1981. Tunas and their environment in the Pacific Ocean: a review. Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev. 19: 443-512.
- Swain, D. P. et Sinclair, A. F., 1994. Fish distribution and catchability: what is the appropriate measure of distribution? Can. J. Fish. Aquat. Sci. 51: 1046-1054.
- Swain, D. P. et Wade, E. J., 1993. Density-dependent geographic distribution of Atlantic cod in the southern gulf of St Lawrence. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 50: 725-733.
- Takahashi, M., Okamura, H., Yokawa, K. et Okazaki, M., 2003. Swimming behaviour and migration of a swordfish recorded by an archival tag. Mar. Freshwat. Res. 54(4): 527-534.
- Takahashi, M., Urakawa, T., Kasahara, F. et Kanda, A., 1988. JAMARC's activities on tagging of tunas in Indian Ocean. In: Conference IPTP Expert Consultation on Stock Assessment of Tunas in the Indian Ocean, IFTP.
- Taquet, M., 2004. Le comportement agrégatif des dorades coryphènes (*Coryphaena hippurus*) autour des objets flottants, PhD thesis, Paris-6 Univ. (France): 168p.
- Taquet, M., Guillou, A., Rageot, O., Maguer, C. et Lagin, A., 1998. Grands pélagiques. Biologie et optimisation de l'exploitation dans les eaux proches de la Martinique. Rapport final de convention IFREMER/RH/Antilles - Conseil Régional de la Martinique: 75 p.
- Taquet, M., Guillou, A., Reynal, L. et Lagin, A., 2000a. The large pelagic Fish of Martinique: Biology and exploitation. Proc. Gulf Caribb. Fish. Inst. 51: 375-389.
- Taquet, M., Reynal, M., Laurans, M. et Lagin, A., 2000b. Blackfin tuna (*Thunnus atlanticus*) fishing around FADs in Martinique (French West Indies). Aquat. Living Resour. 13(4): 259-262.
- Tessier, E. et Poisson, F., 1997. Bilan sur la mise en place d'un système de collecte de données sur la pêche artisanale DCP à la Réunion. Doc. Sci. 34: 42 p.
- Tessier, E., Rey-Valette, H., Ah-Nième, D., Bargain, R. M., Venkatasamy, A. et Wendling, B., 2000. Systèmes halieutiques et DCP dans l'Océan Indien : une revue de la diversité des expériences et des résultats en termes d'intégration et de durabilité. In: M. Taquet (Eds), Tuna Fishing and Fish Aggregating Devices Symposium, 28, Ifremer, Trois Ilets, Martinique, pp. 159-183.
- Thorne, R. E., 1971. Investigations into the relation between integrated echo voltage and fish density. J. Fish. Res. Board Can. 28: 1269-73.
- Turchin, P., 1997. Quantitative analysis of animal movements in congregations. In: Animal Groups in Three Dimensions. J. K. Parrish and W. M. Hamner (Eds). New York, Cambridge University Press. pp. 105-112.

- Turchin, P. et Simmonds, G., 1997. Movements of animals in congregations: An Eulerian analysis of bark beetle swarming. In: *Animal Groups in Three Dimensions*. J. K. Parrish and W. M. Hamner (Eds). New York, Cambridge University Press. pp. 113-125.
- von Bertalanffy, L., 1968. *Théorie générale des systèmes*. Dunod, 308p.
- Walker, M. M., 1984. Learned magnetic field description in the yellowfin tuna, *Thunnus albacares*. *J. Comp. Physiol. A* 155: 673-679.
- Watanabe, H., Moku, M., Kawaguchi, K., Ishimaru, K. et Ohno, A., 1999. Diel vertical migration of myctophid fishes (Family Myctophidae) in the transitional waters of the western North Pacific. *Fish. Oceanogr.* 8(2): 115-127.
- Weber, E., 1980. An analysis of Atlantic bigeye tuna (*Thunnus obesus*) growth. ICCAT Collect. Vol. Sci. Pap. 9(2): 303-307.
- Weihls, D., 1973. Mechanically efficient swimming techniques for fish with negative buoyancy. *J. mar. Res.* 31: 194-209.
- Weill, A., Scalabrin, C. et Diner, N., 1993. MOVIES-B: An acoustic detection description software. Application to shoal species' classification. *Aquat. Living Resour.* 6(3): 255-267.
- Weston, D. E., 1989. On the losses due to storm bubbles in oceanic sound transmission. *J. Acoust. Soc. Am.* 86: 1546-1553.
- Wickham, D. A. et Russell, G. M., 1974. An evaluation of midwater artificial structures for attracting coastal pelagic fishes. *Fish Bull.* 72(1): 181-191.
- Williams, A., Barker, B., Kloser, R. J., Bax, N. J. et Butler, A. J., 2005. Structure and Use of a Continental Slope Seascape: Insights for the Fishing Industry and Marine Resource Managers. *Am. Fish. Soc. Symp.* 41: 699.
- Wilson, C. A., Dean, J. M., Prince, E. D. et Lee, D. W., 1991. An examination: of sexual dimorphism in Atlantic and Pacific blue marlin using body weight, sagittae weight, and age estimates. *J. Exper. Mar. Biol. Ecol.* 151: 209-225.
- Workman, I. K., Landry, A. M. J., Watson, J. W. J. et Blackwell, J. W., 1985. A midwater fish attraction device study conducted from Hydrolab. *Bull. Mar. Sci.* 37(1): 377-386.
- Wyrki, K., 1967. Upwelling in the Costa Rica Dome. *Fish Bull.* 63: 355-372.
- Yen, J. et Bryant, E. A., 1997. Aggregative behavior in zooplankton: phototactic swarming in 4 development stages of *Scottolana canadensis* (Copepoda, harpacticoida). In: *Animal Groups in Three Dimensions*. J. K. Parrish and W. M. Hamner (Eds). New York, Cambridge University Press. pp. 143-162.
- Young, J. W., Lamb, T. D., Le, D., Bradford, R. W. et Whitelaw, A. W., 1997. Feeding ecology and interannual variations in diet of southern bluefin tuna, *Thunnus maccoyii*, in relation to coastal and oceanic waters off eastern Tasmania, Australia. *Env. Biol. Fish.* 50: 275-291.
- Yu, L. S., 1992. Characteristics of formation and behavior of associated aggregations of tunas in the Western Indian Ocean. Background document for the International

Workshop on the Ecology and Fisheries for Tunas Associated with Floating Objects.  
La Jolla, California, IATTC, 3p.

Yuen, H. S. H., 1962. Schooling behaviour within aggregations composed of yellowfin and skipjack Tuna. *FAO Fish. Rep.* 6(3): 1419-1429.

# Listes et annexes

## Liste des figures

- Figure 1. Topographie, circulation générale de surface (en bleu) et provinces biogéographiques (en noir) dans l'Atlantique Centre Ouest. NBC : Courant du Nord Brésil ; NBCR : anneau du Courant Nord Brésil ; NECC : Contre-courant Nord Equatorial ; GC : Courant de Guyane ; NEC : Courant Nord Equatorial ; CC : Courant Caraïbe ; FC : Courant de Floride ; WATR : province de l'Océan Atlantique Ouest Tropical ; CARB : province Caraïbe ; NATR : province du gyre tropical Nord Atlantique.
- Figure 2. Cartes composites mensuelles des concentrations en substances jaunes (traceur des eaux fluviales) calculées à partir de données SeaWiFS version 4 dans la zone des Petites Antilles (encadrée en blanc) en 2001 (d'après Hu et al., 2004).
- Figure 3. Image composite SeaWiFS de concentration en Chl-a mettant en évidence les panaches de l'Amazone et de l'Orénoque, la rétroflexion du NBC et un anneau du NBC (d'après Frantatoni et Glickson., 2002).
- Figure 4. Le thon noir, *Thunnus atlanticus*. Aquarelle de L. Marec.
- Figure 5. L'albacore, *Thunnus albacares*. Aquarelle de L. Marec.
- Figure 6. Répartition et schéma migratoire du stock d'albacore de l'Atlantique en fonction des pêcheries (repris de Bard et al., 1998).
- Figure 7. Le marlin bleu, *Makaira nigricans*. Aquarelle de L. Marec.
- Figure 8. Distribution spatiale des agrégations de thons observées par acoustique autour de DCP ancrés en Polynésie Française (adapté de Josse et al., 2000).
- Figure 9. Exemples typiques de fluctuation du taux de détection horaire d'albacores (YFT) et de patudos (BET) autour de DCP ancrés à Okinawa (Japon). Les pourcentages indiquent le taux d'occurrence de chacun des types de dynamiques temporelles parmi les poissons marqués (tiré de Ohta et Kakuma, 2005).
- Figure 10. Limites des Zones Economiques Exclusives aux Petites Antilles (adapté de Mahon, 1993).
- Figure 11. Plan du type de DCP léger développé en Martinique (tiré de Guillou et al., 2000). En médaillon, un DCP ancré côtier en Martinique.
- Figure 12. Yoles martiniquaises autour d'un DCP ancré.
- Figure 13. Exemple de montage de "bidon" (adapté de Taquet et al., 2000).
- Figure 14. Composition spécifique des captures moyennes par sortie autour de DCP ancrés en Martinique de mai 1998 à mai 2002.
- Figure 15. Evolution de la composition spécifique des captures moyennes autour de DCP ancrés en Martinique de 1998 à 2002.

- Figure 16. Saisonnalité des 3 principales espèces dans les captures moyennes par sortie autour de DCP ancrés en Martinique.
- Figure 17. Evolution des durées de sortie, temps de pêche, consommations de carburant et productivité économique de la pêche associée aux DCP ancrés en Martinique.
- Figure 18. Représentation schématique de l'organisation spatio-temporelle hiérarchique de la population d'albacores dans l'Océan Atlantique Tropical. Le niveau 4 correspond à l'aire de répartition maximale de la population ; le niveau 3 correspond aux migrations reproductives Ouest-Est ; le niveau 2 correspond aux déplacements saisonniers Nord-Sud de la population ; le niveau 1 correspond à la dynamique des concentrations ; les échelles plus locales concernent la dynamique des bancs et des individus (d'après Maury, 1998).
- Figure 19. Schématisation de l'imbrication des échelles et de leur relative indépendance. En se plaçant à une échelle large adaptée à l'étude de l'échelle 1, la dynamique de l'échelle 3 peut être lissée et négligée. En se plaçant à une échelle fine adaptée à l'étude de la dynamique 3 sur  $\delta t$ , la contribution de la dynamique 1 peut être réduite à une simple tendance (adapté de Maury, 1998).
- Figure 20. Représentation schématique des relations entre parties, tout et environnement d'un système (adapté de Morin, 1977).
- Figure 21 : Représentation hiérarchique définitionnelle du système [DCP ancré - macronecton - environnement - pêche] en Martinique.
- Figure 22. Notre navire de recherche, le Béryx.
- Figure 23 : Positions et rayon d'évitement des DCP déployés dans le cadre du projet DAUPHIN (en bleu) et des DCP collectifs autour de la Martinique (en rouge et vert). Les DCP figurés en rouge ont disparu au cours de l'étude et on été remplacés par les DCP figurés en vert.
- Figure 24. Schéma de la fonction de directivité d'un faisceau acoustique (d'après Diner et Marchand, 1995).
- Figure 25. Exemple d'échogramme 120 kHz ( $S_v$ ) comprenant une agrégation de macronecton et des couches diffusantes autour d'un DCP ancré en Martinique. Sont également figurés 3 faisceaux acoustiques successifs.
- Figure 26. a. Perche télescopique en position haute ; b. Sabot et transducteur ellipsoïdal le long de la lisse du navire en position haute ; c. Perche en position basse ; d. Détail du sabot et du transducteur.
- Figure 27. Schéma du système de calibration du transducteur ellipsoïdal sur la perche.
- Figure 28. Niveau de bruit rayonné par le navire (NL) en fonction de la vitesse enregistré par les transducteurs verticaux en 38 et 120 kHz.
- Figure 29. Profondeur maximale de détection d'une cible individuelle en fonction de la fréquence et de la vitesse du navire (38 kHz en pointillés, 120 kHz en trait plein). Ligne verticale en pointillés à -35 dB.
- Figure 30. Coupe latérale de la fonction de directivité d'un faisceau acoustique de  $2.5^\circ$  d'ouverture verticale dont l'axe est incliné de  $3^\circ$  sous la surface et qui est émis par un transducteur situé à 3 m (données constructeur).

