



**Agrocampus-Ouest. Laboratoire
d'Ecologie Halieutique, UMR
Ecologie et Santé des
Ecosystèmes**

**Mémoire de fin d'études
Pour l'obtention du**

**Diplôme d'Agronomie Approfondie » (DAA)
Spécialisation Halieutique**

**Méta-analyse du fonctionnement trophique des
écosystèmes marins et de l'impact de la pêche à
l'échelle mondiale.**

Présenté par : Leclerc Melen

Soutenu le : 09 / 09 / 09



**Agrocampus-Ouest. Laboratoire
d'Ecologie Halieutique, UMR
Ecologie et Santé des
Ecosystèmes**

**Mémoire de fin d'études
Pour l'obtention du**

**Diplôme d'Agronomie Approfondie » (DAA)
Spécialisation Halieutique**

Méta-analyse du fonctionnement trophique des écosystèmes marins et de l'impact de la pêche à l'échelle mondiale.

Présenté par : Leclerc Melen

Soutenu le : 09 / 09 / 09

Devant le Jury

M. Gascuel Didier	Agrocampus-Ouest
M. Le Pape Olivier	Agrocampus-Ouest
M. Lê Sébastien	Agrocampus-Ouest
M. Rochette Sébastien	Agrocampus-Ouest

Remerciements

Tout d'abord je tiens à remercier Didier Gascuel et sa bonne humeur permanente qui a réussi à m'encadrer durant ce stage. Il a toujours su prendre du temps pour discuter du travail en cours et m'a aussi encouragé à valoriser ce travail (poster à l'AFH, note CIEM).

J'aimerais également remercier toutes les personnes du labo d'halieutique (chercheurs, secrétaires, thésards...) qui m'ont accueilli durant ces six mois. Une fois de plus il faut croire que j'ai eu beaucoup de chance de trouver un stage dans un endroit où le climat de travail était plus que clément (et pourtant c'est en Bretagne, mais comme on dit il y fait beau plusieurs fois par jours...). C'est toujours plus agréable et plus productif de travailler avec une bonne ambiance. Merci, à ceux qui ont partagé avec moi quelques discussions plus ou moins sérieuses (ça dépendait des jours et du degré d'interprétation) notamment autour d'un café. Je salue également les adeptes du badminton des jeudis midi qui n'auraient jamais du louper l'occasion de me laminer lors de mon retour sur le terrain avec une cheville gauche encore folle... Je remercie aussi tous les stagiaires qui sont passés par l'aquarium et qui ont comme moi participé aux expérimentations éthologiques sur stagiaires menées dans ce labo. Comme vous pouvez le voir je ne prends pas le risque de citer les noms des personnes concernées par peur d'en oublier, qui de doute façon se reconnaîtront si elles ont, un jour, le courage de lire ce mémoire.

Enfin je salue mes amis de l'agro et en particulier Vincent et Guillaume pour avoir toujours su répondre à mes questions de statistique et de programmation.

Sommaire

Introduction	1
1. Modèles trophiques utilisés et données	2
<i>1.1. Ecopath</i>	2
<i>1.2. Un modèle de flux trophique : EcoTroph</i>	3
<i>1.2.1. EcoTroph : une vision nouvelle de l'écosystème</i>	3
<i>1.2.2. Equations de base du modèle</i>	3
<i>1.2.3. L'outil EcoTroph</i>	5
<i>1.2.4. Construction de spectres trophiques</i>	6
<i>1.2.5. Etude de sensibilité des spectres trophiques</i>	7
<i>1.3. Les données de l'étude : une vision à l'échelle mondiale</i>	9
2. Vers une typologie du fonctionnement trophique des écosystèmes marins ?	10
<i>2.1. Matériel et méthode</i>	10
<i>2.2. Résultats</i>	11
<i>2.3. Discussion</i>	15
3. Analyse de l'impact de la pêche	15
<i>3.1. Une vision à l'échelle de l'écosystème</i>	15
<i>3.2. Une approche par simulation</i>	17
<i>3.3. Discussion</i>	22
4. Un modèle générique empirique de l'efficience de transfert	23
<i>4.1. L'efficience de transfert</i>	23
<i>4.2. Vers un modèle générique empirique e l'efficience de transfert</i>	23
<i>4.3. Discussion</i>	27
Conclusion	30

Introduction

Aujourd'hui le constat est clair : les ressources halieutiques sont en très mauvais état et ce dans le monde entier. Face à cette situation de surexploitation globale des ressources marines et de dégradation rapide de l'intégrité des écosystèmes, le développement de l'Approche Écosystémique des Pêches (AEP) est reconnu comme une urgente nécessité par de nombreux acteurs (agences internationales, scientifiques...)(Garcia et al., 2003). Les méthodes de gestion mono-spécifiques ont montré leurs limites et il apparaît judicieux de gérer non seulement les stocks exploités mais aussi les écosystèmes eux-mêmes (Pauly et al., 2002). Cependant, à l'heure actuelle, très peu d'outils « écosystémiques » sont fiables et utilisables dans une optique de gestion. Avant de pouvoir passer à la mise en place concrète de cette approche, une phase exploratoire est nécessaire passant notamment par la création de modèles qui permettent d'analyser le comportement des écosystèmes face aux perturbations anthropiques.

Dans cette perspective, l'étude du fonctionnement trophique des écosystèmes a mené au développement de plusieurs modèles écosystémiques. Le logiciel EwE (Ecopath with Ecosim)(Walters et al., 1997, Christensen et Walters, 2004) est mondialement reconnu comme étant un des principaux standards de cette famille de modèle. La centaine d'application dont a fait objet ce modèle a contribué à l'amélioration de nos connaissances sur le fonctionnement trophique des écosystèmes. Néanmoins, les différents modèles ont été construits presque de manière indépendante les uns des autres et la cohérence globale des connaissances ainsi prises en compte reste largement à analyser (Christensen et al., 2009).

Plus récent et encore peu utilisé, le modèle de flux trophique EcoTroph (Gascuel, 2005, Gascuel et al., 2009) basé sur un système d'équations différentielles est complémentaire de l'approche Ecopath. Il conduit à une représentation théorique extrêmement synthétique du fonctionnement des écosystèmes sous forme de spectres trophiques.

Nous nous proposons ici d'utiliser le modèle EcoTroph comme standard de représentation d'une large sélection de modèles Ecopath antérieurement publiés. Cette représentation commune permet de conduire une analyse de certains paramètres importants du fonctionnement des écosystèmes à l'échelle mondiales. Les objectifs de ce travail sont multiples :

- Analyser les distributions de biomasse, de production et de consommation
- Analyser l'impact de la pêche sur les écosystèmes
- Rechercher des modèles génériques empiriques pour les paramètres clés du fonctionnement trophique des écosystèmes.

La suite de ce mémoire s'articule en quatre parties :

- Un bref exposé du modèle Ecopath suivi d'un autre plus complet du modèle EcoTroph pour enfin terminer par une présentation des données
- Un essai de classification du fonctionnement trophique des écosystèmes marins à l'échelle mondiale
- Une analyse de l'impact de la pêche sur le fonctionnement trophique des écosystèmes
- La présentation d'un modèle empirique de l'efficience de transfert

1. Modèles trophiques utilisés et données

1.1. Ecopath

Cette partie a pour objectif de faire une brève présentation du modèle Ecopath en présentant juste les éléments nécessaires à une meilleure compréhension de la suite du mémoire.

Le modèle trophique écosystémique Ecopath est utilisable via le logiciel EwE (Ecopath with Ecosim) et est disponible gratuitement sur le site www.ecopath.org. Ce modèle inventé par Polovina puis développé par Christensen et Pauly (Christensen et Pauly, 1992) a pour but de modéliser le fonctionnement trophique d'écosystèmes aquatiques en y incluant la pêche. Il s'agit d'un modèle constitué de boîtes reliées par des équations linéaires représentant l'écosystème à l'état stable (aucune influence du temps) (fig.1). Les deux principales équations du modèle sont les suivantes :

$$Production = \text{prédation} + \text{pêche} + \text{mortalités autres} + \text{biomasse accumulée} + \text{migration nette} \quad (1)$$

$$Consommation = \text{production} + \text{nourriture non assimilée} + \text{respiration} \quad (2)$$

Chaque boîte constitue une unité biologique qui regroupe les espèces (ou stades biologiques) ayant un comportement trophique identique (régimes alimentaires proches et prédateurs communs) et est notamment caractérisée par son niveau trophique τ défini comme suit :

$$\tau_j = 1 + \sum_i (DC_{ij} \cdot \tau_i) \quad (3)$$

Où τ_i est le niveau trophique des proies, τ_j celui du consommateur et DC_{ij} la composition alimentaire de ce dernier (proportion de la proie i parmi la consommation du prédateur j).

Ainsi une boîte Ecopath peut correspondre à un groupe d'organismes (ex : poissons piscivores) ou à un stade de développement précis d'un organisme (ex : juvéniles de morues). La construction d'un modèle Ecopath dépend fortement des données disponibles (données de régimes alimentaires souvent très difficiles à obtenir) mais aussi de la personne qui conçoit le modèle (vision de l'écosystème, méthode de travail...) et du but dans lequel il est conçu.

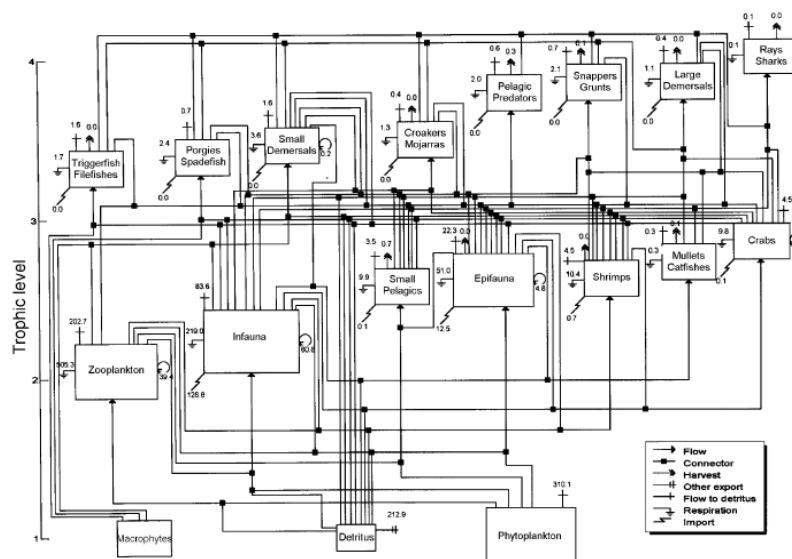


Figure 1 Exemple de modèle Ecopath, ici pour l'écosystème du Golf de Salamanque (d'après Duarte et García, 2004)

1.2. Un modèle de flux trophique : EcoTroph

1.2.1. EcoTroph : une vision nouvelle de l'écosystème

Le niveau trophique des organismes d'une même boîte trophique présente une certaine variabilité. En effet, pour une espèce donnée il varie en fonction du temps (et ce à des échelles courtes ou longues), de la géographie et aussi de l'ontogénie. En outre de nombreuses espèces ont un régime alimentaire diversifié qui implique que leur niveau trophique moyen est fractionnaire. Ainsi on peut imaginer qu'à l'échelle de l'écosystème tous les niveaux trophiques existent (avec une certaine limite bien évidemment) et donc que la biomasse se répartit de manière continue en fonction du niveau trophique τ (fig. 2a).

Pensé et développé par Didier Gascuel (Gascuel, 2005, Gascuel et Pauly, in press), le modèle EcoTroph a pour idée principale que la biomasse peut être vue comme se propageant, pour les organismes de niveau trophique supérieur ou égal à 2, de manière continue. Ainsi, un écosystème tout entier peut être assimilé du point de vue trophique à un jet de biomasse se propageant le long de l'échelle trophique (fig. 2a et 2b). La distribution de biomasse en fonction du niveau trophique est modélisée en considérant des petites classes trophiques, conventionnellement de longueur $\Delta\tau = 0.1$.

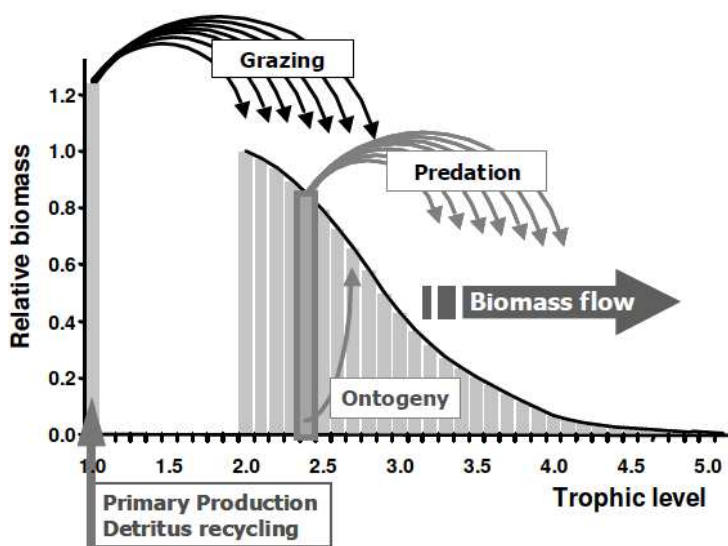


Figure 2a Schéma du fonctionnement trophique d'un écosystème selon EcoTroph: distribution théorique de la biomasse le long de l'échelle trophique et transferts trophiques impliqués (d'après Gascuel et al., 2009)

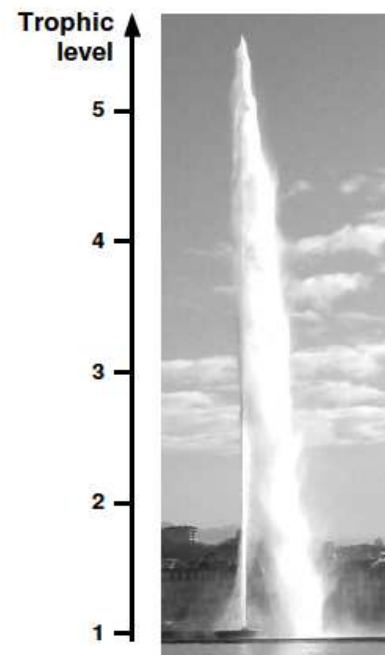


Figure 2b Le jet d'eau de Genève, illustrant le concept de flux de biomasse (d'après Gascuel et al., 2009)

1.2.2. Equations de base du modèle

Le modèle EcoTroph est essentiellement basé sur des équations de flux couramment utilisées en physique (mécanique des fluides, flux de particules et loi de Fick, flux de chaleur et loi de Fourier, flux de charges et loi d'Ohm...) dont certains paramètres ont été adaptés/modifiés afin de pouvoir représenter des phénomènes biologiques/écologiques. Seules quelques équations de bases nécessaires à la compréhension du travail sont présentées ici.