- Figure 31. Echogrammes ( $S_v$ ) illustrant l'influence de l'inclinaison de l'axe du faisceau acoustique sous la surface (indiquée dans les cadres grisés) sur le bruit et la portée acoustique. Houle : 0.5m, seuil visualisation : -70dB.
- Figure 32. Exemple d'échogramme ( $S_v$ ) obtenu en acoustique horizontale par temps très calme autour du DCP côtier. Base à 3m et axe acoustique incliné à  $0^\circ$  sous la surface. Pas de houle. Seuil de visualisation : -60dB.
- Figure 33. Sensibilité du nombre de TS détectés au seuil minimum de détection et à la déviation de phase. La ligne verticale pointillée correspond à une déviation de phase égale à 8.
- Figure 34. Parcours en étoile utilisé en acoustique verticale autour de DCP ancrés en Martinique.
- Figure 35. Parcours acoustique en étoile adapté pour échantillonner un DCP bicéphale.
- Figure 36. Parcours acoustique horizontal testé autour de DCP ancrés en Martinique.
- Figure 37. Parcours acoustique oblique cruciforme testé autour de DCP ancrés en Martinique.
- Figure 38. Parcours acoustique oblique rectangulaire conçu pour observer les agrégations de macronecton de sub-surface autour des DCP ancrés en Martinique.
- Figure 39. Echogramme d'une prospection oblique rectangulaire autour d'un DCP ancré en Martinique. Les zones grisées correspondent aux portions du parcours pour lesquelles le cap du navire n'était pas constant.
- Figure 40. Schéma des observations en acoustique verticale et oblique en point fixe amarré au DCP.
- Figure 41. Schéma de la palangre de surface amarrée de nuit au DCP lors des campagnes DAUPHIN (adapté de Taquet et al., 1998 et Bertrand, 1998).
- Figure 42. Caméra vidéo sous-marine dans son caisson étanche prête à être immergée via le vire filet (photo ©Ifremer M. Doray).
- Figure 43. Schéma d'une prospection vidéo en dérive autour d'un DCP ancré.
- Figure 44. Chalut mésopélagos Ifremer (photo ©Ifremer M. Meillat).
- Figure 45. Projection dans le premier plan factoriel de l'ACR des objets (profils CTD) et de leurs variables descriptives (en italique). Les profils CTD sont identifiés par le mois et l'année de la campagne. L'appartenance aux groupes de profils identifiés par CKM est indiquée par des couleurs différentes. Les modalités des variables de X contribuant au plan factoriel sont représentées en bleu.
- Figure 46. Température, salinité et oxygène dissous moyennes en fonction de la profondeur pour les trois types de profils CTD identifiés par ACR et CKM.
- Figure 47. Cartes composites 8 jours de concentration de Chl-a de surface (données MODIS) et profils hydrologiques moyens pour 2 campagnes durant lesquelles des profils hydrologiques de type 2 et 3 ont été observés : a) février 2004 : situation caractéristique de début et fin d'année (profils hydrologiques de type 2) ; b) juin 2003 : concentration en Chl-a maximale observée autour de la Martinique lors

des campagnes (profils hydrologiques de type 3). □ zone où ont été réalisés les profils hydrologiques. Les zones en blanc n'ont pas pu être échantillonnées du fait de la couverture nuageuse.

Figure 48. Cartes composites 8 jours de concentration de Chl-a de surface (données MODIS) et profils hydrologiques moyens pour les 2 campagnes durant lesquelles des profils hydrologiques de type 1 ont été observés : a) juillet 2003, influence d'une masse d'eau riche en Chl-a issue du panache de l'Amazonie; b) octobre 2003 : influence d'une masse d'eau riche en Chl-a issue du panache de l'Orénoque. □ zone où ont été réalisés les profils hydrologiques. Les zones en blanc n'ont pas pu être échantillonnées du fait de la couverture nuageuse.

Figure 49. Mesures horaires de la profondeur de la 1<sup>ère</sup> tête du DCP CARLA au cours du mois de janvier 2003. Le cadre ❶ présente un exemple de l'influence de la marée sur l'intensité du courant et le cadre ❷ un exemple d'épisode de fort courant d'une durée de 72 h. La ligne horizontale pointillée indique la profondeur en dessous de laquelle la tête était immergée.

Figure 50. Exemple d'échogrammes ( $S_v$ ) montrant la différence de réponse des couches diffusantes entre les fréquences 38 kHz (fenêtre supérieure) et 120 kHz (fenêtre inférieure). Seuil de visualisation : -70 dB.

Figure 51. Schéma des sections acoustiques verticales successives d'une agrégation de macronecton obtenues avec un parcours en étoile.

Figure 52. Echogrammes ( $S_v$ ) enregistrés en 120 kHz lors de prospections en étoile montrant un exemple de structures insonifiées de jour (a) et de nuit (b). La fenêtre inférieure de chaque échogramme présente un zoom de la portion d'échogramme encadrée en grisé. Seuil de visualisation : -70 dB.

Figure 53. Echogramme ( $S_v$ ) enregistré en 120 kHz lors d'une prospection en étoile montrant un exemple d'une agrégation de sub-surface diurne observée autour du DCP hauturier immergé en avril 2004. Seuil de visualisation : -70 dB.

Figure 54. TS minimum détectable dans l'axe du faisceau acoustique de l'échosondeur en fonction de la profondeur (trait plein) et répartition bathymétrique et énergétique des TS détectés en 120 kHz lors des campagnes DAUPHIN (cercles). Seuil minimum d'acceptation des TS (-55 dB) en trait pointillé.

Figure 55. Distribution des valeurs de TS au sein des catégories isolées par régression en arbre.

Figure 56. Exemples d'observations de : a) carangues jaunes en surface b) agrégation dense de thons en sub-surface en vidéo sous-marine autour de DCP ancrés en Martinique .

Figure 57. Composition spécifique par strate de taille et engins employés pour réaliser les captures expérimentales et commerciales autour des DCP ancrés étudiés. Les intitulés des strates de taille correspondent à la longueur moyenne au sein de la classe.

Figure 58. Distribution temporelle et composition spécifique des captures de poissons de petite taille (LF moyenne : 30 cm) à la traîne. Les portions grisées sur la figure correspondent à la période nocturne.

- Figure 59. Distribution temporelle et composition spécifique des captures de poissons de taille moyenne (LF moyenne : 58 cm) en fonction de l'engin de capture. Les portions grisées sur la figure correspondent à la période nocturne.
- Figure 60. Composition spécifique mensuelle des captures de poissons de taille moyenne (LF moyenne : 58 cm).
- Figure 61. Distribution temporelle et composition spécifique des captures de poissons de grande taille (> 100 cm LF) autour de DCP ancrés en Martinique.
- Figure 62. Profils hydrologiques et cartes de concentrations moyennes en Chl-a de surface lors des campagnes : a) avril/mai 2003 b) juin 2003 c) juillet 2003 d) août 2003. La zone de la Martinique est encadrée en noir sur les cartes de Chl-a.
- Figure 63. Variations de la densité acoustique totale de micronecton au cours des prospections successives effectuées en juillet 2003. Le cadre grisé représente la période nocturne. Les codes des prospections en abscisse sont explicités dans le Tableau 32.
- Figure 64. Projection dans le premier plan factoriel de l'ACP dans l'espace des objets des variables décrivant la structure acoustique verticale du micronecton (en italique) et des prospections acoustiques correspondantes réalisées autour du DCP CARLA en juillet 2003. Les prospections sont identifiées par le code présenté dans le Tableau 32. L'appartenance aux groupes de prospections identifiés par CAH est indiquée par des couleurs différentes.
- Figure 65. Densités acoustiques moyennes par tranche de profondeur dans les 2 groupes de prospections identifiées par ACP/CKM.
- Figure 66. Projection dans le premier plan factoriel de l'ACR des objets (prospections acoustiques) et des variables globales décrivant le micronecton (en italique). Les prospections acoustiques sont identifiées par le numéro de la campagne (D03 à 06), une lettre désignant le DCP (SP ou C) et une lettre désignant la période nyctémérale (D : jour, N : nuit). L'appartenance aux groupes de prospections identifiés par CKM est indiquée par des couleurs différentes. Les modalités des variables de X contribuant au plan factoriel sont représentées en bleu.
- Figure 67. Projection dans le premier plan factoriel de l'ACR des objets (prospections acoustiques) et des variables décrivant la structure verticale du micronecton (en italique). Les prospections acoustiques sont identifiées par le numéro de la campagne (D03 à 06), une lettre désignant le DCP (SP ou C) et une lettre désignant la période nyctémérale (D : jour, N : nuit). L'appartenance aux groupes de prospections identifiés par CKM est indiquée par des couleurs différentes. Les modalités des variables de X contribuant au plan factoriel sont représentées en bleu.
- Figure 68. Densités acoustiques moyennes ( $s_A$ ) par classes de profondeur et groupes de prospections.
- Figure 69. Schéma de la dérive de la tête du DCP par rapport au trajet du navire entre les passages  $i$  et  $i+1$  près de la tête lors d'un parcours acoustique en étoile. Avec  $P_i$  : position du navire au passage  $i$ ,  $P_{i+0.5}$  : position moyenne du navire entre les passages  $i$  et  $i+1$ ,  $P_{DCPi}$  : position du DCP au passage  $i$ ,  $P_{DCPi+0.5}$  : position moyenne du DCP entre les passages  $i$  et  $i+1$ ,  $E_i$  : distance du navire au DCP lors du passage  $i$ ,  $E_{i+0.5}$  : distance entre les positions moyennes du navire et du DCP.

Figure 70. Exemple de reconstitution de la trajectoire de la tête du DCP à partir des positions du navire lors des passages près du dispositif.

Figure 71. Echogramme 120 kHz ( $S_v$ ) d'une prospection en étoile montrant 1) un exemple d'écho-intégration par banc (les bancs isolés sont entourés d'un trait noir continu) 2) la classification des bancs acoustiques par section verticale et type d'agrégation. La fenêtre inférieure présente un zoom de la portion d'échogramme encadrée en grisé. Seuil de visualisation : -70 dB.

Figure 72. Exemple de trajectoire suivie par la tête du DCP lors d'une prospection en étoile élargie (2h) avec une vitesse de dérive moyenne estimé à 0.2 nœuds. Les numéros indiquent les positions  $P_{DCPi+0.5}$  successives du DCP pour  $i$  entier dans l'intervalle [1,8].

Figure 73. Position du milieu des ESU (cercles) d'un parcours acoustique en étoile élargi de 2 heures avec une intensité moyenne du courant estimée à 0.2 nœuds ; a) géométrie du parcours dans le référentiel initial avec la trajectoire de la tête du DCP figurée en rouge ; b) géométrie du parcours avec les positions référencées par rapport à la position de la tête du DCP modélisée en fonction du temps. La tête du DCP est située à l'origine.

Figure 74. Echogramme 120 kHz issu d'un parcours en étoile diurne présentant un exemple des bancs et sections acoustiques de macronecton isolées par écho-intégration par banc. La fenêtre inférieure présente un zoom de la zone en grisé. Seuil de visualisation : -70 dB.

Figure 75. Projection dans le premier plan factoriel de l'ACR des descripteurs globaux de Y et groupes de descripteurs identifiés.

Figure 76. Projection dans le premier plan factoriel de l'ACR des descripteurs globaux de X et groupes de descripteurs identifiés. Classes horaires : h4 = 2-6h ; h8 = 6-10h ; h12 = 10-14h ; h16 = 14-18h ; W = agrégation de surface ; N = prospection de nuit

Figure 77. Projection dans le premier plan factoriel de l'ACR des agrégations de macronecton et des groupes de variables décrivant leur structure globale dans le plan vertical (numéros de groupes et flèches en gris). Les agrégations sont identifiées par une lettre indiquant leur appartenance à une catégorie qualitative de macronecton ; T : grande agrégation de sub-surface, W : petite agrégation de surface. L'appartenance aux groupes issus de la CKM est indiquée par des couleurs différentes. Les groupes de variables de la matrice X sont représentés en bleu.

Figure 78. Projection dans le premier plan factoriel de l'ACR des agrégations de macronecton de sub-surface et des groupes de variables décrivant leur structure globale dans le plan vertical (flèches en gris). Les agrégations sont identifiées par une lettre indiquant leur appartenance à une phase nycthémerale ; D : jour, N : nuit. L'appartenance aux groupes issus de la CKM est indiquée par des couleurs différentes. Les groupes de variables de la matrice X sont représentés en bleu.

Figure 79. Comparaison des distributions spatiales du macronecton agrégé et dispersé autour de DCP ancrés en Martinique ; a) distribution spatiale du macronecton agrégé et dispersé en sub-surface ; b) distribution spatiale du macronecton agrégé et dispersé en surface; c) distribution spatiale du macronecton agrégé et dispersé.

Figure 80. Echogramme 120 kHz ( $S_v$ ) d'une section verticale d'une agrégation de sub-surface réalisées lors d'une prospection vidéo en dérive très lente. Seuil de visualisation : -70 dB.

Figure 81. Projection dans le premier plan factoriel de l'ACP des legs caractérisés par les variables décrivant la structure de l'environnement (flèches en gris). Les legs sont identifiés par une lettre indiquant le code de la campagne et une lettre identifiant le DCP. L'appartenance aux groupes issus de la CKM est indiquée par des couleurs différentes.

Figure 82. Projection dans le premier plan factoriel de l'ACR des variables de Y décrivant la structure des agrégations de thons de sub-surface (en gris) et des variables de X du modèle 1' (en bleu) ;  $h_4 = 2-6 h$  ;  $h_8 = 6-8h$  ;  $h_{12} = 10-14 h$  ;  $h_{16} = 14-18h$ .

Figure 83. Projection dans le premier plan factoriel de l'ACR des agrégations de macronecton de sub-surface et des groupes de variables décrivant leur structure globale dans le plan vertical (flèches en gris et italique). Les agrégations sont identifiées par le code de la campagne (D03-D06), le code du DCP (SP-C) et le code de la phase nyctémérale (D,N). L'appartenance aux groupes issus de la CKM est indiquée par des couleurs différentes. Les groupes de variables de la matrice X sont représentés en bleu.

Figure 84. Représentation synthétique du système [DCP ancré - agrégations de macronecton - environnement - pêche] en Martinique basée sur les résultats des campagnes DAUPHIN : a) situation diurne, b) situation nocturne.

Figure 85. Schéma synthétique de la dynamique temporelle de la structure et de la position des agrégations d'extranatants de surface et de thons de sub-surface dans le plan vertical. Les extraits des échogrammes en 120 kHz utilisés dans la figure sont représentatifs de la structure moyenne des agrégations observées lors de classes horaires de 4 heures au cours d'une phase nyctémérale (seuil de visualisation : -70 dB).

Figure 86. Représentation conceptuelle en 3 dimensions de la distribution spatiale de la densité acoustique de thons de sub-surface collectée lors d'un parcours en étoile. La distribution des valeurs de  $s_a$  est représentée sur l'axe vertical.

Figure 87. Exemple de distribution spatiale de la densité acoustique des thons de sub-surface observée lors d'un parcours étoile. Chaque cercle représente un échantillon acoustique dans une cellule de la grille. Le diamètre du cercle est proportionnel à la densité acoustique. Les axes d'inertie sont représentés en trait plein. La position du centre de gravité est donnée par leur intersection. Coordonnées en mètres.

Figure 88. Construction graphique des courbes d'agrégations géostatistiques  $Q(T)$  à partir des courbes  $Q(z)$  et  $T(z)$  où  $z$  est un seuil de densité,  $T(z)$  est la portion de l'aire de distribution dans laquelle la densité est supérieure à  $z$ ,  $Q(z)$  est la biomasse de poissons dans la zone. La courbe  $Q(T)$  relie  $Q(z)$  à  $T(z)$  et donne la biomasse maximale qui peut se trouver dans portion  $T$  de la surface totale de la zone. La partie hachurée sous la courbe  $Q(T)$  représente la moitié de l'indice de sélectivité spatiale ( $S_s$ ). Tiré de Petitgas (1998).

Figure 89. Exemple d'analyse des angles entre les axes d'inertie de l'agrégation de thons de sub-surface et la direction du courant. Coordonnées en mètres.

Figure 90. Caractérisation des 4 modèles décrivant la relation entre densité locale et abondance globale d'une ressource au moyen des courbes d'agrégation géostatistiques. Les courbes 1 et 2 représentent la dynamique d'une surface de densité lorsque l'abondance globale augmente entre un temps  $t_1$  et un temps  $t_2$  ( $t_2 > t_1$ ). Les abscisses  $x$  représentent l'espace, les ordonnées  $Z(x,t)$  représentent la densité de poissons en un point  $x$  au temps  $t$ . Les courbes  $Q(T)$  et  $P(T)$  sont représentées sous les dynamiques spatiales qu'elles caractérisent.  $T$  représente une portion de la surface totale  $A$  de la zone de distribution.  $Q(T)$  représente la biomasse maximale de poissons qui peut être distribuée dans une zone de surface  $AT$  et  $P(T)$  représente la proportion maximale de la biomasse totale présente dans la zone. Adapté de Petitgas (1998).

Figure 91. Evolution de la densité acoustique moyenne zonale de l'agrégation de thons de sub-surface en fonction de l'heure de la journée. La phase nocturne est représentée en grisé.

Figure 92. Evolution de la densité acoustique relative moyenne (1 = maximum journalier) de l'agrégation de thons de sub-surface en fonction de l'heure de la journée. La phase nocturne est représentée en grisé.

Figure 93. Comparaison de l'évolution de la densité acoustique relative moyenne (1 = maximum journalier) de l'agrégation de thons de sub-surface en fonction de l'heure de la journée autour des 2 DCP étudiés. La phase nocturne est représentée en grisé.

Figure 94. Evolution de la densité acoustique moyenne zonale de l'agrégation de thons de sub-surface autour des DCP CARLA et SP de mai 2003 à août 2003. En abscisses : identifiant campagne (D03 à D06) et identifiant DCP (C et SP).

Figure 95. Evolution de la variance de la densité acoustique moyenne de l'agrégation de thons de sub-surface autour des DCP CARLA et SP de mai 2003 à août 2003. En abscisses : identifiant campagne (D03 à D06) et identifiant DCP (C et SP).

Figure 96. Evolution de la variance de la densité acoustique moyenne de l'agrégation de thons de sub-surface au cours du cycle nyctéméral. La phase nocturne est représentée en grisé.

Figure 97. Evolution de l'inertie de la distribution spatiale de la densité acoustique des thons de sub-surface au cours du cycle nyctéméral. La phase nocturne est représentée en grisé.

Figure 98. Evolution de l'inertie de la distribution spatiale de la densité acoustique des thons de sub-surface autour des DCP CARLA et SP de mai 2003 à août 2003. En abscisses : identifiant campagne (D03 à D06) et identifiant DCP (C et SP).

Figure 99. Courbes d'agrégation géostatistiques  $Q(T)$  par classes horaires.  $T$  est le pourcentage de la surface totale échantillonnée,  $D$  le rayon du disque de surface équivalente à  $T$  et centré sur le centre de gravité de l'agrégation (en m).  $Q(T)$  est exprimé en  $m^2$  de surface acoustique réfléchissante par  $m^2$ .

Figure 100. Courbes d'agrégation géostatistiques  $P(T)$  par classe horaire de 4 heures.  $T$  est le pourcentage de la surface totale échantillonnée,  $D$  le rayon du disque de surface équivalente à  $T$  et centré sur le centre de gravité de l'agrégation (en m).  $P(T)$  est exprimé en pourcentage.

- Figure 101. Cycle journalier des densités moyennes des thons de sub-surface (en ordonnées) par classes de distance au DCP (en abscisses) et dynamiques spatio-temporelles issues de l'analyse des courbes d'agrégations géostatistiques. Dans chaque vignette, la courbe en trait plein est la distribution de densité dans la classe horaire de la vignette et la courbe en pointillés la distribution de la densité dans la classe horaire précédente.  $N$  : nombre de prospections analysées dans chaque classe horaire.
- Figure 102. Courbes d'agrégation géostatistiques  $Q(T)$  par leg.  $T$  est le pourcentage de la surface totale échantillonnée,  $D$  le rayon du disque de surface équivalente à  $T$  et centré sur le centre de gravité de l'agrégation (en  $m$ ).  $Q(T)$  est exprimé en  $m^2$  de surface acoustique réfléchissante par  $m^2$ .
- Figure 103. Courbes d'agrégation géostatistiques  $P(T)$  des classes horaires nocturnes et diurnes.  $T$  est le pourcentage de la surface totale échantillonnée,  $D$  le rayon du disque de surface équivalente à  $T$  et centré sur le centre de gravité de l'agrégation (en  $m$ ).  $P(T)$  est exprimé en pourcentage.
- Figure 104. Schéma de l'évolution de l'abondance globale et de la dynamique temporelle de la surface de densité de l'agrégation de thons de sub-surface autour d'un DCP ancré au cours d'un cycle nyctéméral. Les zones en grisé correspondent aux phases nocturnes.
- Figure 105. Echogramme 120 kHz issu d'une prospection en étoile montrant un groupe de thons décalé du DCP. Heure d'observation : 14h40.
- Figure 106. Echogramme 120 kHz extrait d'un parcours en étoile montrant le changement de structure de l'agrégation de thons de sub-surface au lever du soleil.
- Figure 107. Exemple de variogramme expérimental (points) sur lequel est ajusté un modèle de variogramme sphérique (trait plein).
- Figure 108. Représentation conceptuelle de la surface de densité d'une agrégation de thons de sub-surface et de la variabilité de sa densité (❶) et de son extension spatiale (❷ et ❸).
- Figure 109. Surface de tendance  $M_{moy}^*(x)$  obtenue en moyennant les densités relatives diurnes observées dans chaque cellule  $x$  ( $X, Y$ ) au cours des campagnes D03 à D06. Les coordonnées  $X$  et  $Y$  sont standardisées. Le cercle en pointillé indique une zone de la surface de tendance influencée par une valeur extrême de densité.
- Figure 110. Diffusion théorique de poissons relâchés au point origine à  $t=0$ . Redessiné de Maury (1998).
- Figure 111. Flux des organismes au sein de l'agrégation, dus à l'advection ( $uS$ ) et à la diffusion ( $-D\delta S/\delta x$ ). Tiré de Okubo et al., 2001.
- Figure 112. Définition des classes de distance au centre de gravité de l'agrégation (situé à l'origine). Les croix figurent le centre des cellules d'échantillonnage  $x$  où est rapportée la valeur moyenne de la densité relative dans la cellule,  $M_{moy}^*(x)$ .
- Figure 113. Exemple de surface de densité d'une agrégation simulée. Le DCP est situé à l'origine. Les cercles sont proportionnels à la densité de l'agrégation. Le cercle en

*trait plein indique les limites du domaine circulaire V de 160 m de rayon centré sur le centre de gravité de l'agrégation.*

Figure 114. *En rouge, parcours d'échantillonnage acoustiques simulés : a) en étoile b) en radiales parallèles. Le DCP est à l'origine, le cercle noir figure le domaine d'estimation V. Les axes sont gradués en mètres.*

Figure 115. *Distribution spatiale de la densité moyenne relative de l'agrégation de sub-surface autour de son centre de gravité (situé à l'origine) en coordonnées standardisées : a) à l'échelle des prospections en étoile élargies b) à l'échelle des prospections en étoile . Densité relative moyenne des thons de sub-surface par classes de distance au centre de gravité, dans les directions latitudinales et longitudinales : c) en coordonnées non standardisées d) en coordonnées standardisées.*

Figure 116. *Proportions de l'énergie acoustique totale et du nombre de cellules échantillonnées de densité acoustique non nulle dans une zone circulaire centrée sur le centre de gravité de l'agrégation de sub-surface et de rayon R. La ligne verticale pointillée est placée à R=160 m.*

Figure 117. *Estimation de la densité relative moyenne des thons de sub-surface en fonction de la distance au centre de gravité de l'agrégation, au moyen d'une fonction noyau de bande passante 28 m (cercles vides). La densité moyenne obtenue avec une moyenne arithmétique simple est également représentée (cercles pleins).*

Figure 118. *Densité relative moyenne des thons de sub-surface et rapport d'advection-diffusion  $u/D$ , en fonction de la distance au centre de gravité de l'agrégation de sub-surface.*

Figure 119. *Rapport  $D/u$  (cercle) en fonction de la densité relative moyenne de l'agrégation de thons de sub-surface ( $z_{pk}$ ) en échelles logarithmiques. La courbe en pointillé représente l'ajustement des modèles linéaires  $lm_1$  et  $lm_2$  sur  $D/u(z_{pk})$ .*

Figure 120. *Densité relative de thons de sub-surface observée en moyenne et densité estimée au moyen du modèle d'advection-diffusion, en fonction de la distance au centre de gravité de l'agrégation.*

Figure 121. *Relation entre l'écart type des résidus  $R^*(x,t)$  et la densité moyenne  $M^*(x)$  dans chaque cellule x de la grille d'échantillonnage.*

Figure 122. *Distributions : a) des moyennes b) des variances pondérées par prospection des résidus  $R^*(x,t)$ .*

Figure 123. *Distributions des variances simples par prospection des résidus  $R^*(x,t)$ .*

Figure 124. *Courbes d'agrégation géostatistiques  $P(T)$  moyennes des résidus de krigeage universel, en fonction de leur niveau de variance zonale.*

Figure 125. *Variogramme expérimental pondéré moyen des résidus du modèle de krigeage universel (points) et modèle de variogramme ajusté (trait plein).*

Figure 126. *Parcours en étoile "type" utilisé pour calculer la variance d'estimation moyenne diurne des résidus du modèle de krigeage universel. Les axes sont gradués en mètres. Les symboles (x et o) indiquent la position des cellules échantillonnées*

en coordonnées standardisées, le trait rouge continu représente les limites du domaine d'estimation.