- *La biomasse : un flux divisé par une vitesse*

En physique, si l'on considère comme système une section de jet d'eau, la quantité d'eau présente dans cette section (m^3) se calcule en divisant le flux ($m^3.s^{-1}$) par la vitesse ($m.s^{-1}$) le tout multiplié par la longueur de la section (m). Par analogie, on peut remplacer la quantité d'eau par une biomasse $B(\tau)$ dans une section de niveau trophique ($\Delta\tau$) et on obtient l'équation de biomasse (4) :

$$B\tau = \frac{\Phi\tau}{\Delta\tau/\Delta t} \cdot \Delta\tau \quad (4)$$

où $B\tau$ est la biomasse présente dans la classe trophique $[\tau, \tau + \Delta\tau[$, $\Phi\tau$ est le flux moyen de biomasse passant à travers la section $[\tau, \tau + \Delta\tau[(t.an^{-1})$ et $\Delta\tau/\Delta t$ la vitesse moyenne de ces flux dans cette section ($TL.an^{-1}$).

- *Equation de flux*

Basé sur l'intégration d'une équation différentielle, la deuxième équation principale du modèle ou équation du flux s'écrit (5) :

$$\Phi(\tau + \Delta\tau) = \Phi(\tau) \cdot \exp[-(\mu\tau + \phi\tau) \cdot \Delta\tau] \quad (5)$$

où $\mu\tau$ correspond à la perte naturelle de flux de biomasse dans la section $[\tau, \tau + \Delta\tau[$ et $\phi\tau$ la perte de flux de biomasse due à la pêche dans cette même section.

Il est important de noter que cette équation fait apparaître le terme d'efficience de transfert entre niveaux trophiques ($\exp(-\mu\tau)$) (cf. partie 4).

- *Cinétique de flux*

La vitesse de flux $\Delta\tau/\Delta t$ exprime la cinétique des transferts au sein des réseaux trophiques. Ainsi les transferts des proies aux prédateurs sont généralement rapides dans les bas niveaux trophiques et beaucoup plus lents pour les hauts niveaux (Gascuel et al., 2008). Lorsqu'on dispose d'un modèle Ecopath (comme c'est le cas dans la présente étude) la vitesse du flux peut être calculée comme suit (6) :

$$\Delta\tau / \Delta t = \Phi\tau \cdot \Delta\tau / B\tau = (P / B)\tau \quad (6)$$

- *Equation des captures*

Cette équation est utilisée pour analyser l'impact de la pêche sur la biomasse et la production des écosystèmes. De manière simplifiée on obtient la relation suivante entre les captures (Y en $t.an^{-1}$), la mortalité par pêche (F en an^{-1}), la perte de flux de biomasse due à la pêche (ϕ en TL^{-1}), la biomasse (B en t) et la production (P en $t.TL.an^{-1}$) :

$$Y = \phi P = F.B \quad (7)$$

▪ *Ecopath et EcoTroph : comparaison*

Les deux modèles Ecopath et EcoTroph représentent tous les deux le fonctionnement trophique des écosystèmes aquatiques. Leurs conceptualisations sont assez différentes mais on constate qu'ils fonctionnent souvent sur des paramètres représentant des phénomènes biologiques identiques. Il est aussi possible de relier les deux approches (Tableau 1).

Tableau 1 Comparaison des modèles Ecopath et EcoTroph (d'après Gascuel et al., 2009)

	Ecopath	EcoTroph	Link equations
General structure			
Model structure	Aggregation of species into boxes	Continuous distribution of the biomass	--
Parameters	One value of each parameter per box	Parameters expressed as functions of TL	--
Trophic parameters	DC _{ij} ; Q/B _i	TLs	--
Relationship between main parameters			
	Production (P)	Biomass flow (Φ)	$\Phi = -dP/d\tau$, or $P = \Phi \cdot \Delta\tau$
	Biomass (B _i)	Biomass (B τ)	$B = \Phi / (P/B)$
	Productivity (P/B)	Flow speed (d τ /dt)	$P/B = d\tau/dt = \Delta\tau/\Delta t$
	Fishing mortality (F)	Fishing loss rate ($\varphi\tau$)	$F\tau = \varphi\tau \cdot \Delta\tau/\Delta t$
	"cutting the pie" *	Natural loss rate (μ)	$\mu = (M_o \cdot B + R + U)/P$

* In Ecopath the production and the consumption of each box are split into various terms (this is what Villy Christensen calls "cutting the pie"), while EcoTroph aggregates three terms (non-predation mortality, respiration and excretion) into one parameter, μ .

Globalement, Ecopath et EcoTroph modélisent les mêmes phénomènes et diffèrent surtout par leurs paramètres. Le premier nécessite une valeur de chaque paramètre (B, P/B, Q/B, DC) caractérisant chacune des boîtes trophiques alors qu'EcoTroph est basé sur des paramètres exprimés comme des fonctions continues du niveau trophique (B(τ), (P/B)(τ)). De plus le modèle EcoTroph ne requiert pas directement de données de composition alimentaires souvent peu fiables et/ ou manquantes, il réduit ainsi le nombre de paramètres nécessaire souvent problématique.

1.2.3. L'outil EcoTroph

Etant complémentaire du modèle EwE, EcoTroph a été développé comme un plug-in de la version 6 du logiciel EwE (Gascuel et al., 2009). Plusieurs routines sont maintenant disponibles permettant ainsi de travailler avec EcoTroph en complément ou non d'un modèle Ecopath.

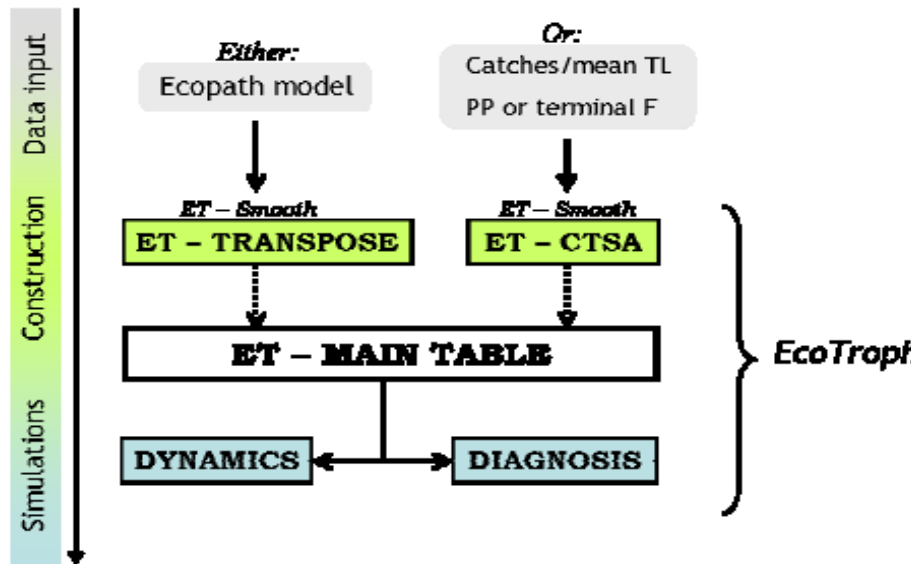


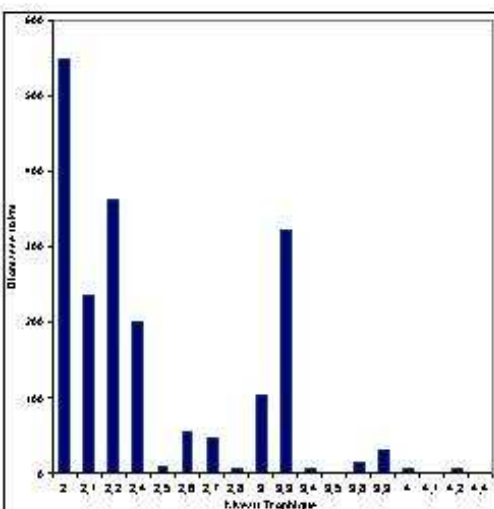
Figure 3 Fonctionnement de l'outil EcoTroph (d'après Gascuel et al., 2009)

Dans ce travail seules les routines ET-Transpose et ET-Diagnosis ont été utilisées, la première permettant la construction de spectres trophiques et la deuxième de simuler différents efforts de pêche sur l'écosystème considéré. D'autres routines sont également utilisables notamment pour étudier les écosystèmes de façon dynamique (prise en compte des séries temporelles comme dans Ecosim) (fig.3).

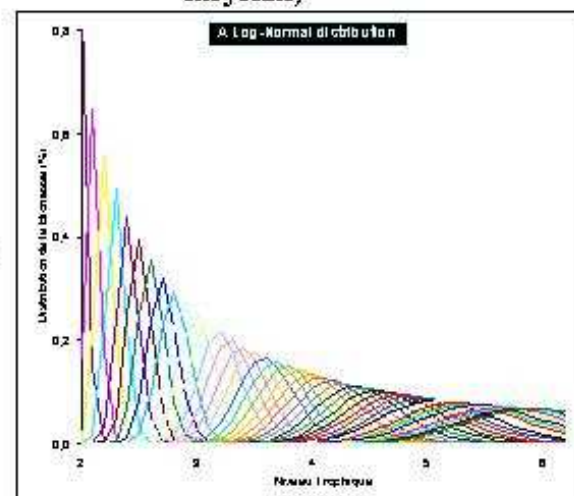
1.2.4. Construction de spectres trophiques

Le spectre trophique (de biomasse, ou production, ou capture...) est la simple représentation graphique de la variable considérée en fonction du niveau trophique. Cette distribution est aussi la variable d'entrée des simulations. La construction des spectres trophiques est donc la base de l'outil et peut être réalisée via la routine ET-Transpose. Pour construire un spectre de biomasse il suffit d'avoir les biomasses moyennes par niveau trophique moyen d'un écosystème (ce qu'il est possible de récupérer en sortie de modèle Ecopath par exemple). Ensuite chaque biomasse est répartie log-normalement autour de sa moyenne (prise en compte de la variabilité intra-groupe du niveau trophique). Enfin le spectre de biomasse est obtenu comme étant la somme de toutes les distributions (fig.4).

1. Biomasse de chaque groupe fonctionnel (ici boîte de modèle Ecopath) par niveau trophique moyen



2. Prise en compte de la variabilité intra-groupe du niveau trophique (modèle théorique selon lequel la biomasse est distribuée log-normalement autour de sa moyenne)



3. Spectre trophique obtenu comme étant la somme de toutes les distributions

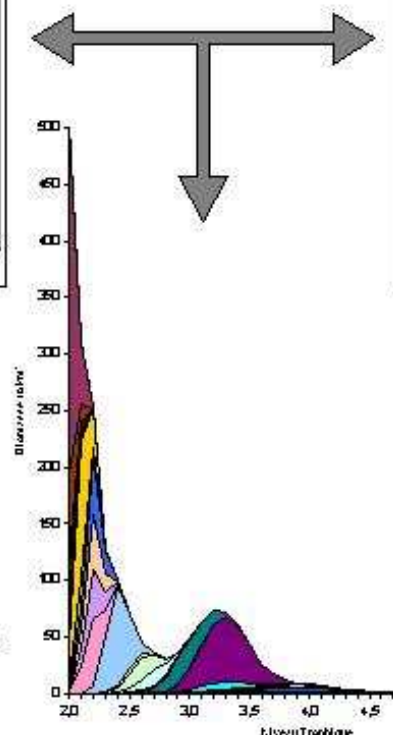


Figure 4 Illustration du fonctionnement de la routine ET-transpose permettant la construction de spectres trophiques (exemple de la construction du spectre de biomasse de l'écosystème des Galápagos)

1.2.5. Etude de sensibilité des spectres trophiques

Lors de cette étape de construction du spectre, l'utilisateur peut choisir soit l'une des deux méthodes calculant l'écart-type des distributions soit les fixer manuellement lui-même. Par défaut le modèle assume que la variabilité du niveau trophique d'un groupe augmente log-linéairement avec le niveau trophique moyen. La pente de cette relation est ensuite utilisée pour calculer l'écart-type de la répartition de chaque groupe via un paramètre de lissage « Smooth » fixé par défaut à 0.07 et modifiable par l'utilisateur. Sinon, il peut choisir de considérer la racine carrée de l'index d'omnivorie de chaque groupe comme écart-type de la répartition log-normale. L'index d'omnivorie (Omnivory Index OI en anglais) étant un paramètre introduit par Pauly en 1987 dans la version initiale d'Ecopath dont la racine carrée est l'erreur standard d'un niveau trophique (Pauly et Watson, 2005). Cet index mesure l'incertitude de la valeur du niveau trophique principalement due à l'omnivorie et à la variabilité des échantillonnages d'où l'idée de cette méthode de lissage.