Figure 127. Variance d'estimation en fonction du nombre de cellules échantillonnées pour chaque parcours testé.

Figure 128. a) Exemple de distribution de densité au sein d'un vol de moucherons en fonction de la distance au centre de gravité du vol ; b) Densité (cercles) et rapport  $u/D$  (triangles) en fonction de la distance au centre de gravité du vol de moucheron. Tiré de Okubo et Chiang (1974).

Figure 129. Variogramme expérimental pondéré moyen et modèle de variogramme des densités relatives de l'agrégation de thons de sub-surface.

Figure 130 : Distribution spatiale des poids de krigeage (diamètre des cercles proportionnels aux poids) : a) prospection avec une forte variance zonale b) prospection « normale ».

Figure 131 : Poids de krigeage moyens en fonction de la distance au DCP

Figure 132. Représentation schématique de l'organisation spatio-temporelle hiérarchique de la sous-population de thons de sub-surface fréquentant les DCP ancrés en Martinique. Les processus influençant majoritairement la distribution des thons de sub-surface sont indiqués à chaque niveau. Le niveau 3 correspond à la répartition des thons autour de la Martinique, le niveau 2 à la répartition dans le rayon d'attraction d'un DCP ancré, le niveau 1 à leur répartition au sein d'une agrégation de thons de sub-surface.

## Liste des tableaux

- Tableau 1. *Echelles spatio-temporelles caractéristiques des niveaux hiérarchiques du système [DCP ancré - macronecton - environnement - pêche].*
- Tableau 2. *Estimations d'abondance en micronecton dans la province Caraïbe (CARB) et la province du gyre tropical Nord Atlantique (NATR). MN : filet mésopélagique, AC : acoustique.*
- Tableau 3. *Paramètres estimés du modèle de von Bertalanffy décrivant la croissance du thon noir, mâles et femelles confondus.*
- Tableau 4. *Relations âge-taille-poids pour le thon noir en Martinique, mâles et femelles confondus (tirées de Doray et al., 2004 et Rivoalen et al., sous presse).*
- Tableau 5. *Paramètres estimés du modèle de von Bertalanffy décrivant la croissance de l'albacore, mâles et femelles confondus.*
- Tableau 6. *Relations âge-longueur-poids pour l'albacore de l'Atlantique, mâles et femelles confondus (tiré de Le Guen et Sakagawa, 1973 et Shuford, 2005).*
- Tableau 7. *Paramètres estimés du modèle de von Bertalanffy décrivant la croissance de jeunes marlins bleus, mâles et femelles confondus.*
- Tableau 8. *Relations âge-longueur-poids pour de jeunes marlins bleus, mâles et femelles confondus (tirées de Prince et al., 1991).*
- Tableau 9. *Synthèse des estimations de la biomasse d'agrégations de circum, extra et intranatants autour de DCP ancrés et dérivants. Valeurs sous estimées en italique.*
- Tableau 10: *Biomasses moyennes estimées par groupes de poissons et types de DCP. Valeurs sous estimées en italique.*
- Tableau 11. *Synthèse des résultats sur le temps de résidence de poissons autour de DCP. SE : station d'écoute, MA : marques archives, PA : pistage acoustique, YFT : albacore, BET : patudo, DOR : dorade coryphène.*
- Tableau 12. *Proportion du nombre des juvéniles dans les captures de la pêche associée aux DCP ancrés. Martinique, 1998-2001.*
- Tableau 13. *Synthèse des travaux réalisés lors des campagnes DAUPHIN.*
- Tableau 14. *Principaux réglages et paramètres de calibration utilisés lors des campagnes DAUPHIN.*
- Tableau 15. *Synthèse des estimations d'atténuations acoustiques dues aux conditions de mer durant les campagnes DAUPHIN.*
- Tableau 16. *Bilan des effectifs des captures des pêches expérimentales réalisées lors des campagnes DAUPHIN.*
- Tableau 17. *Synthèse des échelles d'observations des holons du système [DCP ancré - macronecton - environnement - pêche] en Martinique.*

- Tableau 18. Stratégie d'analyse des holons du système [DCP ancré - macronecton - environnement - pêche] en Martinique.
- Tableau 19. Nombre de profils hydrologiques de 250 m analysés par campagne, instrument et DCP.
- Tableau 20. Groupes de variables de Y dans le premier plan factoriel de l'ACR sur les profils CTD. La variable représentative est celle représentée dans la Figure 45.
- Tableau 21. Groupes de variables de X corrélées dans le premier plan factoriel de l'ACR des profils CTD. La variable représentative est celle représentée dans la Figure 45.
- Tableau 22. Variables explicatives utilisées dans la régression en arbre globale de toutes les valeurs de TS sélectionnées par régression en arbre à l'échelle des prospections acoustiques ; C : variable continue, F : variable factorielle.
- Tableau 23. Nombre de TS diurnes récoltés par DCP et par campagne lors des campagnes DAUPHIN.
- Tableau 24. Descripteurs quantitatifs des catégories de poissons individuels définies à partir de l'analyse des TS.
- Tableau 25. Nombre de poissons échantillonnés par pêche commerciale et expérimentale
- Tableau 26. Strates de tailles identifiées dans les captures commerciales et expérimentales autour des DCP ancrés étudiés.
- Tableau 27. Captures moyennes par sortie et par espèce (en kg) autour des DCP ancrés étudiés.
- Tableau 28. Paramètres du modèle exponentiel décrivant le volume de la vessie natatoire de thons noirs de taille moyenne en fonction de leur longueur à la fourche.  $t$  : statistique de Student,  $P$  : probabilité de commettre une erreur de type I.
- Tableau 29. Volume maximal théorique  $SBV_{th}$  de la vessie natatoire d'un thon noir de longueur  $LF$  calculé à partir de l'équation 11 et valeur théorique  $TS_{th}$  de TS correspondante calculée à partir de  $SBV_{th}$  et du modèle de Bertrand et Josse (2000b) :  $TS = 8.53 \times \log(SBV) - 50$ .
- Tableau 30. Comparaison des proportions des effectifs des catégories de macronecton dans les TS et les captures.
- Tableau 31. Observations acoustiques et vidéo des agrégations de macronecton réalisées lors des campagnes D03 à D06.
- Tableau 32. Caractéristiques des prospections acoustiques réalisées autour du DCP hauturier en juillet 2003.
- Tableau 33. Descripteurs des prospections acoustiques réalisées autour du DCP hauturier en juillet 2003. F : variable factorielle, C : variable continue.
- Tableau 34. Variables utilisées pour réaliser la typologie des structures micronectoniques observées lors des prospections acoustiques. M : variable factorielle codée en modalités, C : variable continue.

- Tableau 35. Groupes de variables corrélées à plus de 90 % dans le premier plan factoriel de l'ACR. Variable représentative utilisée dans la Figure 64.
- Tableau 36. Groupes de variables de Y dans le premier plan factoriel de l'ACR sur la structure verticale des couches micronectoniques. La variable représentative est celle représentée dans la Figure 67.
- Tableau 37. Groupes de variables de X corrélées dans le premier plan factoriel de l'ACR sur la structure verticale des couches micronectoniques. La variable représentative est celle représentée dans la Figure 67.
- Tableau 38. Formules pour le calcul des paramètres décrivant les bancs acoustiques et les sections verticales des agrégations de macronecton. En grisé, paramètres qui seront utilisés pour calculer les descripteurs globaux des agrégations. Adapté de (Diner et al., 2004).
- Tableau 39. Descripteurs globaux des agrégations de macronecton dans le plan vertical. F : variable factorielle, C : variable numérique continue.
- Tableau 40. Critères d'évaluation de l'intérêt scientifique des séquences vidéos enregistrées lors des campagnes DAUPHIN.
- Tableau 41. Paramètres d'écho-intégration par banc moyens (+/- leur écart-type) utilisés pour extraire les bancs acoustiques de macronecton observés autour de DCP ancrés en Martinique.
- Tableau 42. Groupes de variables de  $\hat{Y}$  corrélées dans le premier plan factoriel de l'ACR des descripteurs des agrégations de macronecton. Les groupes de variables sont représentés par leur variable représentative dans la Figure 77.
- Tableau 43. Groupes de variables de X corrélées dans le premier plan factoriel de l'ACR des descripteurs des agrégations de macronecton. La norme est la norme de la projection de la variable représentative dans le premier plan factoriel.
- Tableau 44. Descripteurs des agrégations de macronecton expliquant le plus de variance dans le premier plan factoriel de l'ACR. M : descripteur morphologique ; P : descripteur de position ; E : descripteur énergétique.
- Tableau 45. Descripteurs acoustiques des types d'agrégations de macronecton identifiés autour de DCP ancrés en Martinique. N désigne le nombre de prospections acoustiques au cours desquelles chaque type a été observé.
- Tableau 46. Résultats des tests appariés de Wilcoxon comparant les distributions spatiales moyennes du macronecton agrégé et dispersé ; « > » : descripteur du macronecton dispersé significativement supérieur au descripteur du macronecton agrégé, « < » : descripteur du macronecton dispersé significativement inférieur au descripteur du macronecton agrégé, « X » : pas de différence significative entre les descripteurs. Tous les résultats étaient hautement significatifs ( $p < 10^{-3}$ ).
- Tableau 47. Densités absolues estimées au sein des agrégations de macronecton observées autour de DCP ancrés en Martinique.
- Tableau 48. Profondeur moyenne des groupes d'espèces observées lors des prospections vidéo autour de DCP ancrés en Martinique d'avril à août 2003.

- Tableau 49. Groupes de variables contribuant aux axes principaux des ACP utilisés pour caractériser la variabilité verticale de l'environnement biotique et abiotique.
- Tableau 50. Descripteurs des environnements biotique et abiotique utilisés dans l'analyse des relations au sein du système à l'échelle mensuelle.
- Tableau 51. Variables de la matrice X décrivant l'environnement des agrégations de thonidés de sub-surface. Type : C = variable continue ; M = variable factorielle codée en modalités
- Tableau 52. Résultats des analyses canoniques de redondance des termes individuels du modèle complet décrivant la relation linéaire entre la structure des agrégations de thons de sub-surface et les descripteurs de l'environnement. F : statistique de Fisher, P : probabilité d'erreur de type I.
- Tableau 53. Résultats des ACR partielles appliquées au modèle 1' décrivant la relation entre la structure des agrégations de thons de sub-surface et leur environnement.
- Tableau 54. Corrélation entre les variables de Y dans le premier plan factoriel de l'ACR décrivant les relations entre les agrégations de thons de sub-surface et leur environnement.
- Tableau 55. Corrélation entre les variables de X dans le premier plan factoriel de l'ACR décrivant les relations entre les agrégations de thons de sub-surface et leur environnement.
- Tableau 56. Nombre de prospections acoustiques en étoile par classe horaire et DCP réalisées de mai 2003 à août 2003.
- Tableau 57. Paramètres de l'environnement dont l'influence sur la distribution spatiale a été testée.
- Tableau 58. Statistiques descriptives du rapport (en %) entre le  $\sigma_{ag}$  total des agrégations de thons de sub-surface définies avec les paramètres moyens d'écho-intégration par bancs et le  $\sigma_{ag}$  des mêmes agrégations définies avec les paramètres d'écho-intégration par bancs ajustés.
- Tableau 59. Moyenne, écart type et coefficient de variation (CV) des densités maximales journalières observées par leg.
- Tableau 60. Table d'analyse de la déviance du modèle GLM de la densité zonale moyenne des thons de sub-surface.
- Tableau 61. Table d'analyse de la déviance du modèle GLM de la variance zonale de la densité des thons de sub-surface.
- Tableau 62. Statistiques descriptives de la distance du centre de gravité de l'agrégation de sub-surface à la tête du DCP (en mètres).
- Tableau 63. Statistiques descriptives de la valeur absolue du coefficient de corrélation maximum  $c_{max}$  entre la direction du courant et les axes d'inertie de chaque prospection.
- Tableau 64. Statistiques descriptives de l'ordonnée du centre de gravité des agrégations de sub-surface dans le référentiel orienté avec un courant portant arbitrairement au Sud.