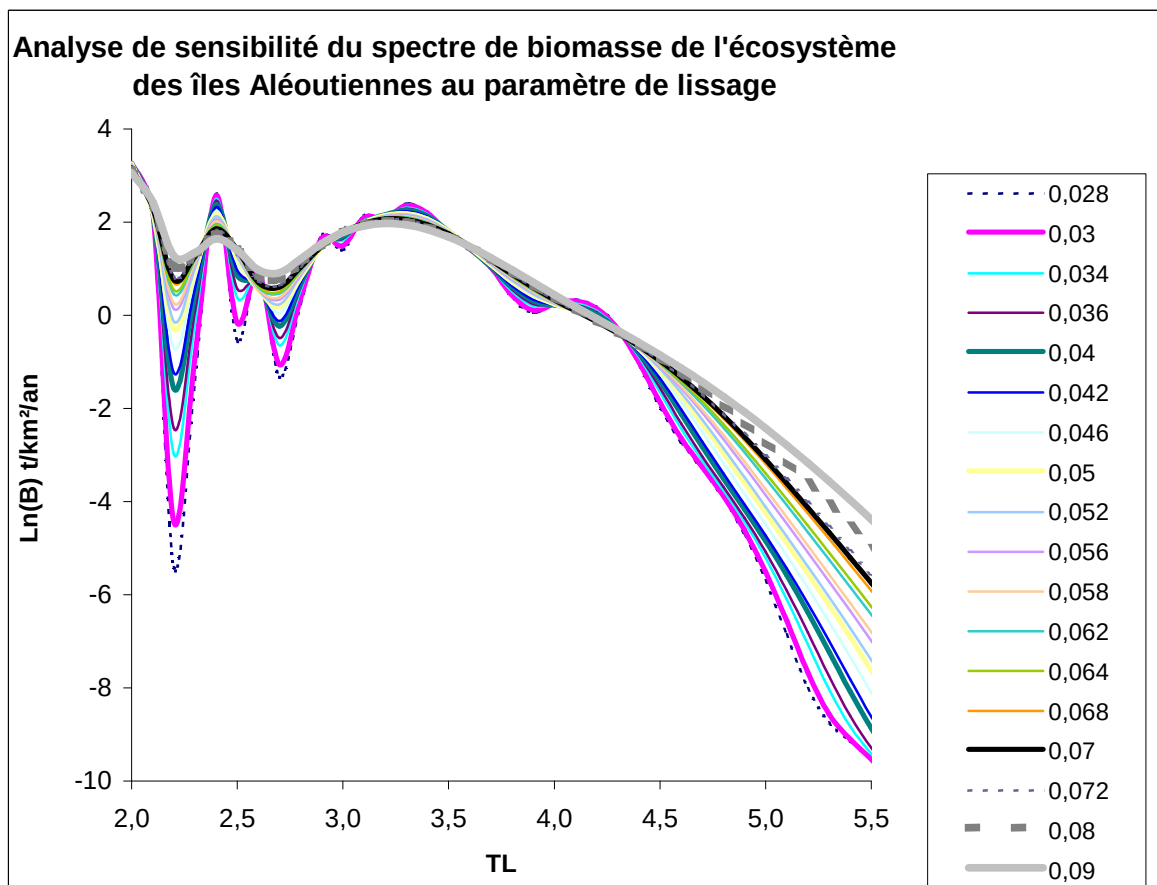


Figure 5 Analyse de sensibilité du paramètre Smooth dans la construction des spectres

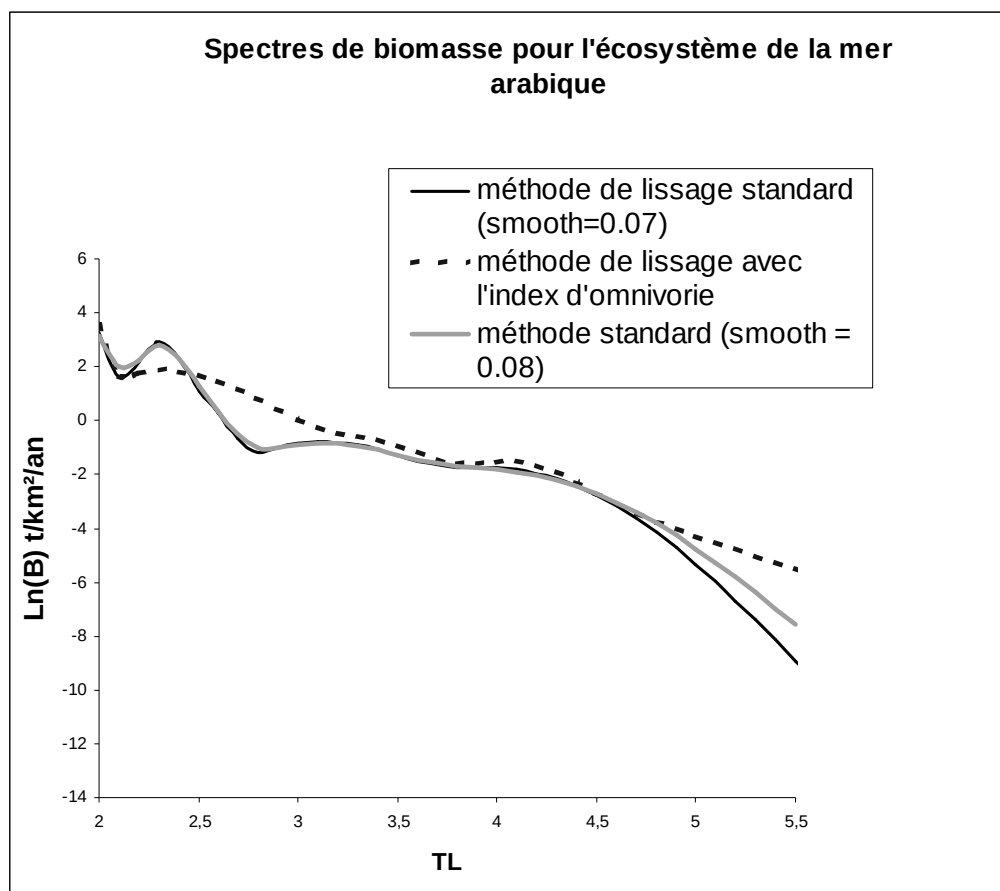


Figure 6 Comparaison des deux méthodes de lissage pour la construction du spectre de biomasse de l'écosystème des îles Aléoutiennes

On observe qu'une diminution du paramètre de lissage fixé par défaut à 0.07 accentue en quelque sorte les formes du spectre et que l'utilisation d'une faible valeur de Smooth produirait un spectre assez différent de celui construit par défaut (fig.5).

Même si dans le cas de la mer arabique le spectre de biomasse construit par la méthode de l'index d'omnivorie suit une tendance similaire à celui obtenu par la méthode standard, les deux spectres sont assez différents (fig.6). Ces spectres sont censés représenter le comportement trophique des écosystèmes et cela montre qu'il faut rester prudent sur leurs utilisations et interprétations sans remettre en cause leurs intérêts.

Le paramètre de lissage utilisé par défaut (Smooth=0.07) a été choisi à partir des rares données de variabilité des niveaux trophiques dans la littérature scientifique (notamment Chassot et al., 2008, d'après Gascuel com. pers.). Tous les spectres de la présente étude sont construits avec cette valeur par défaut. Enfin notons qu'ils sont souvent représentés graphiquement dans leurs valeurs log transformées (logarithme népérien) qui accentue et rend plus lisible la forme des spectres.

1.3. Les données de l'étude : une vision à l'échelle mondiale

Le travail de méta-analyse s'appuie sur une collecte de données conduite à l'échelle mondiale. Ces données correspondent toutes à des sorties de modèles Ecopath publiés dans la littérature scientifique. Au nombre de 57 (Annexe 1), les modèles sont sélectionnés dans le souci de considérer des écosystèmes marins très divers en taille, en situation géographique, en type de milieux etc...Même si l'influence nord américaine est facilement observable (beaucoup de modèles concernent des écosystèmes nord américains) on peut trouver des modèles Ecopath représentatifs d'écosystèmes de diverses régions du monde (fig.7). La liste des modèles considérés et les références correspondantes sont précisées en Annexe 1.



Figure 7 Carte des 57 écosystèmes (points rouges) pris en compte dans l'étude

Une fois ce travail de recherche bibliographique effectué, les spectres de biomasse (B), production ($P=(P/B).B$), consommation ($Q=(Q/B).B$), capture (Y), mortalité par pêche ($F=Y/B$) et de pertes dues à l'exploitation ($\phi=Y/P$) sont construits via la routine ET-Transpose (fig.3) du modèle EcoTroph constituant ainsi les données de base des analyses futures. Enfin, notons qu'il n'est possible de récupérer les données de captures que pour 39 écosystèmes. Les analyses de l'impact de la pêche sont donc seulement réalisées à partir de ces derniers.

2. Vers une typologie du fonctionnement trophique des écosystèmes marins ?

2.1. Matériel et méthode

Cette première partie à proprement parler du travail de méta-analyse a pour but de répondre à la question suivante : peut on faire une typologie du fonctionnement trophique des écosystèmes marins via leurs spectres trophiques ?

Pour ce faire, les 57 spectres de biomasse, de production et de consommation sont utilisés constituant ainsi les données de base de l'analyse.

Premièrement une classification est réalisée par une approche purement statistique. Dans le même état d'esprit que Bozec (Bozec et al., 2005), l'Analyse en Composantes Principales (ACP) est utilisée pour différencier les spectres classés ensuite par types.

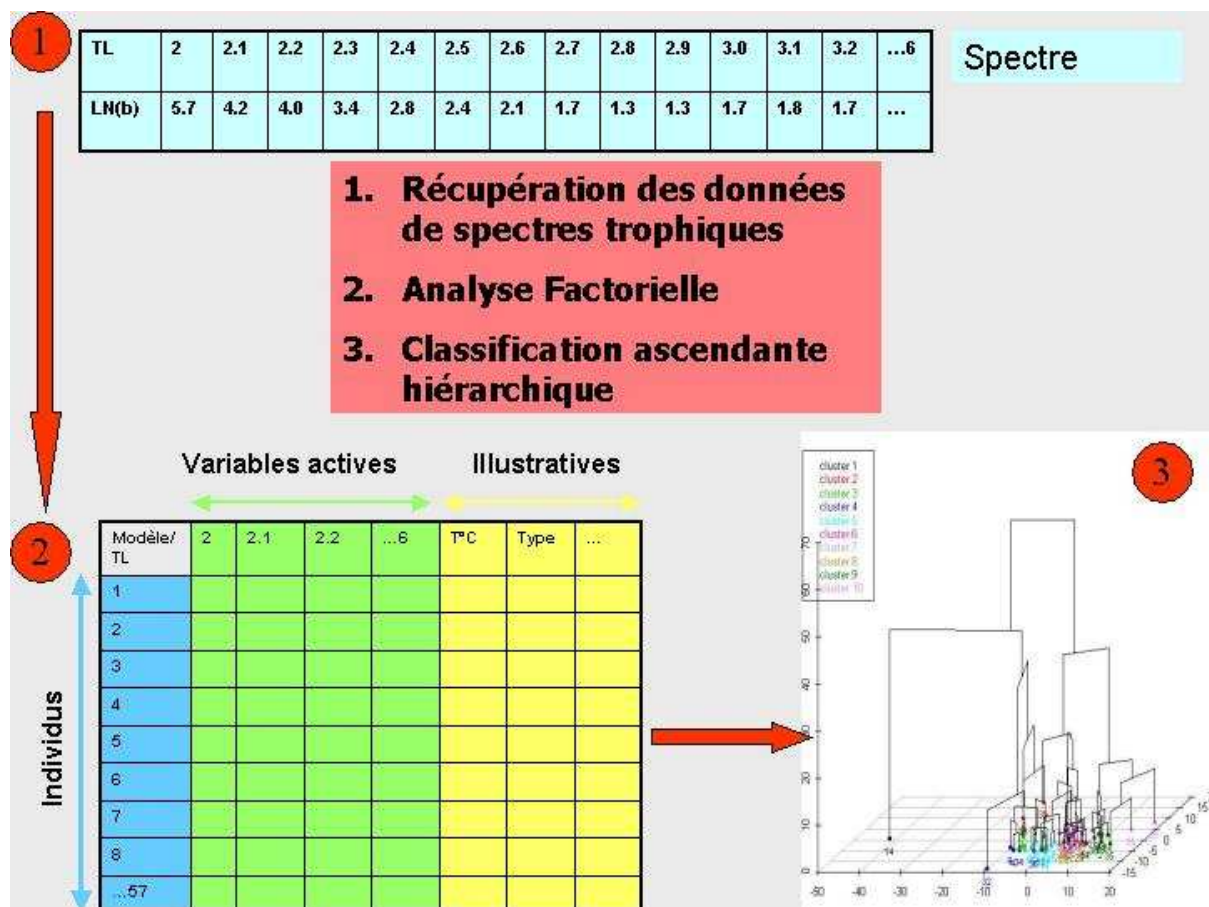


Figure 8 Illustration de la méthode statistique utilisée pour comparer la forme des spectres

Dans le soucis de synthétiser l'information présente dans les trois paramètres clés du fonctionnement trophique d'un écosystème que sont la production, la consommation et la biomasse, tous les spectres (P, Q et B pour $2 < TL < 6$) sont récupérés pour chacun des 57 écosystèmes (= 57 individus) et définissent les variables actives d'une ACP (une variable pour chaque classe trophique de chaque paramètre B, P et Q). Des données telles que la température moyenne de la surface de l'eau, la biomasse totale de l'écosystème, la production primaire, le type à priori d'écosystème (etc.) sont introduites comme variables illustratives afin d'aider à l'interprétation (fig.8). Cette première étape réalisée à l'aide du logiciel libre R (www.r-project.org/) et du package FactoMineR (Lê et al., 2008). Une CAH est ensuite effectuée sur le résultat de l'ACP. Cette démarche de mise en œuvre conjointe d'une analyse factorielle et d'une CAH permet d'éliminer la variabilité contenue dans les axes à faible inertie et qui peut être assimilée à du bruit.