*Tableau 65. Statistiques descriptives du rapport entre l'inertie expliquée par le deuxième et le premier axe principal d'inertie.*

*Tableau 66. Modèles de variogrammes couramment utilisés et leurs caractéristiques physiques. Tiré de Petitgas (2001). Avec  $h$  : distance,  $C(0)$  : pépite,  $r$  : portée.*

*Tableau 67. Définition des types de parcours d'échantillonnage acoustiques simulés.*

*Tableau 68. Statistiques descriptives des moyennes et variances spatialement pondérées des résidus  $R^*(x,t)$  de chaque prospection.*

*Tableau 69. Résultats de l'estimation des maxima journaliers de la biomasse de l'agrégation de thons de sub-surface autour des DCP ancrés d'avril à août 2003.*

*Tableau 70. Variance d'estimation et effort d'échantillonnage des différents parcours testés pour évaluer la densité d'une agrégation de thons autour d'un DCP ancré.*

## Liste des symboles et abréviations

$a(x,t)$  : aire d'influence de la cellule  $x$ .

$A_b$  : atténuation du signal acoustique causée par l'environnement en dB.

ACP : Analyses en Composantes Principales.

ACR : Analyse Canonique de Redondance.

ACRp : Analyse Canonique de Redondance partielle.

$a_i$  : aire d'influence spatiale d'un échantillon.

AIC : Critère d'Information d'Akaike.

$A_{sh}, A_{cs}$  : aires insonifiées respectives des bancs acoustiques et des sections verticales d'agrégations ( $m^2$ ).

AUV : Autonomous Underwater Vehicle.

$B(t)$  : biomasse de l'agrégation de thons de sub-surface (en kg) observée lors de la prospection  $t$ .

$BC_{sh}, BC_{cs}$  : coordonnées géographiques respectives des barycentres des bancs acoustiques et des sections verticales d'agrégations dans le référentiel DCP (m).

$B_{sh}, B_{cs}$  : coordonnées géographiques des premiers pings respectifs des bancs acoustiques et des sections verticales d'agrégations dans le référentiel DCP (m).

$BZ_{sh}, BZ_{cs}$  : profondeurs respectives des barycentres des bancs acoustiques et des sections verticales d'agrégations (m).

$c$  : célérité du son dans l'eau en  $m.s^{-1}$ .

$C(0) = \sigma^2 = var[Z(x)]$  : variance de la fonction aléatoire  $Z$ .

$C(h)$  : covariance de deux points séparés par une distance  $h$ .

CAH : Classification Ascendante Hiérarchique.

CARLA : DCP hauturier.

cat : type d'agrégation de macronecton.

Chl- $a$  : Chlorophylle- $a$ .

$c_{max}$  : valeur maximale du coefficient de corrélation entre les axes d'inertie et la direction courant par prospection.

CPUE : Capture par Unité d'Effort.

CTD : bathysonde.

curdir : direction du courant (en degrés).

curspd : vitesse du courant (en nœuds).

CV : Coefficient de Variation.

$CV_{E-Z*jour}$  : coefficient de variation d'estimation de la densité acoustique des agrégations de thons de sub-surface diurnes.

$CV_{E-R*moy}$  : coefficient de variation d'estimation moyen des résidus.

$D$  : coefficient de diffusivité ( $m^2.s^{-1}$ ).

$d$  : densité de cibles par unité de volume de cibles en nombre de cible par  $m^3$ .

D : identifiant de la campagne.

$d(x)$  : distance du centre de la cellule  $x$  au centre de gravité de l'agrégation de thons de sub-surface.

DAUPHIN : (DCP ancrés Antilles, description acoustique des concentrations de Poissons et influence des facteurs Halieutiques, biologiques et environnementaux).

day : jour du leg durant lequel a lieu la prospection.

DCM : Dispositif de Concentration de Moucherons.

dDCP : distance du centre de gravité de l'agrégation de thons de sub-surface à la tête du DCP (m).

dDCP<sub>sh</sub>, dDCP<sub>cs</sub> : distances respectives des barycentres des bancs acoustiques et des sections verticales d'agrégations au DCP (m).

$d_j$  : densité absolue au sein d'un type d'agrégation  $j$  (nb de poissons.m<sup>-3</sup>).

DN : période nyctémérale.

$E[Z(x)] = m(x)$  : tendance d'une fonction aléatoire.

$E[Z_p(x,t)]$  : espérance de la densité relative calculée entre toutes les prospections dans chaque cellule  $x$  de la grille ;

$E_i$  : distance du navire au DCP au temps  $t_i$ .

$E_p$  : énergie acoustique relative par cellule.

$E_{sh}$ ,  $E_{cs}$  : coordonnées géographiques des derniers pings respectifs des bancs acoustiques et des sections verticales d'agrégations dans le référentiel DCP (m).

$E_{sh}$ ,  $E_{cs}$  : élongations respectives des bancs acoustiques et des sections verticales d'agrégations.

ESU : Elementary Sampling Unit.

$f$  : fréquence du signal acoustique en Hz.

$G$  : « transducer gain » en dB.

$g$  : fonction de lien continue du modèle GLM.

GAM : Modèle Additif Généralisé.

GCdir : angle par rapport au Nord (°).

GLM : Modèle Linéaire Généralisé.

hclass4 : classes horaires de 4 heures.

hclass6 : classes horaires de 6 heures.

$H_{sh}$ ,  $H_{max-cs}$  : hauteurs maximales respectives des bancs acoustiques et des sections verticales d'agrégations (m).

$I$  : intensité en A.

$I_o$  : intensité acoustique de l'onde insonifiant la cible, en W.m<sup>-2</sup> ;

$I_r$  : intensité acoustique réfléchi à 1 m de la cible, en W.m<sup>-2</sup>.

$J_{x_i}$  : flux de matière dans une direction  $x_i$ .

$k_h$  : fonction noyau (ou « kernel ») d'Epanechnikov de bande passante  $h$ .

LF : Longueur à la Fourche.

$lm_1, lm_2$  : modèles linéaires ajustés sur les deux parties de la courbe  $D/u = f(zpk)$ .  
 $M^*(x)$  : estimateur de la tendance  $M(x)$ .  
 $M^*(x)$  : moyenne zonale de  $Z(x,t)$  dans la zone  $V$  au temps  $t$ .  
 $M^*_{moy}(x)$  : surface moyenne de densité relative par cellule d'échantillonnage  $x$ .  
 MN : Mille Nautique.  
 modèle D1 : modèle à effet local.  
 modèle D2 : modèle proportionnel.  
 modèle D3 : modèle à densité constante.  
 modèle D4 : modèle en bassin.  
 $m_{p-R^*}(t)$  : moyenne des résidus  $R^*(x,t)$ , pondérées par les aires d'influence des cellules pour chaque prospection diurne  $t$ .  
 $m_{p-z_p}(t)$  : moyenne des densités relatives  $z_p(x,t)$ , pondérées par les aires d'influence des cellules pour chaque prospection diurne  $t$ .  
 $m_z(h)$  : moyenne des densités zonale de thons de sub-surface par prospection par classe horaire  $h$  de 4 heures.  
 $m_z(m)$  : moyenne des densités zonale de thons de sub-surface par prospection par mois  $m$ .  
 $n(t)$  : nombre de cellules échantillonnées lors de la prospection  $t$ .  
 $N(t)$  : nombre estimé de thons de sub-surface au sein de l'agrégation lors de la prospection  $t$ .  
 NBC : Courant du Nord Brésil ; NBCR : anneau du Courant Nord Brésil ; NECC : Contre-courant Nord Equatorial ; GC : Courant de Guyane ; NEC : Courant Nord Equatorial ; CC : Courant Caraïbe ; FC : Courant de Floride ; WATR : province de l'Océan Atlantique Ouest Tropical ; CARB : province Caraïbe ; NATR : province du gyre tropical Nord Atlantique.  
 NL : bruit ambiant mesuré automatiquement par le système en dB ref.  $1\mu\text{Pa}$ .  
 NL : Noise Level en dB re  $1\mu\text{Pa}$ .  
 $N_{sh}, N_{cs}$  : nombres de pixels respectifs des bancs acoustiques et des sections verticales d'agrégations.  
 $N_{su_{cs}}$  : nombre de bancs acoustiques dans une section verticale d'agrégation.  
 $P(T)$  : courbe d'agrégation géostatistique relative.  
 $p(x,t)$  : probabilité qu'un poisson se déplaçant dans une dimension spatiale selon un modèle de marche aléatoire se trouve en un point  $x$  au bout d'un temps  $t$ .  
 $P_{1-moy(j)}$  à  $P_{16-moy(j)}$  : descripteurs acoustiques moyens d'une agrégation de macronecton déterminés lors d'une prospection en étoile.  
 PAR : intensité de lumière photosynthétisable.  
 $P_{DCPi}$  : position du DCP au temps  $t_i$ .  
 $P_i$  : position du navire au temps  $t_i$ .  
 PID : identifiant des prospections acoustiques en étoile.  
 $P_m$  : poids moyen d'un thon de sub-surface dans l'agrégation (en kg).

PME : Production Maximale Equilibrée.

$P_N$  : puissance du bruit acoustique en dB re  $1\mu\text{Pa}$ .

$P_{sh}$ ,  $P_{cs}$  : périmètres respectifs des bancs acoustiques et des sections verticales d'agrégations (m).

$P_t$  : puissance transmise en W.

$Q(T)$  : courbe d'agrégation géostatistique absolue.

$Q(z)$  : abondance des thons de sub-surface dans les zones où la densité est supérieure à un seuil  $z$ .

$r$  : distance au centre de gravité de l'agrégation de thons de sub-surface (m).

$R$  : distance au transducteur en m.

$\mathbf{R}$  : matrice contenant les résidus de la régression linéaire de  $\mathbf{Y}$  par  $\mathbf{X}$ .

$R^2$  : coefficient de détermination correspondant à l'estimation de  $z_{pk}$  par  $z_{pk}^*$ .

$R(x,t)$  : résidus de moyenne nulle et de variance 1 du modèle de krigeage universel.

$R^*(x,t)$  : résidus du modèle de krigeage universel de chaque prospection acoustique diurne  $t$ .

rad1 : parcours systématique avec 8 radiales parallèles régulièrement espacées dans la zone.

rad2 : parcours systématique avec 11 radiales parallèles régulièrement espacées dans la zone.

rad3 : parcours systématique avec 25 radiales parallèles régulièrement espacées dans la zone.

randRad : parcours aléatoire avec 11 radiales parallèles placées aléatoirement dans la zone.

$R_M^*(x)$  : résidus issus de l'estimation de la tendance moyenne  $M_{moy}^*(x)$  par  $M^*(x)$ .

$R_V$  : rayon du domaine  $V$  où est distribuée l'agrégation de sub-surface (en m).

$S_a$  : index de réflexion surfacique en dB re  $\text{m}^2 \cdot \text{m}^{-2}$ .

$s_a$  : indice de réflexion surfacique en  $\text{m}^2 \cdot \text{m}^{-2}$ .

$s_A$  : indice de réverbération par mille carré en  $\text{m}^2 \cdot \text{MN}^{-2}$ .

$s_{Am}$  : moyenne du  $s_A$  total de micronecton par ESU lors d'une prospection, en  $\text{m}^2 \cdot \text{MN}^{-2}$ .

$s_{AmD}$  : moyenne du  $s_A$  moyen des couches micronectoniques diurnes de toutes les prospections d'un leg.