Parallèlement, une classification a priori est conduite afin de compléter et d'aider à l'interprétation de l'étude précédente. Pour cela, les écosystèmes sont regroupés par types (détroit, lagon, récif rocheux, côtier, baie fermée, pélagique, mer de plateau continental, upwelling et récif corallien) puis les spectres moyens de chaque groupe sont calculés.

2.2. Résultats

▪ Interprétation de l'analyse factorielle

La typologie obtenue par l'étude statistique permet de mettre en évidence 7 classes principales (Annexe 2.1.). Comme on peut le voir 65% de l'inertie est contenue dans l'axe 1 et 16% dans l'axe 2 (fig.9). Contenant 81% de l'inertie, le plan axes1-2 permet à lui seul d'expliquer la plupart de l'information. L'analyse met en évidence trois classes « extrêmes » (classes 1, 2 et 7) représentées par un nombre faible d'individus (i.e. 1, 2 et 2 écosystèmes) (fig.9). Ces types d'écosystèmes particuliers se détachent d'autres beaucoup plus proches entre eux (classes 3, 4, 5 et 6) et représentés par un nombre plus important d'individus (i.e. 6, 6, 29 et 11 écosystèmes). L'interprétation des axes permet de caractériser ces types par des facteurs écologiques simples (biomasse totale, production primaire, consommation des premiers niveaux, température moyenne). Ainsi, les écosystèmes de la classe 2 sont plutôt chauds et productifs mais possèdent une efficacité de transfert moyenne assez faible alors que ceux de la classe 7 sont plus tempérés et à forte efficacité de transfert moyenne.

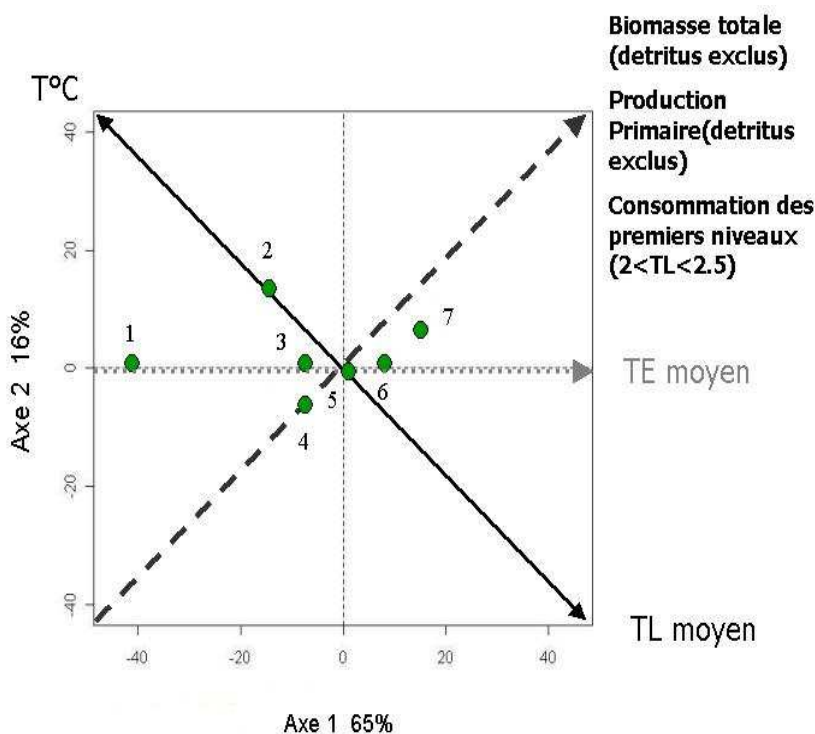


Figure 9 Interprétation du premier plan factoriel (axes 1 et 2) de l'ACP

▪ Une classification des spectres ?

La classification met en évidence différentes formes de spectres (fig. 10).

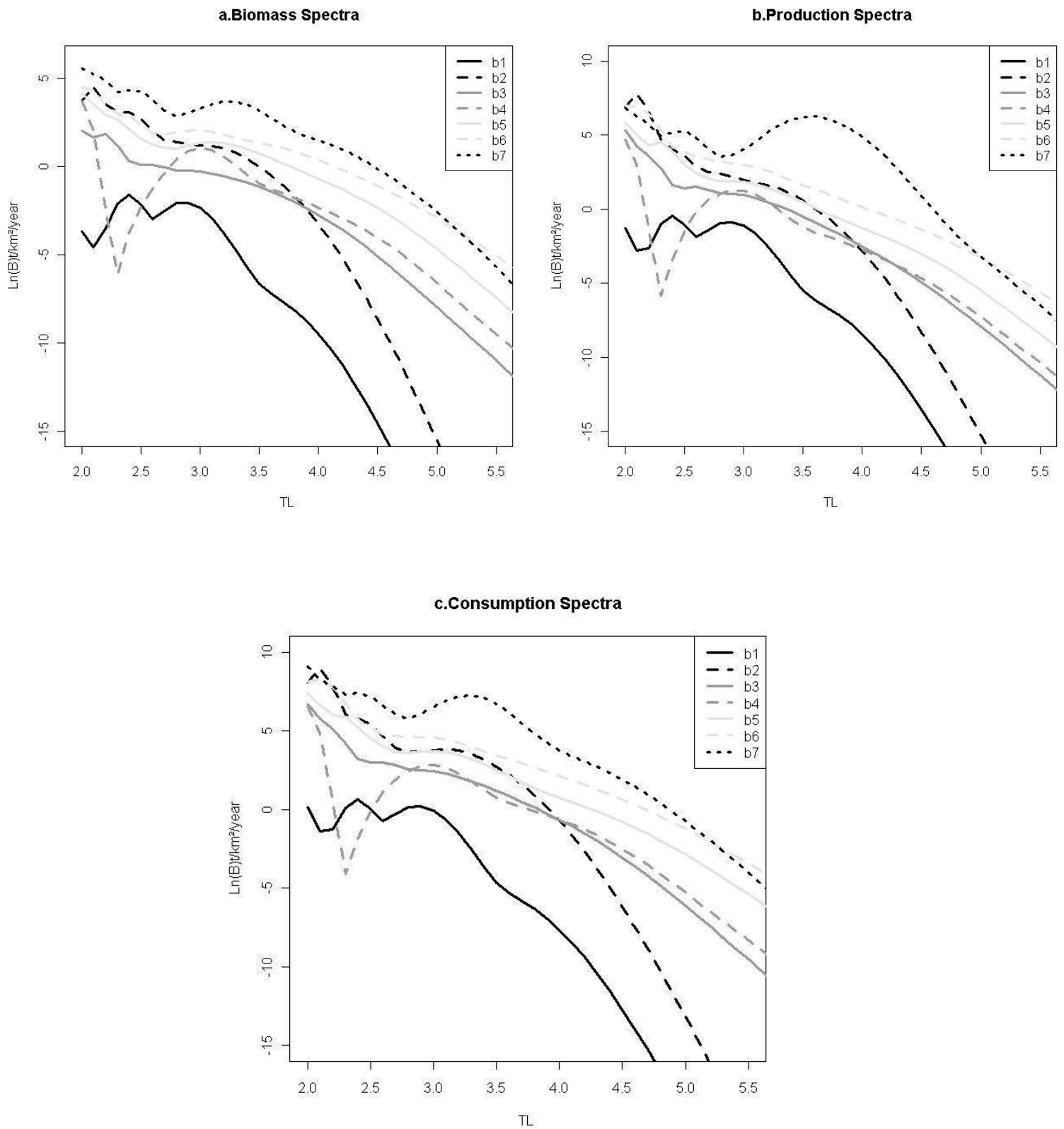


Figure 10 Tracé des spectres de biomasse (a), de production (b) et de consommation (c) par classes

Le tracé des spectres (fig.10) met en exergue plusieurs choses. Tout d'abord on constate que globalement la forme des spectres de biomasse, de production et de consommation est similaire pour une classe donnée (fig.10 a, b et c). On peut même penser que l'utilisation d'un seul type de spectre est suffisante pour différencier les écosystèmes. Cependant, dans le détail les spectres sont différents et représentent chacun des paramètres écologiques clés du fonctionnement trophiques qui ont une interprétation différente. Ainsi, concernant par exemple la classe 7, on observe pour les trois spectres des variations similaires. En regardant de plus près on constate un pic de biomasse pour un niveau trophique de 3.25 (fig.10a), un pic de production plus marqué pour 3.75. Les pics observés ne sont donc pas situés au même endroit sur l'échelle trophique pour B, P et Q (fig.10 a, b et c) et peuvent correspondre à des organismes (pêchés ou non) différents modifiant l'interprétation du phénomène. Enfin, on retrouve les 3 classes (1, 2 et 7) mises en évidence précédemment qui ont bien des spectres et donc des caractéristiques trophiques particulières. En outre, des différences observables sont également bien présentes pour les 4 autres classes plus proches sur le plan factoriel (fig.9). Par exemple, les spectres de la classe 2 sont les seuls à présenter un creux assez net dans les bas niveaux trophiques.

Le deuxième travail de classification effectué (classification a priori) permet de compléter cette première approche.

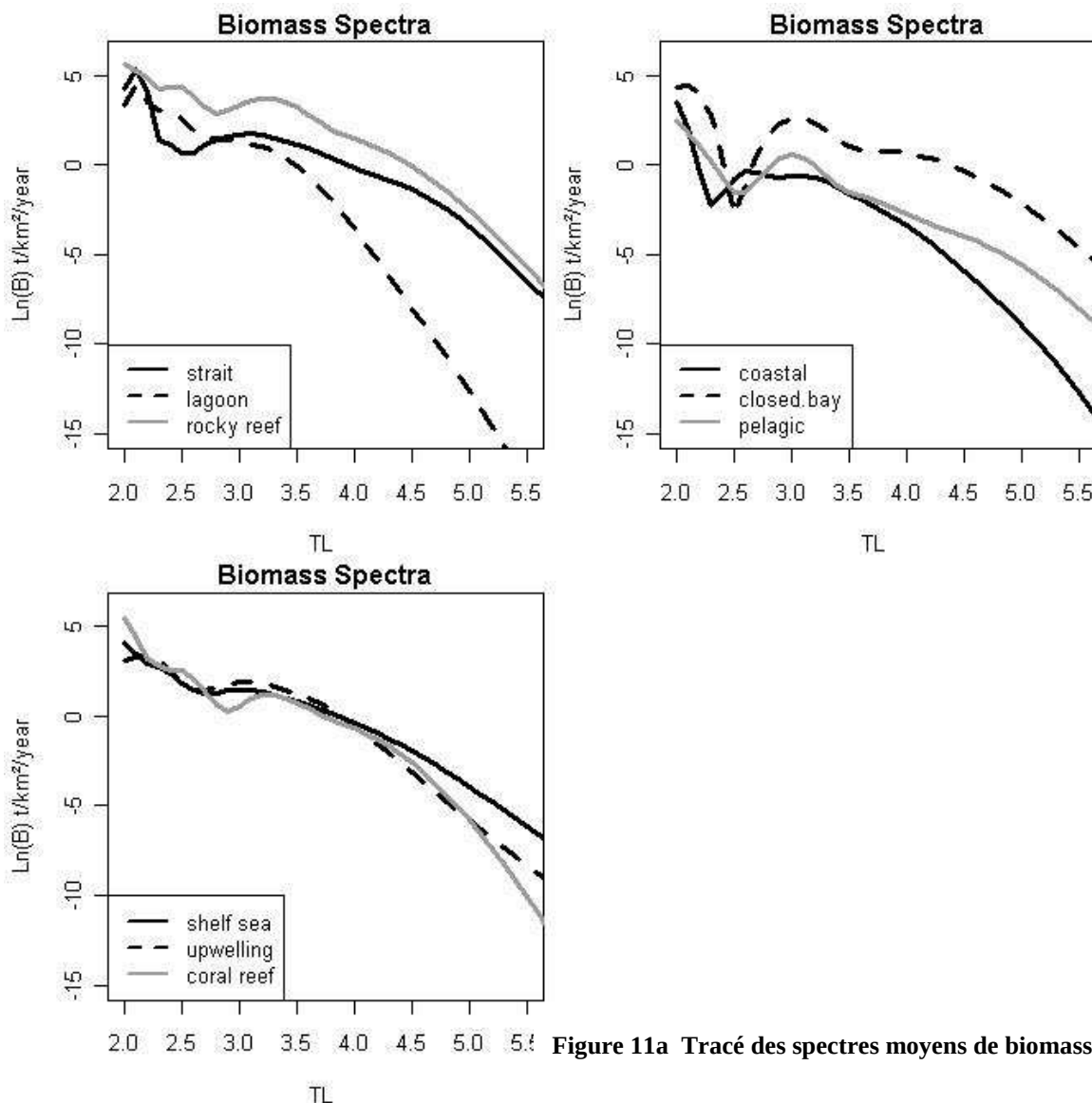


Figure 11a Tracé des spectres moyens de biomasse par types "a priori"