$s_{AmN}$  : moyenne du  $s_A$  moyen des couches micronectoniques nocturnes de toutes les prospections d'un leg.

$s_{Avar}$  : variance du  $s_A$  total de micronecton par ESU lors d'une prospection.

$s_{AvarD}$  : moyenne de la variance du  $s_A$  des couches micronectoniques diurnes de toutes les prospections d'un leg.

$s_{AvarN}$  : moyenne de la variance du  $s_A$  des couches micronectoniques nocturnes de toutes les prospections d'un leg.

SBE.PC1 : moyenne des SBE.PC1.1P de tous les profils d'une campagne.

SBE.PC1.1P : coordonnées principales des prospections sur le 1<sup>er</sup> axe de l'ACP des profils CTD.

SBE.PC2 : moyenne des SBE.PC2.1P de tous les profils d'une campagne.

SBE.PC2.1P : coordonnées principales des prospections sur le 2<sup>ème</sup> axe de l'ACP des profils CTD.

SBE.PC3 : moyenne des SBE.PC3.1P de tous les profils d'une campagne.

SBE.PC3.1P : coordonnées principales des prospections sur le 3<sup>ème</sup> axe de l'ACP des profils CTD.

SBE.PC4 : moyenne des SBE.PC4.1P de tous les profils d'une campagne.

SBE.PC4.1P : coordonnées principales des prospections sur le 4<sup>ème</sup> axe de l'ACP des profils CTD.

SeaWiFS : Sea-viewing Wide Field-of-view Sensor.

$S_i$  : puissance de réponse du transducteur en dB ref.  $1\mu\text{Pa}\cdot\text{A}^{-1}$ .

$S_j(x)$  : échantillon de  $n_j$  cellules produit par un parcours simulé  $j$ .

$SL$  : puissance d'émission en dB.

$SL_{\text{lim}}$  :  $s_A$  moyen du micronecton par tranche de profondeur  $i$  de 10 mètres, de 20 à 200 m ( $\text{m}^2 \cdot \text{MN}^{-2}$ ).

$SL_{\text{tot}}$  : somme des  $s_A$  moyens du micronecton par tranche de profondeur, en  $\text{m}^2 \cdot \text{MN}^{-2}$ .

$SNR$  : « Signal to Noise Ratio » (en dB) fixé à 20 dB pour la détection de cibles individuelles.

SP : DCP côtier.

$S_s$ ,  $S_{sp}$  : indices de sélectivité spatiale absolu et relatif.

SSL.PC1 : coordonnées principales des prospections sur le 1<sup>er</sup> axe de l'ACP sur la structure verticale des couches micronectoniques.

SSL.PC2 : coordonnées principales des prospections sur le 2<sup>ème</sup> axe de l'ACP sur la structure verticale des couches micronectoniques.

SSLD.PC1 : moyenne des SSL.PC1 des prospections de jour d'un leg.

SSLD.PC2 : moyenne des SSL.PC2 des prospections de jour d'un leg.

SSLN.PC1 : moyenne des SSL.PC1 des prospections de nuit d'un leg.

SSLN.PC2 : moyenne des SSL.PC2 des prospections de nuit d'un leg.

starB1 : parcours systématique en étoile à 2 branches avec un aller retour sur chaque branche.

starB2 : parcours systématique en étoile à 4 branches avec un aller retour sur chaque branche.

starB3 : parcours systématique en étoile à 6 branches avec un aller retour sur chaque branche.

starB4 : parcours systématique en étoile à 8 branches avec un aller retour sur chaque branche.

starDB1 : parcours systématique en étoile à 2 branches avec un aller simple sur chaque branche.

starDB2 : parcours systématique en étoile à 4 branches avec un aller simple sur chaque branche.

starDB3 : parcours systématique en étoile à 6 branches avec un aller simple sur chaque branche.

starDB4 : parcours systématique en étoile à 8 branches avec un aller simple sur chaque branche.

$S_v$  : index de réverbération de volume en dB re  $m^{-1}$ .

$s_v$  : indice de réverbération de volume en  $m^{-1}$ .

$S_{vm(j)}$  : indice de réverbération de volume moyen de l'agrégation de type  $j$  (dB re  $1 m^{-1}$ ).

$S_{v-sh}$ ,  $S_{v-cs}$  : indices de réverbération de volume respectifs des bancs acoustiques et des sections verticales d'agrégations ( $m^{-1}$ ).

$T(z)$  : surface des zones de l'aire de répartition des thons de sub-surface où leur densité est supérieure à un seuil  $z$  ( $m^2$ ).

T.z, S.z, O2.z : valeurs moyennes de température, salinité et oxygène dissous dans la couche de profondeur médiane  $z$  ( $z$  compris entre 5 et 285).

tdDCP : distance de la cible individuelle au DCP en m.

tdepth : profondeur de la cible individuelle en m.

TL : pertes par transmission en dB.

TS : Target Strength (dB re  $1 m^2$ ).

$TS_{m(j)}$  : TS moyen au sein de l'agrégation de type  $j$  (dB re  $1 m^2$ ).

$u$  : coefficient d'advection dans la dimension considérée ( $m.s^{-1}$ ).

$var_{p-R^*}(t)$  : part de variance expliquée en moyenne par la tendance  $M^*(x)$  pour une prospection  $t$ .

$var_{p-R^*}(t)$  : variance des résidus  $R^*(x,t)$ , pondérées par les aires d'influence des cellules pour chaque prospection diurne  $t$ .

$var_{p-Z_p}(t)$  : variance des densités relatives  $z_p(x,t)$ , pondérées par les aires d'influence des cellules pour chaque prospection diurne  $t$ .

$V_{CV-sh}$ ,  $V_{CV-cs}$  : coefficients de variation respectifs des énergies des pixels des bancs acoustiques et des sections verticales d'agrégations.

$V_{m-sh}$ ,  $V_{m-cs}$  : moyennes respectives des énergies des pixels des bancs acoustiques et des sections verticales d'agrégations ( $V$ ).

$v_w$  : vitesse du vent en nœuds.

$W_{sh}$ ,  $W_{max-cs}$  : largeurs maximales respectives des bancs acoustiques et des sections verticales d'agrégations (m).

$X$  : matrice des variables explicatives du modèle GLM.

$\mathbf{X}$  : matrice regroupant des variables « environnementales » auxiliaires utilisée dans une ACR.

$\hat{x}_i$  : position du centre de gravité de l'agrégation de thons de sub-surface.

$x_{DCP[i+0.5,i+1.5]}$  : longitude du DCP entre les positions  $P_{DCPi+0.5}$  et  $P_{DCPi+1.5}$ .

$x_i$  : positions géographiques des échantillons de la densité acoustique des thons de sub-surface.

$x_{s-t,i}$  : coordonnées standardisées de l'ESU  $i$  de la prospection  $t$ .  
 $x_{t,i}$  : coordonnées non-standardisées de l'ESU  $i$  de la prospection  $t$ .  
 $\hat{Y}$  : matrice contenant les valeurs prédites issues de la régression linéaire de  $Y$  par  $X$ .  
 $Y$  : matrice regroupant des variables quantitatives décrivant un objet (profil hydrologique, agrégation de macronecton...).  
 $y$  : variable à modéliser dans le modèle GLM.  
 $Y(x)$  : résidus spatialement corrélés d'une fonction aléatoire.  
 $y_{DCP[i+0.5,i+1.5]}$  : latitude du DCP entre les positions  $P_{DCPi+0.5}$  et  $P_{DCPi+1.5}$ .  
 $Z$  : impédance du transducteur en ohms.  
 $z$  : profondeur du transducteur en m.  
 $Z(x,t)$  : densité des thons de sub-surface mesurée en un point  $x$  au temps  $t$ .  
 $Z^*v(t)$  : estimateur de la moyenne zonale dans la zone  $V$  au temps  $t$ .  
 $Z[z(x1), \dots, z(xn), \dots]$  : fonction aléatoire définie au sein d'une zone  $V$ .  
 $ZEE$  : Zones Economiques Exclusives.  
 $z_i$  : valeur de la densité acoustique des thons de sub-surface collectée dans chacune des  $n$  cellules échantillonnées au cours d'une prospection en étoile ( $m^2 \cdot m^{-2}$ ).  
 $z_L$  : valeur de  $z_{pk}(r)$ , à l'intersection des droites des deux modèles linéaires  $lm_1$  et  $lm_2$ .  
 $z_{max}$  : maximum de  $z_{pk}(r)$ .  
 $Z_{max-sh}, Z_{max-sh}$  : profondeurs maximales respectives des bancs acoustiques et des sections verticales d'agrégations (m).  
 $z_{min}$  : minimum de  $z_{pk}(r)$ .  
 $Z_{min-sh}, Z_{min-cs}$  : profondeurs minimales respectives des bancs acoustiques et des sections verticales d'agrégations (m).  
 $Z_{mix}$  : profondeur du bas de la couche de mélange en m.  
 $z_{moy}(t)$  : densité acoustique moyennne zonale des thons de sub-surface observée au cours d'une prospection en étoile  $t$  ( $m^2 \cdot m^{-2}$ ).  
 $z_{moy-i,j}$  : densité zonale moyenne de la phase nyctémérale  $i$  et de la campagne  $j$ .  
 $Z_{p-vp}(t)$  : moyenne krigée de la densité relative de thons de sub-surface pour une prospection  $t$ .  
 $Z_p(x,t)$  : densité relative des thons de sub-surface mesurée en un point  $x$  au temps  $t$ .  
 $z_{pk}(r)$  : densité relative moyenne de thons de sub-surface dans la classe de distance  $r$ .  
 $z_{pk}^*$  : valeurs de  $z_{pk}$  prédites avec le modèle d'advection/diffusion.  
 $\alpha$  : coefficient d'atténuation du signal acoustique dans l'eau en  $dB \cdot m^{-1}$ .  
 $\alpha_{DN-i}$  : coefficient de la phase nyctémérale  $i$  dans le modèle GLM.  
 $\alpha_{hclass4-i}$  : coefficient de la classe horaire  $i$  dans le modèle GLM.  
 $\beta_{D-j}$  : coefficient de la campagne  $j$  dans le modèle GLM.  
 $\beta$  : matrice des paramètres du modèle GLM.

$\gamma(h)$  : variogramme d'une fonction aléatoire.

$\gamma^*(h)$  : variogramme expérimental d'une fonction aléatoire.

$\gamma_{p-t}(h)$  : variogramme pondéré de la distributions spatiales des résidus pour chaque prospection.

$\bar{\gamma}_{SS_p}$  : valeur de la moyenne pondérée du variogramme pour toutes les distances entre les échantillons.

$\bar{\gamma}_{SV_p}$  : valeur de la moyenne pondérée du variogramme pour toutes les distances entre les échantillons et tous les points du domaine  $V$ .

$\bar{\gamma}_{VV}$  : valeur du variogramme moyen pour toutes les distances dans le domaine  $V$  ;

$\theta_1, \theta_2$  : angles entre les axes d'inertie de l'agrégation de thons de sub-surface et la direction du courant.

$\lambda$  : longueur d'onde du signal acoustique en m.

$\lambda_i$  : poids de krigeage.

$\rho_a(t)$  : densité absolue de l'agrégation de thons de sub-surface lors de la prospection  $t$  (nombre de poissons par  $m^2$ ).

$\sigma_{ag}$  : Facteur de rétrodiffusion agrégée en  $m^2$ .

$\sigma^2_{E-M^*}$  : variance d'estimation de  $M(x)$ .

$\sigma^2_{E-R^*moy}$  : variance d'estimation moyenne des résidus  $R^*(x, t)$ .

$\sigma^2_{E-Z^*jour}$  : variance d'estimation de la densité acoustique des agrégations de thons de sub-surface diurnes.

$\sigma^2_{E-Z^*p-VP}(t)$  : variance d'estimation de la densité relative de thons de sub-surface lors de la prospection  $t$ .

$\sigma^2_{Z^*p}(t)$  : variance zonale des densités relatives  $Z^*_p(x, t)$  pour la prospection  $t$ .

$\sigma_{ag-sh}, \sigma_{ag-cs}$  : facteurs de rétrodiffusion agrégée respectifs des bancs acoustiques et des sections verticales d'agrégations ( $m^2$ ).

$\sigma_E^2$  : variance d'estimation.

$\sigma_{x-t}$  : écart-type des coordonnées non standardisées des ESU contenant une valeur de densité positive lors de la prospection  $t$ .

$\langle \sigma_{bs} \rangle$  : indice de réflexion moyen d'un thon de sub-surface dans l'agrégation (en  $m^2$ ).

$\hat{\sigma}_{x_t}^2$  : inertie des échantillons de la densité acoustique des thons de sub-surface.

$\bar{\sigma}_x$  : moyenne des écart-types des coordonnées non standardisées des ESU de chaque prospection contenant une valeur de densité positive;

$\sigma_z^2(t)$  : variance zonale de la densité des thons de sub-surface observée au cours d'une prospection en étoile  $t$ .

$\mu$  = moyenne des  $z_{moy-i,j}$ .

## **Publications et communications réalisées dans le cadre de cette thèse**

### **Publications dans des revues avec comité de lecture**

- Doray, M., Josse, E., Gervain, P., Reynal, L., Chantrel, J., Sous presse. Acoustic characterisation of pelagic fish aggregations around moored fish aggregating devices in Martinique (Lesser Antilles). *Fish. Res.*
- Doray, M., B. Stéquert and M. Taquet, 2004. Age and growth of blackfin tuna (*Thunnus atlanticus*) caught under moored fish aggregating devices, around Martinique Island. *Aquat. Living Resour.* 17: 13-18.

### **Publications dans des revues sans comité de lecture**

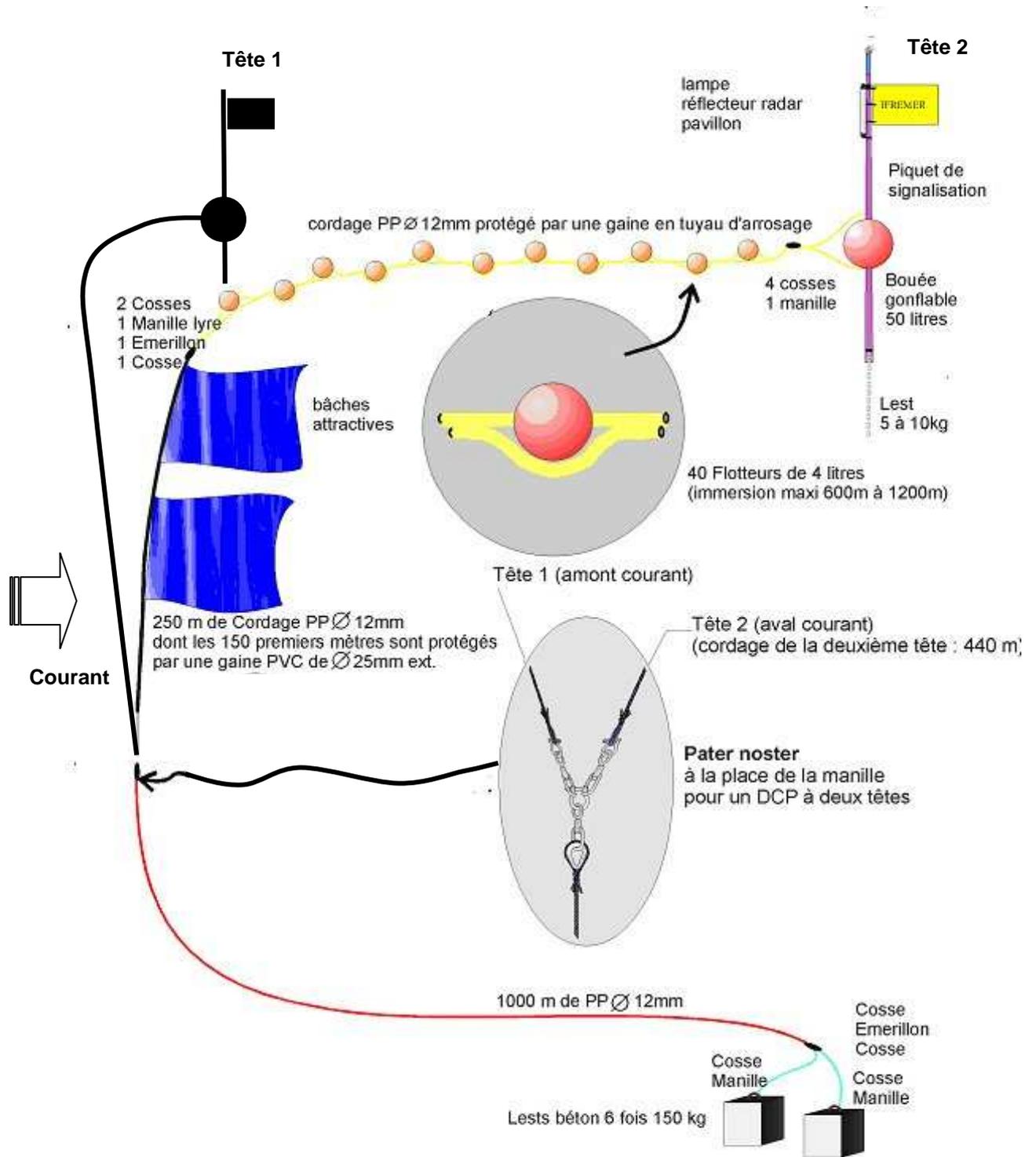
- Doray, M., Petitgas, P., Josse, E. and Mahevas, S., 2005. A geostatistical method for assessing biomass of tuna aggregations around moored Fish Aggregating Devices with star acoustic surveys. *ICES CM 2005/U:15.*
- Doray, M., sous presse. Typology of fish aggregations observed around moored FADs in Martinique during the DAUPHIN project. *In: Report of the Second meeting of the WECAFC Ad-hoc Working Group on the Development of Sustainable Moored Fish Aggregating Device Fishing in the Lesser Antilles*, FAO Fish. Rep. Port of Spain, FAO.
- Doray, M., sous presse. First description of sub-surface aggregations of small tunas observed around moored FADs in Martinique. *In: Report of the Second meeting of the WECAFC Ad-hoc Working Group on the Development of Sustainable Moored Fish Aggregating Device Fishing in the Lesser Antilles*, FAO Fish. Rep. Port of Spain, FAO.
- Chanterelle, J., M. Doray and Y. Fréjaville, sous presse. Etude préliminaire des couches micronectoniques de la côte sous le vent de la Martinique. *In: Report of the Second meeting of the WECAFC Ad-hoc Working Group on the Development of Sustainable Moored Fish Aggregating Device Fishing in the Lesser Antilles*, FAO Fish. Rep. Port of Spain, FAO.

### **Communications**

- Doray, M., Petitgas, P., Josse, E. and Mahevas, S., 2005. A geostatistical method for assessing biomass of tuna aggregations around moored Fish Aggregating Devices with star acoustic surveys. Communication à l'ICES Annual Science Conference, 20-24 Sept. 2005, Aberdeen, Scotland.
- Doray, M., Josse, E., 2005. Du local au global : échelles d'étude et de gestion des Dispositifs de Concentration de Poissons ancrés aux Petites Antilles. *Poster présenté au 7ème Forum Halieumétrique*, Nantes, France, 21-23/06/05.
- Doray, M., 2005. The distribution and the dynamics of large pelagic fish aggregations around moored FADs in Martinique (Lesser Antilles) and their contribution to local fisheries. Communication à la 56th Tuna Conference, 23-26 May 2005, Lake Arrowhead, California.
- Doray, M., 2004. Typology of fish aggregations observed around moored FADs in Martinique during the DAUPHIN project. *Communication lors du Second meeting of the WECAFC Ad-hoc Working Group on the Development of Sustainable Moored Fish Aggregating Device Fishing in the Lesser Antilles*, Bouillante, Guadeloupe, 5-10 juillet 2004.
- Doray, M., 2004. First description of sub-surface aggregations of small tunas observed around moored FADs in Martinique. *Communication au Second meeting of the WECAFC Ad-hoc Working Group on the Development of Sustainable Moored Fish Aggregating Device Fishing in the Lesser Antilles*, Bouillante, Guadeloupe, 5-10 juillet 2004.

## Annexes

### Annexe 1. DCP bicéphale de type POLKA modifié Ifremer Martinique (adapté de Reynal et al., sous presse-b).



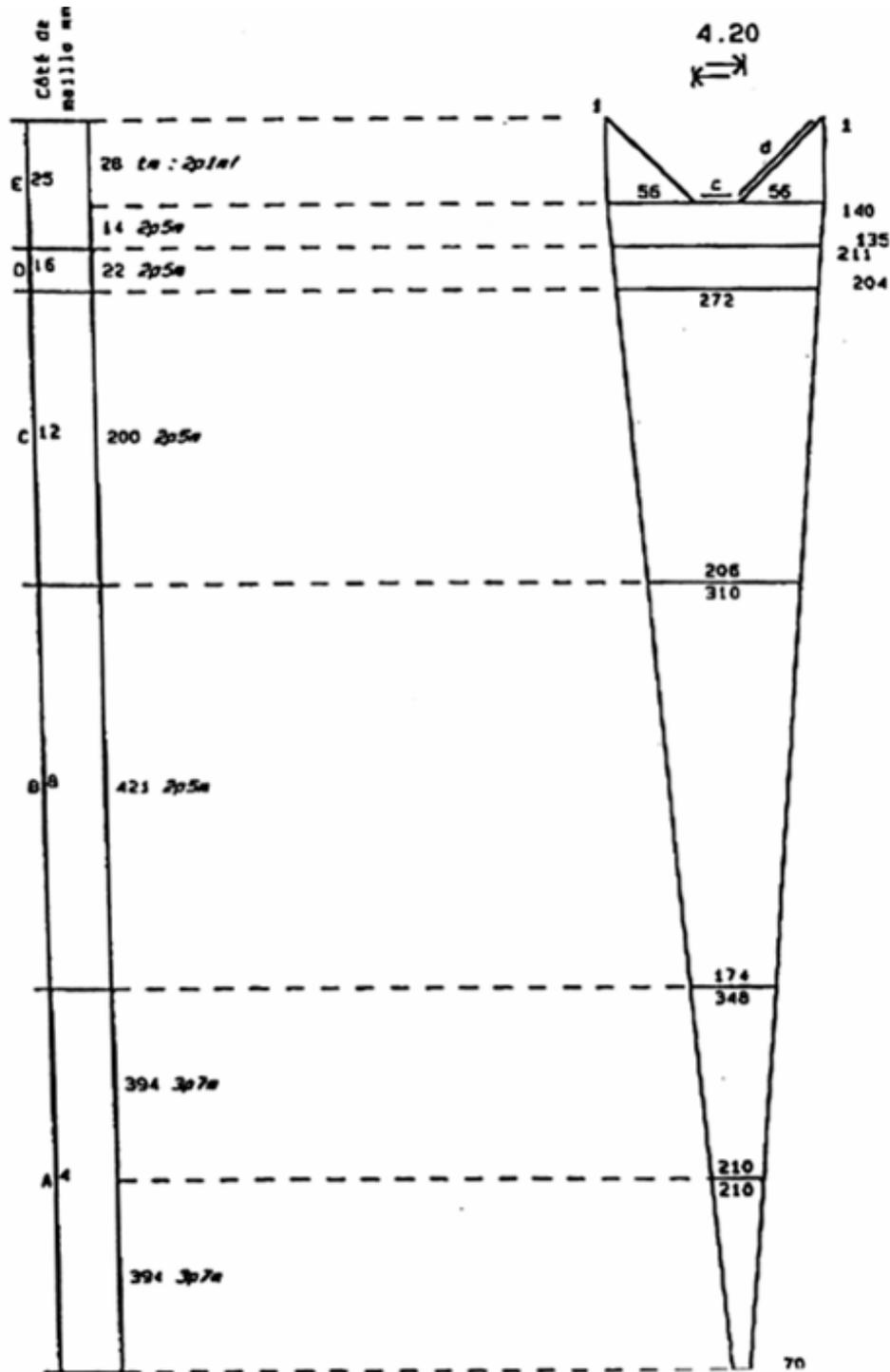
Montage pour une profondeur de 1000 m  
Selon dessin M. TAQUET