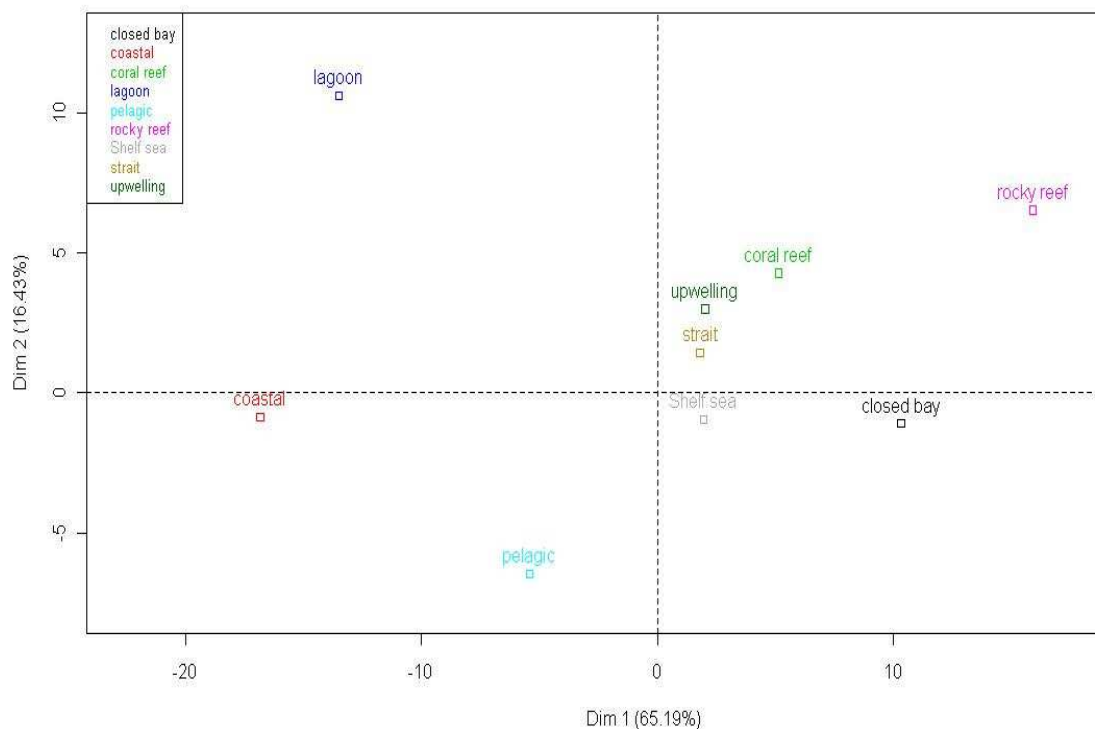


Figure 11b Position des types a priori sur le plan factoriel (1-2) de l'ACP

Quand on trace les spectres moyens de biomasse (fig.11a), des différences sont une nouvelle fois observables. Par exemple deux types d'écosystèmes (lagon et côtier) ont une biomasse qui diminue assez vite pour les hauts niveaux trophiques. Cela peut s'expliquer par une faible efficacité à ces niveaux de l'échelle trophique.

La forme des spectres et la confrontation des résultats de l'ACP (fig.11b) mettent en évidence certains types de fonctionnement de façon assez claire. Ainsi, le groupe 7 correspondrait à des récifs rocheux (Galápagos et Baie de Calvi) et est caractérisé par des fortes biomasses pour tous les niveaux trophiques et une forte efficacité de transfert. Le groupe 2 est représentatif d'écosystèmes type lagons avec une forte biomasse pour les bas niveaux et une faible biomasse des hauts niveaux notamment du à une faible efficacité de transfert. Le groupe 1 correspond à un écosystème côtier (mangrove) caractérisé par une très faible biomasse et une faible efficacité de transfert. Cependant, ce groupe très particulier représenté uniquement par un écosystème influence fortement les résultats. En effet, le spectre moyen écosystèmes côtiers (classification a priori) montre que les faibles biomasses et efficacités de transfert ne sont pas aussi marquées dans tous les écosystèmes côtiers que dans l'écosystème de mangrove constituant le groupe1. On constate par ailleurs que l'ACP sépare bien les écosystèmes pélagiques (fig.11b). Ces derniers semblent être caractérisés par une biomasse assez faible surtout dans les bas niveaux trophiques et un déficit de biomasse autour du niveau trophique 2.5 associés à une efficacité de transfert moyenne. Le groupe 4 est composé en partie d'écosystèmes pélagiques (Pacifique Centre, Nord Pacifique) et est celui qui est le plus proche de ce type d'écosystème. Les autres groupes apparaissent comme étant proches les uns des autres, ce qui se ressent sur la forme des spectres parfois difficiles à différencier.

2.3. Discussion

Les résultats obtenus lors de cette première analyse amènent à de nouvelles questions.

Tout d'abord, la méthode statistique utilisée peut être discutée. Différentes méthodes d'analyses de données ont été testées. En particulier, une Analyse Factorielle Multiple (Escofier et Pagès, 2008) sur les spectres de biomasse, de production et de consommation en actifs suivie d'une CAH donne des résultats similaires en terme de classification (Annexe 2.4.). On peut donc penser que la méthode utilisée a bien joué son rôle de tri des spectres. De même des analyses menées séparément sur chacune des variables B, P et Q ont conduit à des résultats voisins.

Ensuite, se pose le problème de classification à proprement parler. En effet, on constate qu'il peut être parfois difficile de classer les écosystèmes a priori. Pour ce faire, il est possible d'utiliser des critères physiques (courants, température, salinité), morpho-géographiques (lagon, baie fermée, détroit) ou d'autres plus spécifiques (récif corallien, récif rocheux). Cependant, certains écosystèmes peuvent appartenir à plusieurs classes à la fois. Par exemple, un des écosystèmes utilisé a été classé en lagon alors qu'il aurait également pu être mis en récif corallien. On peut en outre supposer que certains écosystèmes a priori totalement différents peuvent avoir un fonctionnement trophique très proche.

Enfin, la dernière difficulté et non des moindres concerne les modèles Ecopath utilisés. Aujourd'hui il n'y a pas de moyens fiables qui permettent de contrôler la qualité d'un modèle Ecopath. Cette qualité dépend beaucoup des données disponibles, de la personne qui a conçu le modèle et de la question à laquelle il est censé répondre. On peut penser que dans certains cas les modèles Ecopath donnent une image faussée du fonctionnement de l'écosystème et ce notamment à cause des données biologiques nécessaires à leurs construction souvent insuffisantes. Il serait sans doute fort informatif de donner le même écosystème à étudier avec exactement les mêmes données à plusieurs personnes accoutumées au modèle EwE pour voir l'influence de la personne sur le résultat.

En définitif, les écosystèmes peuvent certainement être classifiés selon leur fonctionnement trophique mais la première tentative effectuée ici n'est que partiellement concluante. Certaines des classes apparaissent très hétérogènes avec des caractéristiques de fonctionnement mal définies ou difficiles à interpréter. A l'inverse certains résultats marquants émergeant mériteront sûrement d'être confirmés. On citera en particulier : la forte biomasse et efficacité de transfert des récifs rocheux, la faible efficacité de transfert des lagons...

3. Analyse de l'impact de la pêche

3.1. Une vision à l'échelle de l'écosystème

Le modèle EcoTroph a été développé pour analyser et simuler les impacts de la pêche sur les écosystèmes de manière très synthétique (Gascuel et al., 2008). Trois spectres différents rendent possible une vue de l'exploitation à l'échelle de l'écosystème. Le spectre des captures (Y) offre une vision des captures le long de l'échelle trophique, il illustre ainsi la partie qui est tirée de chaque niveau en terme de capture. La proportion de biomasse capturée est le résultat direct des engins de capture mise en œuvre et donc de la pression de pêche exercée à chaque niveau trophique. Le spectre de l'effort de pêche ($F = \text{Captures/Biomasse}$) montre quels sont les niveaux trophiques ciblés par la pêche. Néanmoins, une pression identique n'a pas les mêmes effets en fonction du niveau trophique capturé. Une mortalité de 0.2 peut par exemple correspondre à une pression très intense (possiblement une sur-

exploitation) pour des prédateurs supérieurs, tandis qu'elle correspondra à une pression modérée pour des niveaux intermédiaires. C'est aussi le spectre de perte de biomasse due à l'exploitation ($\phi = \text{Captures/Production}$) qui mesure l'impact réel de l'exploitation sur le niveau trophique considéré et par suite sur le fonctionnement trophique de l'écosystème. Rappelons que dans les modèles trophiques type Ecopath ou EcoTroph, la notion de production mesure la création de biomasse (implicitement par croissance ou reproduction) ; il s'agit d'une production brute, contrairement à la notion de dynamique des populations mono-spécifique, où la notion de fonction de production correspond à une production nette, une fois déduit un terme de mortalité naturelle. Autrement dit un groupe Ecopath ne peut se maintenir que si sa production P est suffisante pour compenser au moins la mortalité naturelle.

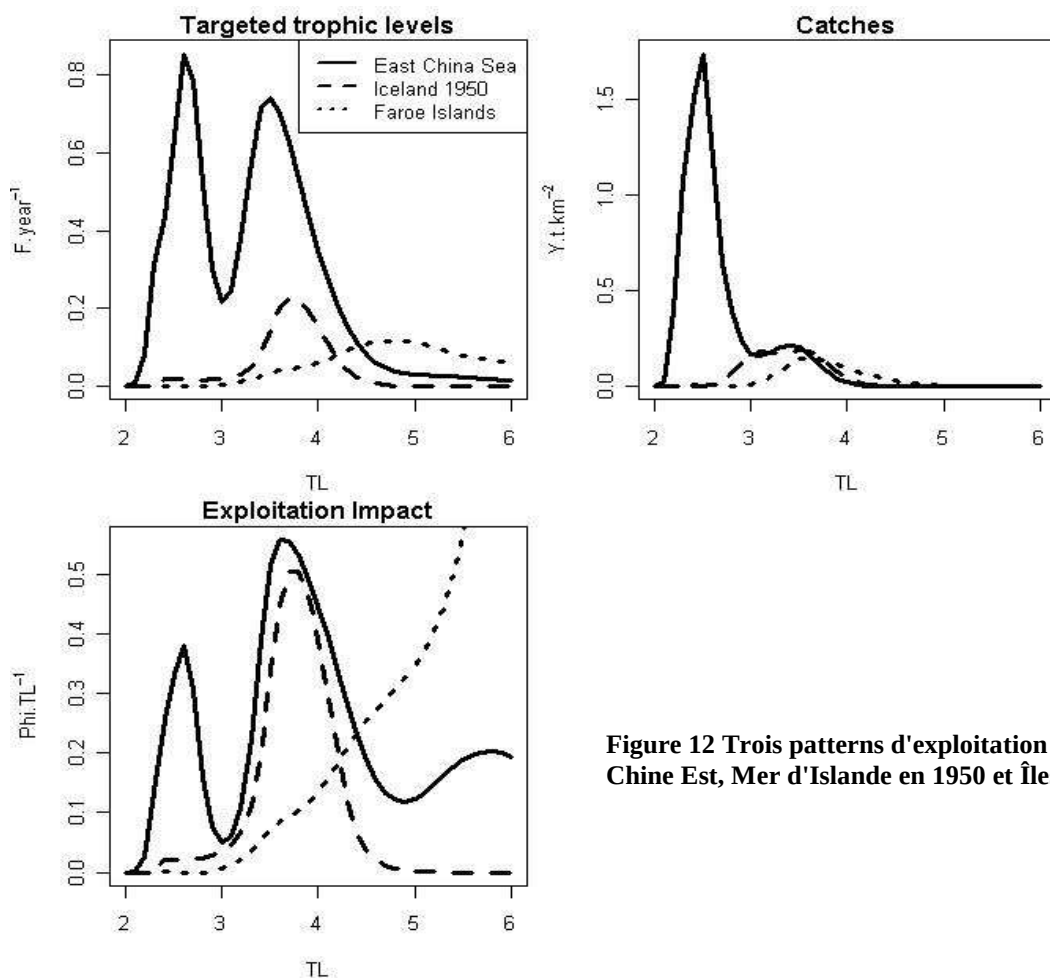


Figure 12 Trois patterns d'exploitation différents (Mer de Chine Est, Mer d'Islande en 1950 et Îles Féroé)

Ces spectres varient beaucoup selon l'écosystème considéré et permettent de définir différents patterns d'exploitation (fig.12). Par exemple, en Mer de Chine Est les bas et intermédiaires niveaux trophiques (autour de 2.5 et 3.5 respectivement) sont fortement ciblés (F proche de 0.8 an^{-1}). Dans ce cas, ceci est principalement dû à des importantes pêcheries de crevette (TL=2.5) et de sabre (TL=3.5). Même si la grande majorité des captures provient des bas niveaux ce sont les niveaux intermédiaires, moins abondants et moins productifs que les bas niveaux, qui sont les plus impactés par l'exploitation (où plus de 50% de la production annuelle est capturée). Aux Îles Féroé, la pêche cible les plus hauts niveaux (TL>4) avec un effort modéré ($F < 0.2$) mais provoque un fort impact sur la biomasse et la production de ces niveaux correspondant aux prédateurs supérieurs. En Islande, le cas étudié est caractérisé par

un ciblage relativement précis autour de 3.8 (pêcherie de morue) mais modéré (F autour de 0.2) qui a un très fort impact sur la production de ce niveau et par conséquent la production de cette écosystème d'eaux froides.

3.2. Une approche par simulation

- *EcoTroph et simulations d'efforts de pêche*

Des simulations sur des écosystèmes virtuels ou réels ont déjà été réalisées via le modèle EcoTroph afin de comprendre le comportement de certains spectres et donc de certains phénomènes écologiques et halieutiques sous jacents face à l'exploitation (Gascuel et Pauly, in press).

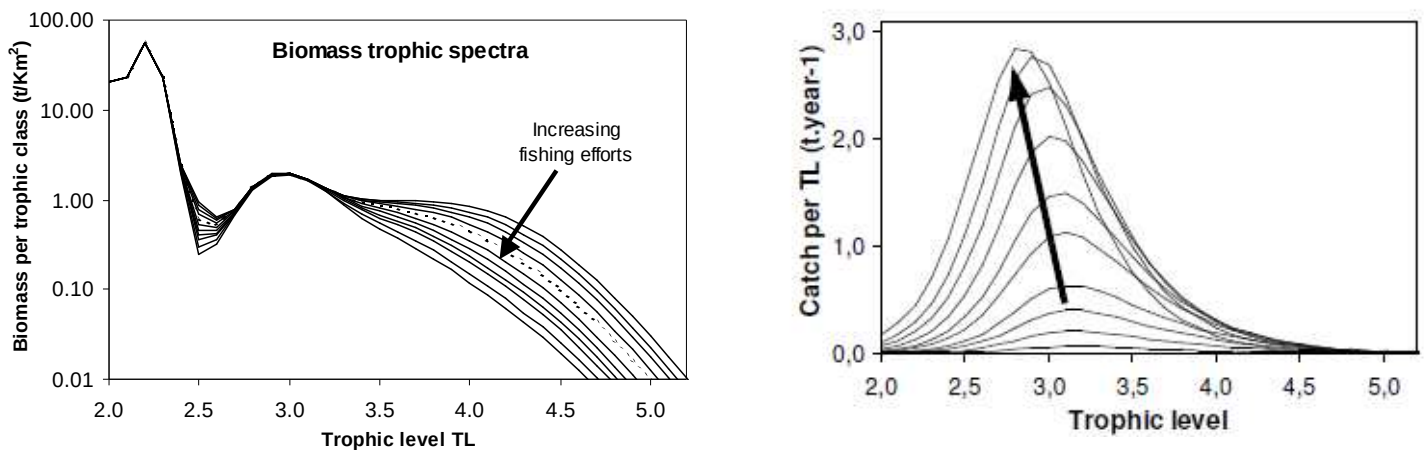


Figure 13 Effets de l'augmentation de l'effort de pêche sur le spectre de biomasse (à gauche) et le spectre des captures (à droite) (d'après Gascuel et al., 2009)

Les résultats dépendent des paramètres de contrôle des relations fonctionnelles prédateur/proie (α coefficient de contrôle top-down et γ paramètre de forme) et d'entrée de biomasse (β coefficient de contrôle d'entrée de biomasse) du modèle.. Globalement une augmentation de l'effort de pêche provoque une diminution de biomasse de l'écosystème et une augmentation des captures (fig.13). On montre que les niveaux trophiques élevés sont les premiers à être sur-exploités et qu'une pression de pêche trop intense conduit à une sur-exploitation de l'écosystème entier, avec des Y qui tendent vers 0 pour $F \rightarrow \infty$. Ces simulations mettent également en exergue le fait que la pêche a pour effet principale de diminuer le niveau trophique moyen d'un écosystème et donc des captures réalisées sur ce dernier (fishing down marine food web effect (Pauly et al., 1998)).

Via sa routine ET-Diagnosis, le modèle EcoTroph est ici utilisé pour étudier l'impact de la pêche dans différents cas (utilisation de tous les paramètres de contrôle dans leurs valeurs par défaut, $\alpha=0.4$, $\gamma=0.5$ et $\beta=0.2$). Ces simulations visent notamment à avoir une vision globale de l'impact de la pêche et non pas à étudier en détail un écosystème particulier.

- *Etude de l'impact de différents patterns d'exploitation sur l'écosystème 'moyen mondial'*

Dans un premier temps, différents patterns d'exploitation sont simulés et appliqués à un écosystème théorique représentant l'écosystème moyen mondial des modèles Ecopath utilisés en données (fig.14 et 15). Trois scénarios sont considérés : (a) le pattern d'exploitation moyen mondial, (b) une exploitation ciblant les bas et intermédiaires niveaux trophiques (i.e. crevette, mollusques, crabes, poissons herbivores, juvéniles... et céphalopodes, petits et moyens pélagiques ou démersaux...) et (c) un dernier scénario où les hauts niveaux (prédateurs supérieurs) sont également ciblés (fig.15).

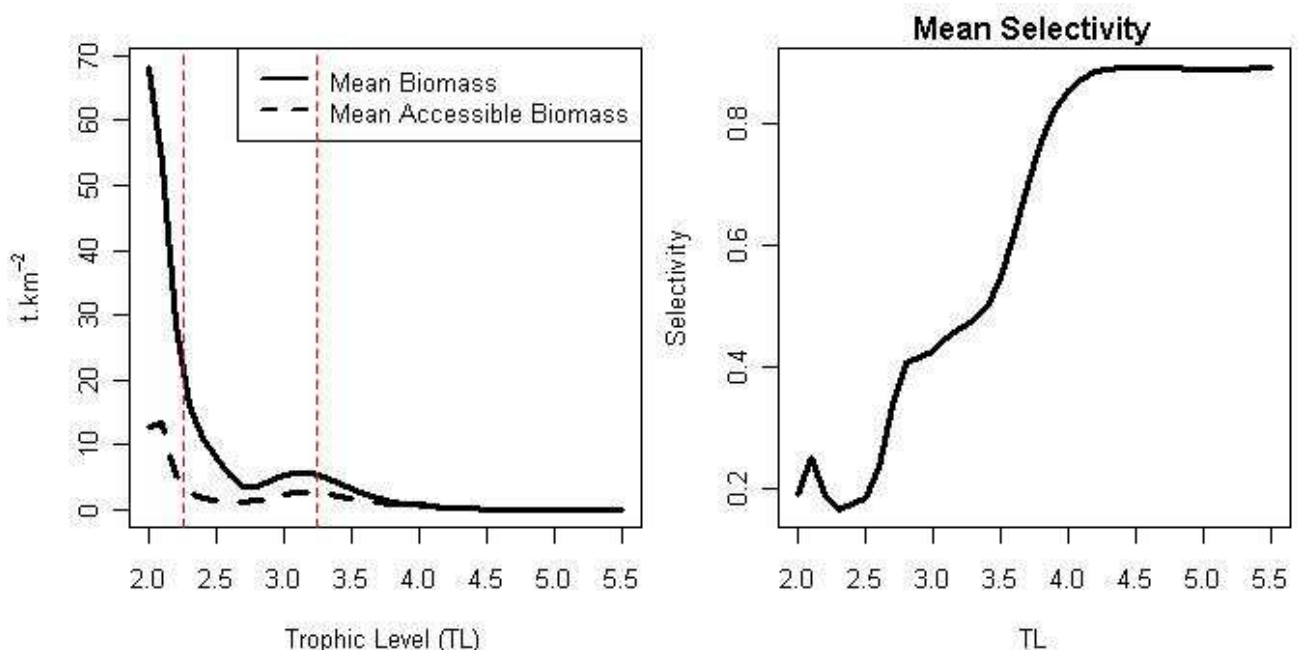


Figure 14 Spectres moyens de la biomasse et de la biomasse accessible (pêchable) pour les 39 écosystèmes de cette étude (à gauche) et sélectivité déduite (à droite)

Les spectres de biomasse et de biomasse accessible à l'exploitation de l'écosystème mondial moyen (fig.14) ainsi que la sélectivité de la pêche déduite ($S = B_{acc}/B$) montrent que presque tous les hauts prédateurs sont exploités (la sélectivité tendant rapidement vers 1 à partir du niveau trophique 3.5) et que la principale biomasse non exploitée se trouve dans les bas niveaux.

Si on se fie à l'étude de Stergiou et Karpouzi (Stergiou et Karpouzi, 2002) dans laquelle les niveaux trophiques des poissons méditerranéens sont étudiés. Le premier mode simulé à 2.25 correspondrait à des omnivores se nourrissant principalement de matière végétale, le deuxième mode à 3.25 à des omnivores préférant les sources d'alimentation animales et le dernier mode à 4.5 à des carnivores plus axés sur les poissons et le céphalopodes dans leur alimentation. Notons cependant qu'au moins aux 2 premiers modes se rajoutent sûrement des crustacés et des mollusques.

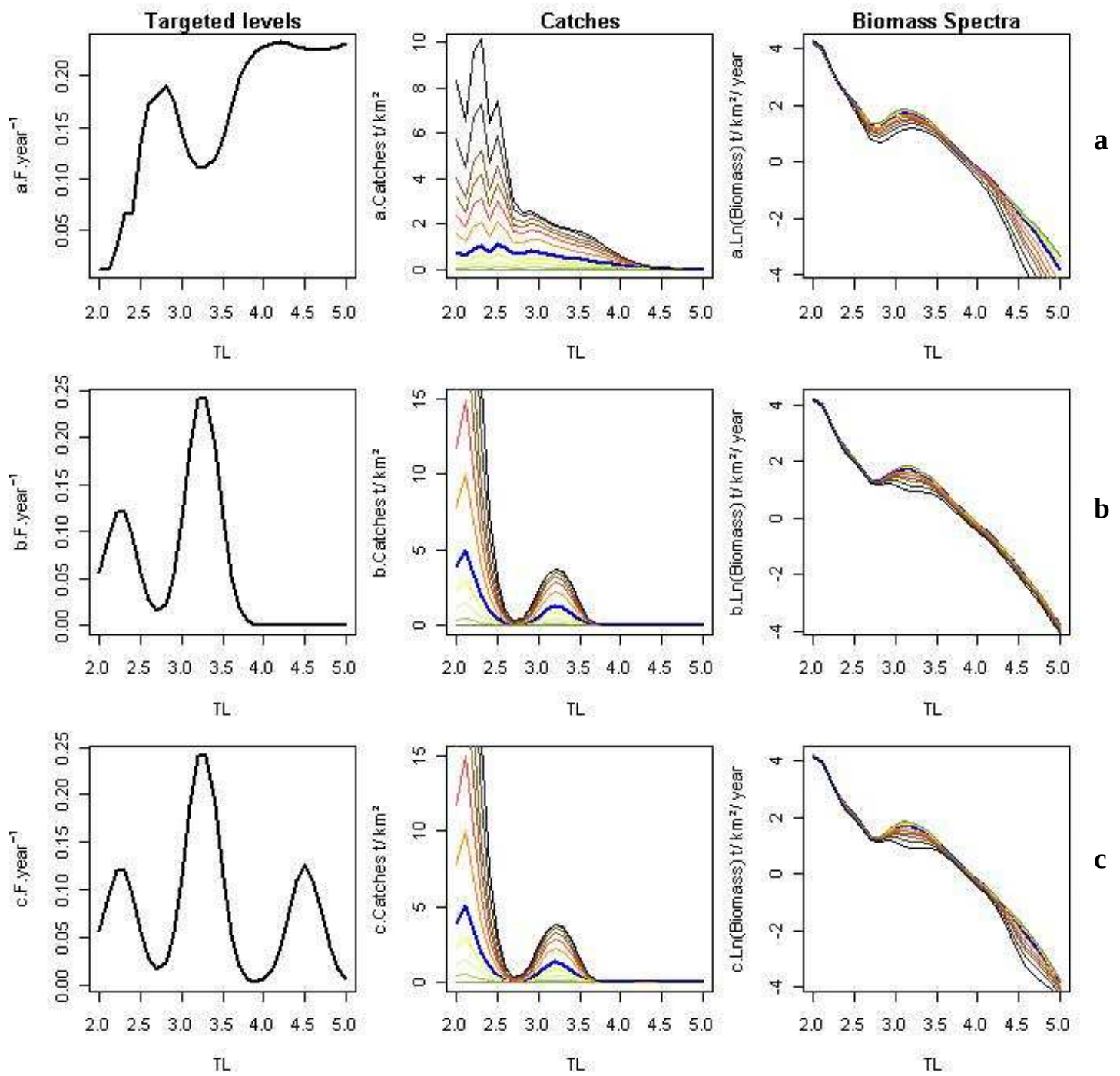


Figure 15 Effets de différents patterns d'exploitation (a. pattern mondial moyen, b. et c. patterns simulés par somme de gaussiennes)

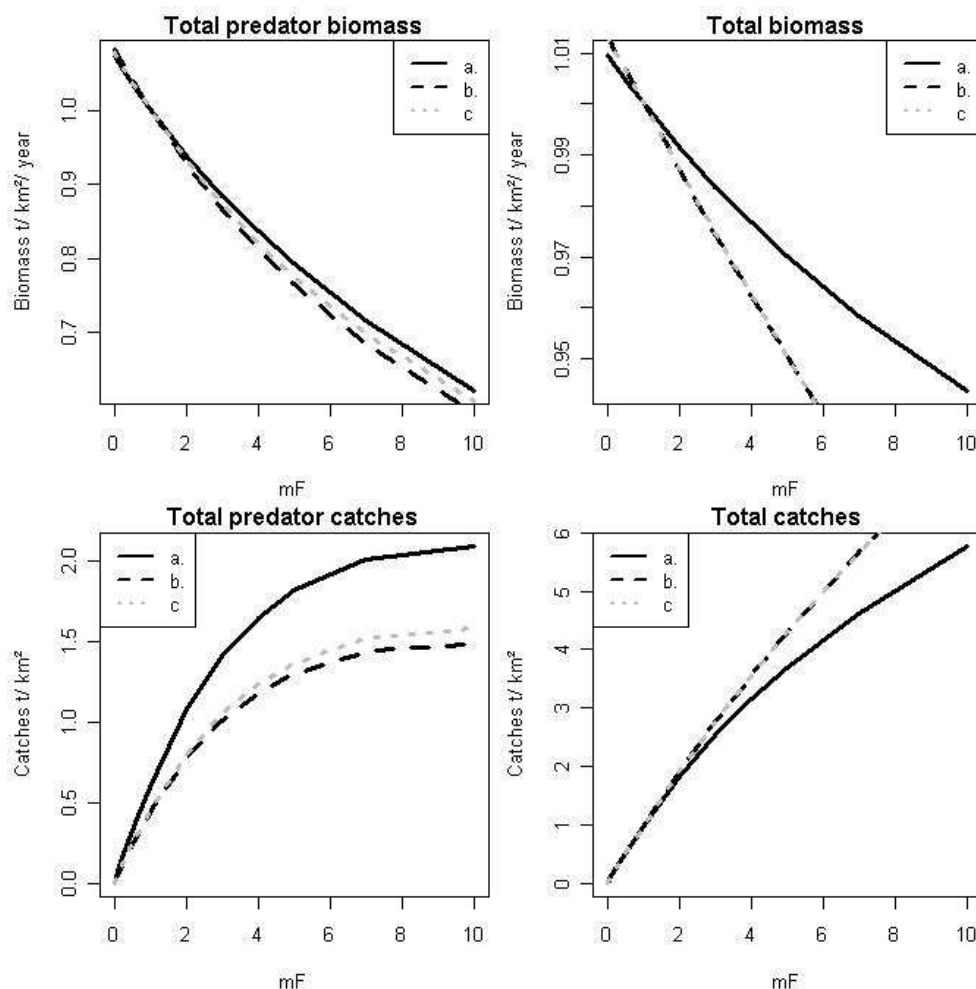


Figure 16 Impact de l'augmentation de l'effort de pêche sur les biomasses (haut) et les captures (bas) : pour l'écosystème entier (à droite) ou les prédateurs supérieurs (à gauche). Les courbes a, b, et c correspondent aux scénarios de la figure 15.