## Annexe 2. Bilan des travaux effectués lors des campagnes DAUPHIN.

Identifiant campagne	DCP	Dates	Objectif	Nb. de jours	Acoustique (heures)	Acoustique (nb. parcours étoile)	Nb. prospections vidéo	Nb. profils hydro/couranto	Nb. palangres	Nb. chalutages
D00	SP	24/01/2003	Préparation	1	4	2				
D01	SP	21-22/02/03	Préparation	2	17	8	2	1		
D02	SP	26-27/03/03	Préparation	2	13	8	2	2	1	1
D02	CARLA	28/03/2003	Pose DCP		0	0				
D02	ATL	29-30/03/2003	Préparation	2	7	4		2	1	
D03	SP	29-30/04/2003	Acq. données	2	17	14	2	6	1	1
D03	CARLA	01-02/05/2003	Acq. données	2	22	19	3	11		1
D03	ATL	06-07/05/2003	Acq. données	2	4	4		5		1
D04	SP	03-04/06/2003	Acq. données	2	16	14		6	1	1
D04	SP	05-06/06/2003	Pêche exp.	2						2
D04	ATL	07-08/06/2003	Acq. données	2	4	4		4		1
D05	SP	03-04/07/2003	Acq. données	2	19	15	2	3		
D05	CARLA	05-06/07/2003	Acq. données	2	12	7	1		1	
D05	SP	07-09/07/2003	Acq. données	2	11	10		2	1	
D05	ATL	10/07/2003	Pêche exp.	1	0	0				
D05	SP	10-11/07/2003	Pêche exp.	2	0	0				6
D06	SP	03-05/08/2003	Acq. données	3	19	16	3	1		
D06	CARLA	06-08/08/2003	Acq. données	3	23	24	3	4	1	4
D07	SP	04-06/09/2003	Acq. données	3	21	23	4	4	2	
D07	CARLA	07-09/09/2003	Acq. données	3	24	28	5	5	4	
D07	CARLA/VAUD	10-12/09/2003	Pêche exp.	3	0	0			4	4
D08	CARLA	07-08/10/2003	Acq. données	2	14	14	2	2	2	2
D08	CARLA	09-11/10/2003	Essais acoustique	3	1	2		1		
D08	CARLA	12-14/10/2003	Acq. données	3	20	19		3		1
D08	SP	15-17/10/2003	Acq. données	3	15	15		2	1	5
D09	SP	08-10/11/2003	Acq. données	3	14	13	4	3	2	2
D09	CARLA	11-13/11/2003	Acq. données	3	8	8		3	4	3
D10	SP	02-04/12/2003	Acq. données	3	21	16		3	2	2

Identifiant campagne	DCP	Dates	Objectif	Nb. de jours	Acoustique (heures)	Acoustique (nb. parcours étoile)	Nb. prospections vidéo	Nb. profils hydro/couranto	Nb. palangres	Nb. chalutages
D10	CARLA	05-07/12/2003	Acq. données	3	19	21		3	3	1
D11	SP	07-09/01/2004	Acq. données	3	15	16		2	1	1
D11	CARLA	10-12/01/2004	Acq. données	3	25	25	7	2	2	1
D12	SP	12-14/02/2004	Acq. données	3	15	14	4	2	1	1
D12	CARLA	15-17/02/2004	Acq. données	3	15	22	1	3	3	2
D13	SP	16-18/03/2004	Acq. données	3	20	17	4	3	2	2
D13	CARLA	19-21/03/2004	Acq. données	3	30	28	4	2	1	2
D14	SP/VAUD	15-17/04/2004	Acq. données	3	22	18	1	2	1	1
D14	CARLA	18-20/04/2004	Acq. données	3	25	27	2	3	1	
D14	CARLA	21-22/04/2004	Acq. données	3	21	8	29	1	1	
D14		22-23/04/2004	Pêche exp.	2						21
Total				95	527	483	85	96	44	69
Moyenne				3	14	13	4	3	2	3

Annexe 3. Spécifications techniques du chalut mésopélagique utilisé lors des campagnes DAUPHIN.



- Fourches de 30m en acier diamètre 6mm
- 6 boules de 4 litres sur la corde de dos
- lests aux pointes d'ailes inférieures = 2 x 30 kg
- 2 aéroplanes de 80 cm sur le carré de dos
- Un parachute (Kyte) sur chaque face de coté.

**Annexe 4. Relations taille-poids utilisées pour estimer les captures moyennes autour des DCP étudiés.**

<b>Espèce</b>	<b>a</b>	<b>b</b>	<b>Référence</b>
<i>Acanthocybium solandri</i>	2.4E-05	2.66	Rivoalen et al., sous presse
<i>Auxis thazard</i>	1.4E-05	3.12	Rivoalen et al., sous presse
<i>Coryphaena hippurus</i>	3.3E-05	2.69	Rivoalen et al., sous presse
<i>Katsuwonus pelamis</i>	1.0E-05	3.18	Rivoalen et al., sous presse
<i>Thunnus atlanticus</i>	1.6E-05	3.03	Rivoalen et al., sous presse
<i>Thunnus albacares</i>	2.7E-05	2.88	Rivoalen et al., sous presse
<i>Makaira nigricans</i>	2.6E-05	2.76	Garcia-Arteaga et al., 1997
<i>Elagatis bipinnulata</i>	1.4E-05	2.92	Schroeder, 1982
<i>Sphyraena barracuda</i>	6.3E-05	3.00	Claro et al., 1994
<i>Caranx crysos</i>	6.5E-06	3.30	Thompson et Munro, 1983
<i>Scomberomorus cavalla</i>	1.6E-05	2.87	Claro et al., 1994

## Annexe 5. Estimation d'une densité de probabilité au moyen d'une fonction noyau d'Epanečnikov.

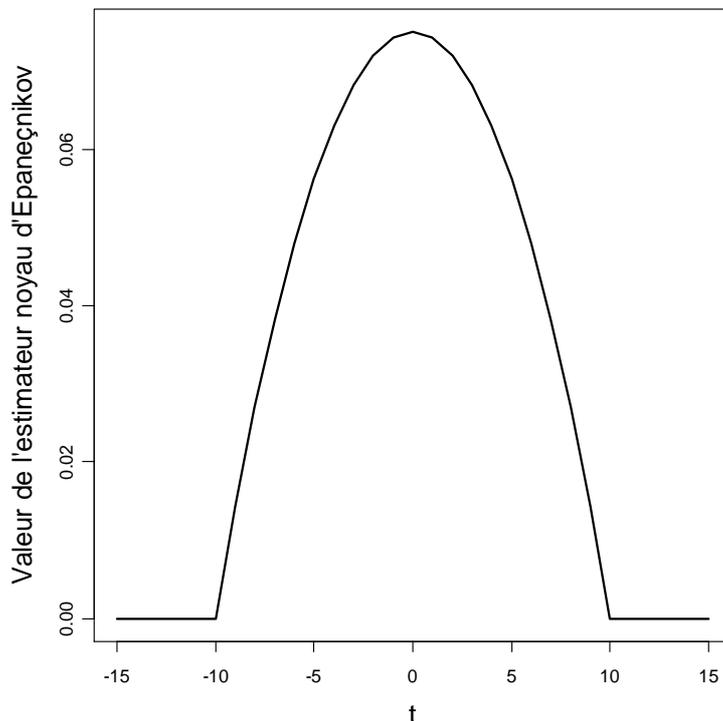
La fonction noyau d'Epanečnikov est présentée ici au travers de l'exemple de l'estimation d'une fonction de densité de probabilité repris de Stoyan et Stoyan (1994). L'objectif est d'estimer une fonction de densité de probabilité continue à partir d'un nombre fini d'observations discrètes  $x_1, \dots, x_n$ .  $f(x)$  est la fonction de densité à estimer,  $k(x)$  une autre fonction de densité, la fonction noyau. La fonction noyau est généralement une fonction symétrique :  $k(-x)=k(x)$ . L'estimateur noyau de  $f(x)$  est :

$$\hat{f}(x) = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n k(x - x_i)$$

La fonction noyau d'Epanečnikov  $e_h(t)$  est couramment utilisée et est de la forme :

$$\begin{cases} 0.75(1 - t^2/h^2)/h & \text{si } -h \leq t \leq h \\ 0 & \text{sinon} \end{cases}$$

où  $h$  est la bande passante centrée sur  $x$  et  $t=x-x_i$ . La fonction noyau permet d'estimer  $f(x)$  pour une valeur inconnue de  $x$  en pondérant les valeurs observées qui se trouvent dans la bande passante centrée en  $x$ . Les observations qui se trouvent hors de la bande passante ne sont pas prises en compte dans l'estimation de  $f$  en  $x$ . Les estimations de  $f(x)$  sont grossières pour de faibles valeurs de bande passante et de plus en plus lissées lorsque la bande passante augmente. La fonction noyau d'Epanečnikov avec une bande passante de 10 est représentée dans la figure ci-dessous :



## Résumé

L'utilisation de Dispositifs de Concentration de Poissons permet de provoquer la formation de larges agrégations de thonidés autour de dispositifs artificiels, ce qui augmente considérablement la vulnérabilité de ces ressources vis-à-vis de l'exploitation halieutique. Les DCP peuvent également être utilisés en tant qu'observatoires océaniques, afin d'étudier le comportement agrégatif du macronecton pélagique. Nous avons ainsi réalisé des observations autour de DCP ancrés en Martinique, afin de définir une typologie des agrégations de macronecton et de étudier leurs relations avec leur environnement biotique, abiotique et l'exploitation halieutique locale. Nous avons ensuite estimé la biomasse moyenne de macronecton agrégé autour d'un DCP ancré, afin de fournir des éléments scientifiques nécessaires à une gestion durable de ces ressources.

**La première partie** présente le contexte de l'étude i.e. l'écosystème pélagique régional, le phénomène d'agrégation du macronecton autour des DCP et la pêche associée aux DCP ancrés en Martinique.

**La deuxième partie** introduit la théorie de la hiérarchie qui a fourni le cadre conceptuel de l'étude et présente les échelles et méthodes d'observation. Le principal outil d'observation est un échosondeur scientifique, mis en œuvre le long de parcours en étoile autour du DCP. Les prospections acoustiques ont été combinées à des observations vidéo sous marines, des pêches expérimentales et un suivi *in-situ* de l'environnement abiotique.

**La troisième partie** présente une typologie des éléments constituant le système [DCP ancré - macronecton - environnement - pêche] dans le plan vertical et précise leurs interactions. Le type d'agrégation de macronecton dominant est une grande agrégation composée d'une majorité de thons noirs (*Thunnus atlanticus*) de taille moyenne (60 cm) distribuée en sub-surface (40-100 m), dans un rayon de 300 m autour de la tête des DCP. Cette agrégation se forme au lever du soleil et se disperse presque totalement dans l'après midi. Elle a été observée de jour lors de toutes les campagnes. Une corrélation positive entre la densité et la structure moyenne des couches micronectoniques diurnes évaluée localement autour du DCP au cours de 48 h et les dimensions et l'énergie acoustique de l'agrégation de thons de sub-surface a été mise en évidence. Malgré le fait que cette agrégation représente en moyenne 95 % de l'énergie acoustique du macronecton autour des DCP, elle est presque inexploitée par les pêcheurs artisans locaux.

**La quatrième partie** met en évidence les fortes variations conjointes de la distribution spatiale dans le plan horizontal de la densité de l'agrégation de thons de sub-surface et de son abondance globale. Ces variations ont été observées au cours du cycle nyctéméral et aux échelles inter-journalières et mensuelles. La distribution spatiale moyenne de la densité diurne de l'agrégation en fonction de la distance au centre de gravité de l'agrégation est cependant très stable et peut être modélisée au moyen d'une équation d'advection-diffusion. Un modèle de krigeage universel, utilisant les résultats du modèle d'advection-diffusion, a permis d'évaluer la biomasse maximale journalière moyenne de l'agrégation de thons de sub-surface à une dizaine de tonnes, avec un coefficient de variation d'estimation de 26%.

Nous proposons une représentation hiérarchique synthétique de la distribution spatiale d'une sous-population de thons dans un réseau de DCP ancrés de la micro à la méso-échelle. **Nous suggérons que la distribution spatiale des thons est déterminée principalement à l'échelle fine (100m-1km) et à l'échelle grossière (1-10 km) par des processus comportementaux (auto-organisation, agrégation, nutrition) et par des processus environnementaux à échelle plus large.**

**Mots clés :** DCP ; acoustique ; vidéo sous-marine ; thon ; comportement agrégatif ; relation thon/environnement ; micronecton ; hydrologie géostatistique ; modèles d'advection-diffusion ; estimation d'abondance ; échelles spatio-temporelles ; hiérarchie ; pêche artisanale ; Petites Antilles ; Martinique