Aujourd'hui presque tous les niveaux trophiques sont ciblés à l'échelle de l'écosystème avec un effort important ($F > 0.2$) sur les hauts niveaux représentant des espèces très recherchées sur le marché et souvent à fortes valeurs ajoutées (thon, morues par exemple) (fig.15a). Les bas niveaux apparaissent être plus facile à exploiter (d'où des captures plus importantes pour ces niveaux) et plus résilients que les hauts niveaux (fig.15 a , b et c).

Le fort taux d'exploitation des bas niveaux et des niveaux intermédiaires provoque une diminution plus rapide de la biomasse totale pour les patterns (b) et (c) que pour le (a) (fig.16 à droite). La biomasse des prédateurs ($TL > 3.5$) est très sensible à la pêche et décroît rapidement avec une augmentation de l'effort de pêche et ce pour les trois scénarios (fig.16 à gauche). L'effort de pêche le plus important et le plus homogène envers les hauts niveaux du scénario (a) permet des captures de prédateurs supérieurs plus importantes que dans les cas (b) et (c). Néanmoins une surexploitation des hauts niveaux trophiques peut être simulée dans les trois cas mettant une nouvelle fois en évidence la fragilité de ces organismes vivants face à la pêche (fig.16). Enfin, les captures totales montrent qu'il est encore possible de pêcher plus en ciblant les bas niveaux encore très abondants (petits pélagiques, crevettes, mollusques...).

▪ Réactions de différents écosystèmes face à l'exploitation

Dans ce deuxième jeu de simulation, le ciblage mondial moyen (fig.15a) a été appliqué à trois écosystèmes aux fonctionnements trophiques totalement différents :

- Le Lac Nokoué au Bénin (d) (lagon, type 2) présentant une forte abondance des bas niveaux trophiques
- Le nord du courant Humboldt pendant une période La Niña au Pérou (e)(upwelling, type 6) très abondant autour du niveau trophique 2.5 (Anchois)
- La mer de Cantabrie en Espagne (f) (mer de plateau continental, type 6) à la biomasse relativement importante pour les hauts niveaux trophiques.

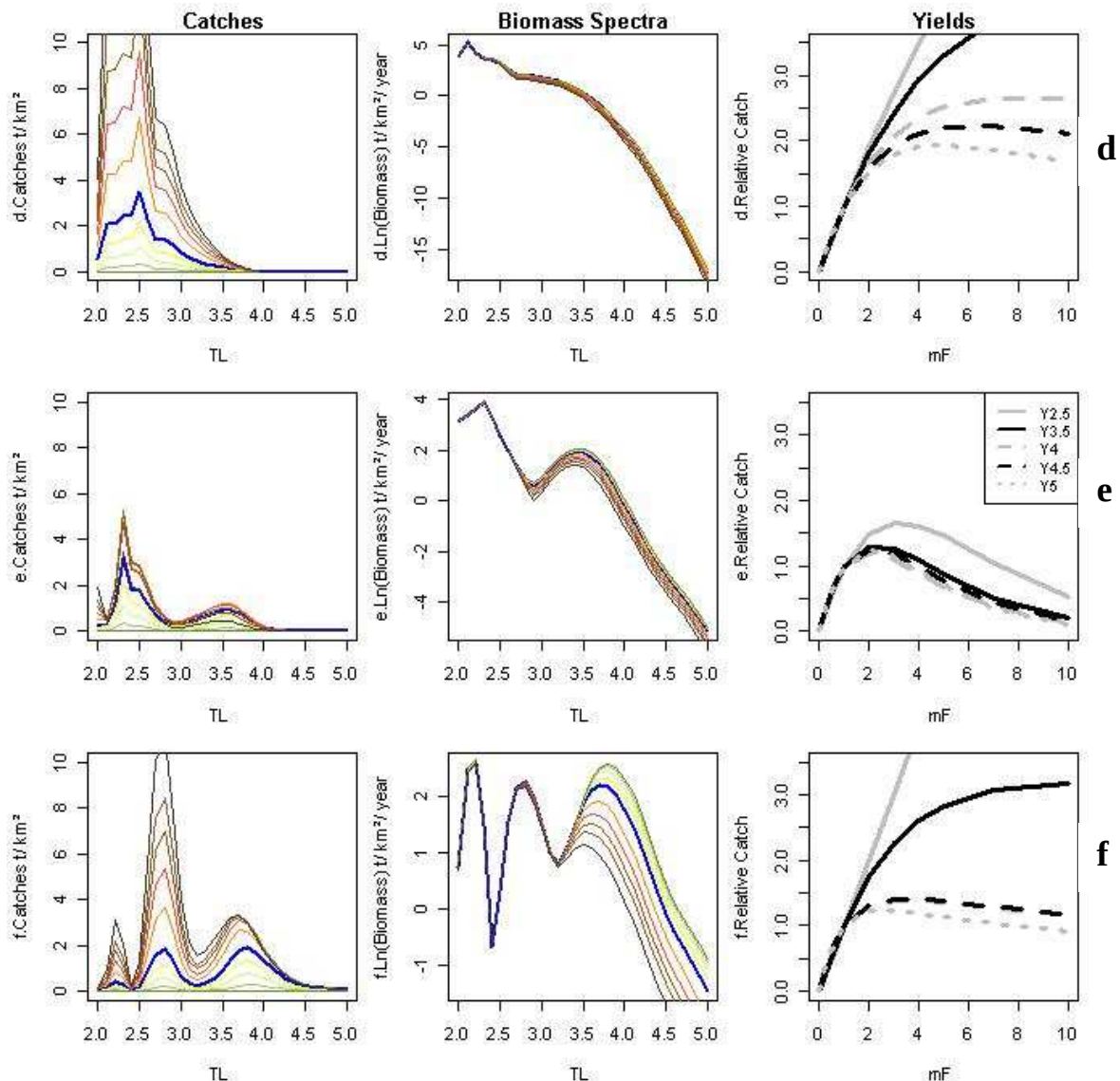


Figure 17 Effets du pattern mondial moyen d'exploitation (cf fig. 15a) sur trois écosystèmes aux fonctionnements trophiques différents (d. le Lac Nokoué, e. le nord Humboldt et f. la mer de Cantabrie)

Etant donné la forte abondance des bas niveaux trophiques (poissons omnivores axés sur les sources de nutrition végétales), l'écosystème du Lac Nokoué (fig.17d) permet de fortes captures (d) alors que l'upwelling au Pérou présente des captures simulées plus faibles et centrées autour de 2.5 (Anchois) (fig.17e). Enfin, l'écosystème de la mer de Cantabrie semble pouvoir produire par simulation des fortes captures vers 2.8 (sardine et anchois) et vers 3.8 (chinchard et poissons démersaux) dues à un important effort de pêche couplé à une relative abondance sur ces niveaux (fig.17f).

Les ratios des captures pour différents niveaux montrent que dans tous les cas une surexploitation des prédateurs supérieurs peut être simulée (fig.17 à droite). L'écosystème du Pérou se retrouve très vite en surexploitation et ce pour tous les niveaux y compris les bas. La mer de Cantabrie semble être un écosystème très sensible dans ses hauts niveaux trophiques (spectre de biomasse fortement perturbé à partir d'un niveau trophique de 3) ayant pour conséquence une surexploitation rapide de ces derniers. Une nouvelle fois, les simulations montrent qu'il est possible de pêcher plus en pêchant les bas niveaux plus abondants. Cependant, l'upwelling du Pérou est déjà en pleine exploitation pour tous ses niveaux trophiques et contrairement aux autres cas étudiés une augmentation des captures des bas niveaux paraît impossible.

3.3. Discussion

En s'appuyant sur les spectres des captures (Y), d'effort de pêche (F), de perte de flux de biomasse due à l'exploitation (ϕ) et les simulations d'effort de pêche, le modèle EcoTroph permet un certain diagnostic de l'impact de la pêche sur l'écosystème tout entier. Même si chaque écosystème est particulier et devrait être réétudié en jouant sur les trois paramètres de contrôle du modèle (α , γ , β), les simulations réalisées dans ce travail font ressortir deux choses importantes : les hauts niveaux trophiques sont largement ciblés avec un effort important et sont au moins en pleine exploitation, il est possible de pêcher plus en ciblant les bas niveaux trophiques encore très abondants mais ce ciblage a des effets significatifs sur la biomasse de l'écosystème (et sur les niveaux trophiques non montrés ici).

Dans une optique de gestion, on peut se demander comment faut-il exploiter un écosystème pour respecter l'Approche Écosystémique des Pêches d'un point de vue trophique ? Quel est le bon ciblage des niveaux trophiques pour un écosystème ? Quel est le niveau de perturbation acceptable d'un écosystème ? Sans prendre en compte les facteurs économiques et sociaux non étudiés ici mais étudiés avec des modèles de co-viabilité (Cury et al., 2005, Doyen et al., in press., Baumgärtner et Quaas, in press.), on constate que le simple aspect écologique est relativement complexe. En effet chaque écosystème est différent et répond différemment à l'exploitation. On pourrait penser qu'il faudrait mieux pêcher les niveaux abondants, mais cela diminuerait considérablement la biomasse des bas niveaux notamment ce qui aura forcément un impact sur les hauts niveaux déjà fragiles. Enfin, même si l'on savait comment bien cibler un écosystème, il faudrait retranscrire cela en méthodes de pêches concrètes. Les pêcheurs travaillent avec des engins de pêche présentant des sélectivités intra et interspécifiques plus ou moins définies. Dans la majorité des cas la sélectivité intra spécifique se fait via la taille (taille des mailles par exemple) alors que la sélectivité inter spécifique se fait via l'engin où la pratique de la pêche (choix des zones ou des saisons de pêches par exemple). Il faudrait donc retranscrire un ciblage d'écosystème en espèces et/ou tailles de poissons correspondant aux niveaux trophiques à pêcher. Cela en s'assurant que ce soit concrètement réalisable sur le terrain et que la perturbation du fonctionnement trophique forcément induite par l'activité de pêche reste dans acceptables dans les limites que l'on se serait fixé.

4. Un modèle générique empirique de l'efficacité de transfert

4.1. L'efficacité de transfert

L'efficacité de transfert ou transfert efficiency (TE) en anglais correspond à la proportion de la production passant d'un niveau trophique i au niveau $i+1$. Lorsqu'il s'agit d'étudier le fonctionnement trophique des écosystèmes on comprend vite l'intérêt de ce paramètre écologique clé.

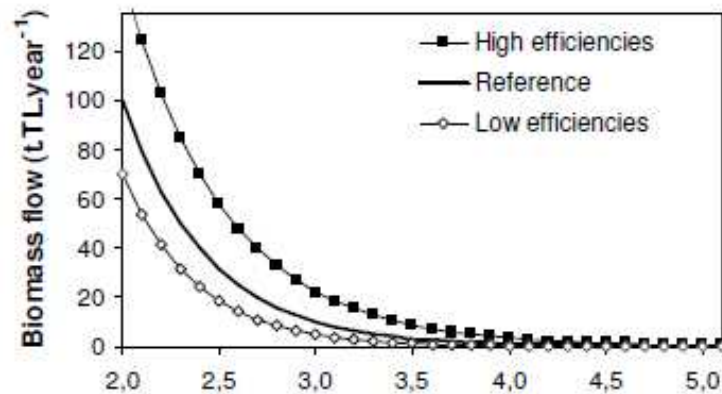


Figure 18 Effet de l'efficacité de transfert moyenne sur le flux de biomasse

Une analyse succincte de sensibilité du flux de biomasse en fonction de trois valeurs de l'efficacité de transfert (i.e. 0.07, 0.10 et 0.15) (fig.18) illustre à quel point les spectres de production (et par suite, de biomasse) peuvent être sensibles à ce paramètre. Un faible efficacité de transfert diminuant le flux de biomasse par rapport à la référence et inversement pour une forte efficacité de transfert.

Sous EcoTroph, on peut distinguer deux efficacités de transferts :

- l'efficacité de transfert brute : $ET \text{ brute} = \exp(-(\mu + \phi)) = (P\tau + \Delta\tau / P\tau)^{1/\Delta\tau}$
- l'efficacité de transfert nette $ET \text{ nette} = \exp(-\mu) = \exp(\phi) \cdot (P\tau + \Delta\tau / P\tau)^{1/\Delta\tau}$
-

μ étant la perte naturelle de flux de biomasse et ϕ la perte due à la pêche, l'efficacité de transfert nette correspondant à celle utilisée dans d'autres approches trophiques (Jennings et Blanchard, 2004, Chassot et al., 2007, Jennings et al., 2008).

4.2. Vers un modèle générique empirique de l'efficacité de transfert

▪ Les données

L'efficacité de transfert brute est calculée pour les 57 écosystèmes à partir des spectres de production alors que l'efficacité de transfert nette ne peut être calculée que pour les 39 écosystèmes pour lesquels des données de captures peuvent être récupérées.

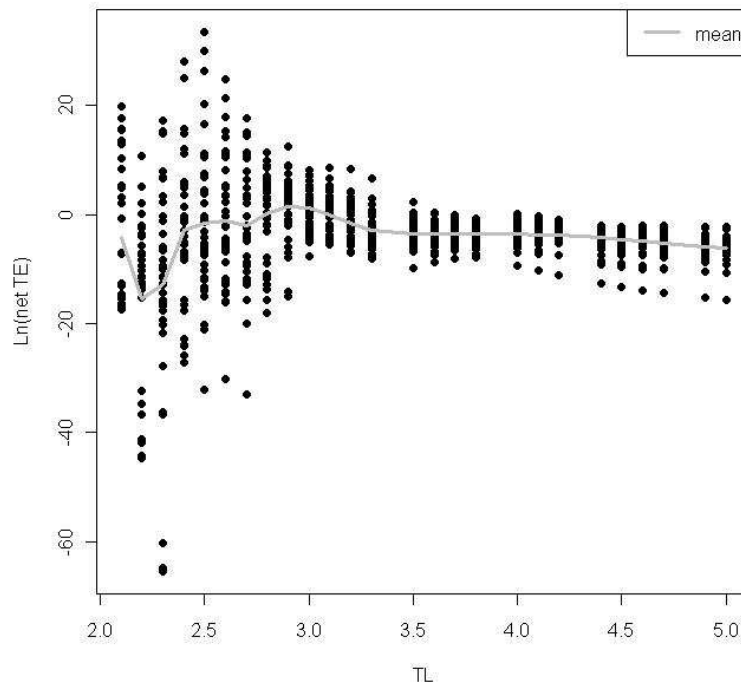


Figure 19 Tracé des données (logarithme népérien de l'efficacité de transfert nette) et de la moyenne correspondant à $(-\mu)$ (mortalité naturelle) en gris

Le tracé du logarithme népérien de l'efficacité de transfert nette $(-\mu)$ met en exergue plusieurs choses (fig.19). On constate tout d'abord une variabilité assez importante entre les niveaux 2 et 3 qui s'amenuise ensuite. Il apparaît qu'en moyenne $-\mu$ et par conséquent l'efficacité de transfert nette décroît jusqu'au niveau 2.2 puis croît jusqu'au niveau 3 pour enfin décroître de nouveau. Ces variations s'expliquent notamment par des apports de production qui a priori seraient plutôt situés entre les niveaux trophiques 2 et 3 (organismes omnivores à préférence végétale). Enfin, les mêmes variations sont observables et ce dans les mêmes ordres de grandeur pour l'efficacité de transfert brute.

▪ Le modèle générique empirique

Le graphique des efficacités en fonction du niveau trophique (fig.19) laisse penser que le logarithme népérien de l'efficacité de transfert décroît de manière linéaire à partir d'un niveau trophique de 3. Il est donc choisi de modéliser l'efficacité de transfert pour les prédateurs ($TL > 3$, omnivores à préférence animale et carnivores) à l'aide de modèles linéaires (ajustement par les moindres carrés). Compte tenu de l'impact potentiel de la température sur les processus biologiques on teste l'introduction de ce paramètre dans le modèle.

Tableau 2 Modèles linéaires ajustés

Modèle	n	R ²	R ² ajusté	m	a	b
$\ln(ET \text{ brute}) = m + a \cdot TL + b \cdot T$	1 197	0.33	0.32	8.22	-2.71	-0.07
$\ln(ET \text{ brute}) = m + a \cdot TL$	1 197	0.28	0.28	6.88	-2.71	
$\ln(ET \text{ nette}) = m + a \cdot TL + b \cdot T$	819	0.28	0.28	7.39	-2.50	-0.06
$\ln(ET \text{ nette}) = m + a \cdot TL$	819	0.26	0.26	6.43	-2.50	

Dans tous les cas on constate que les modèles permettent d'expliquer environ 30% de la variabilité des données et semblent être assez robustes (tableau.2).

Concernant l'efficacité de transfert nette les modèles expliquent respectivement 28% et 26% la variabilité des données selon que l'on introduit ou non la température. Ces modèles s'expriment par les relations suivantes :

$$- \ln(ET \text{ nette}) = 7.39 - 2.50 TL - 0.06T \quad (1)$$

$$- \ln(ET \text{ nette}) = 6.43 - 2.50TL \quad (2)$$

■ Etude des résidus

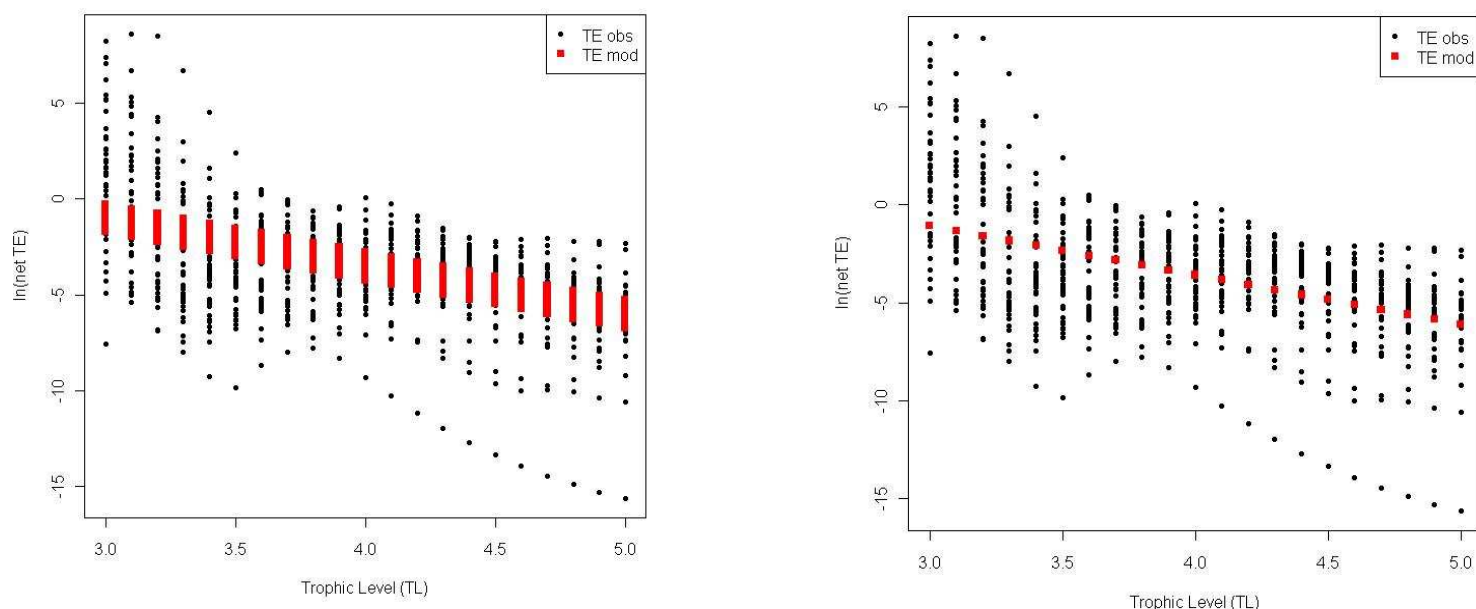


Figure 20 Ajustement du modèle (1) (à gauche) et du modèle (2) (à droite)

Pour les modèles (1) et (2) mais également pour les autres (Annexes 3.1. et 3.2.) les propriétés d'homoscédasticité, d'indépendance et de normalité des résidus sont vérifiées (fig21 et 22).

Les deux modèles semblent bien s'ajuster aux données (fig.20). Aucune relation n'est clairement observée entre les résidus et la température ce qui permet de considérer que l'effet température est bien pris en compte dans le modèle (fig.21).

L'analyse des résidus montre qu'ils varient selon la biomasse totale de l'écosystème ainsi que de leurs types. Pour les résidus du modèle (2) (droite) on constate un tendance à surestimer l'efficacité de transfert pour certains écosystèmes à faibles biomasses correspondant probablement à ceux possédant aux faibles biomasses et efficacité de transfert mis en évidence dans la typologie (cf partie 2). De plus une variabilité encore plus marquée des résidus est visible avec les types d'écosystèmes. Par exemple on surestime l'efficacité de transfert pour les lagons (écosystèmes cités précédemment) alors qu'on la sous-estime pour

les baies fermées. Autrement dit, assez logiquement, l'efficacité de transfert est plus faible que la moyenne dans les écosystèmes lagunaires. Pour finir, les résidus du modèle (1) montrent de légères variations qui s'expliquent par la prise en compte de l'effet température dans le modèle (fig.21).

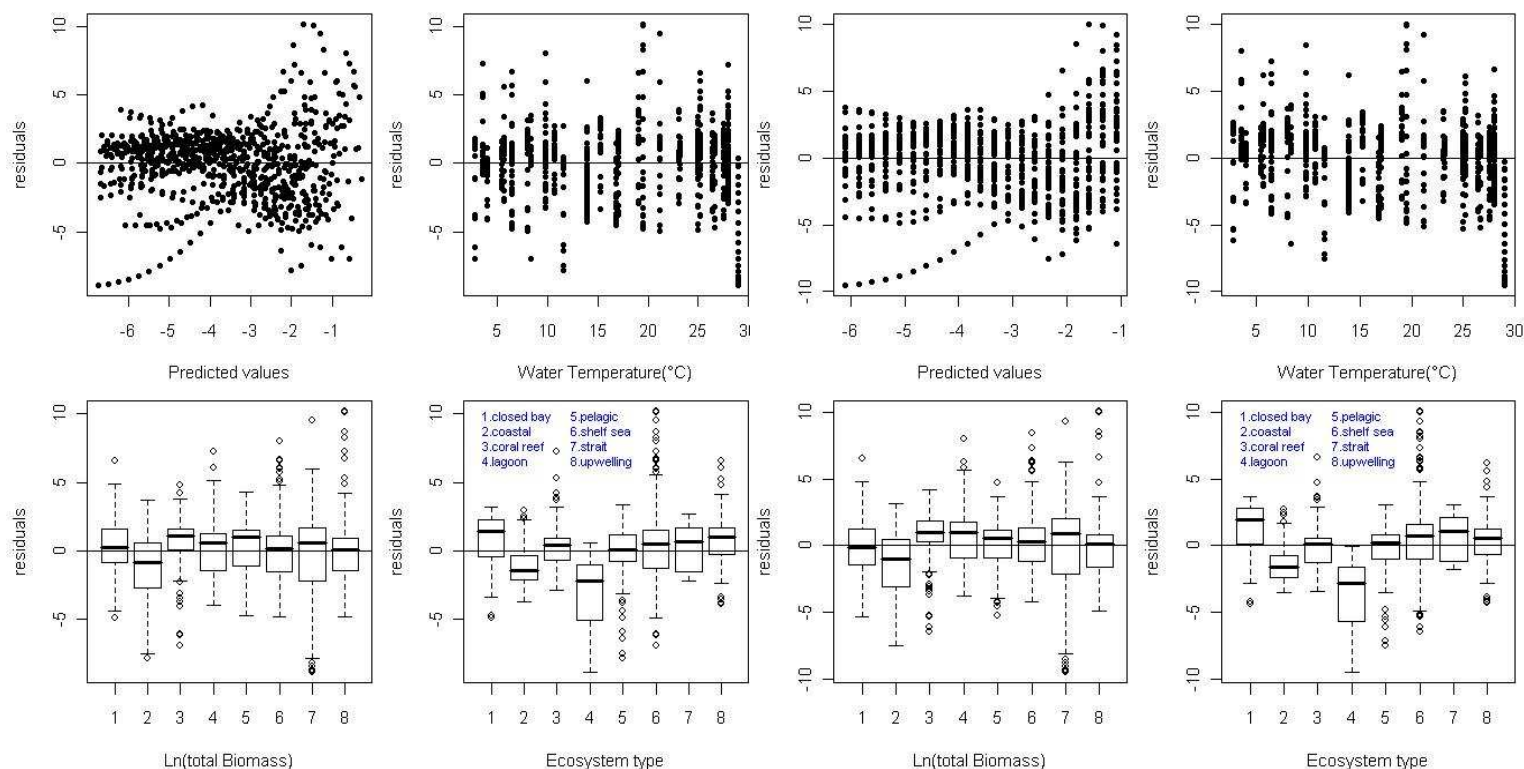


Figure 21 Etude des résidus du modèle (1) à droite et du modèle (2) à gauche en fonction de plusieurs facteurs

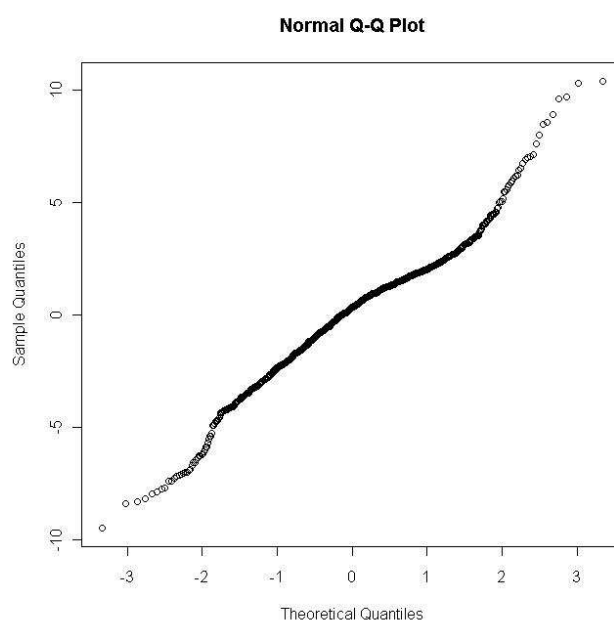


Figure 22 Q-Q Plot des résidus du modèle 2

4.3.Discussion

De nombreux travaux sur le fonctionnement trophique des écosystèmes introduisent la notion d'efficacité de transfert (Burns, 1989, Pauly, 1996, Gascuel et al., 2009). Souvent ils utilisent une efficacité de transfert moyenne pour tout l'écosystème de l'ordre de 0.10 (10%) signifiant qu'en moyenne seulement 10% de la production passe d'un niveau trophique à un autre.

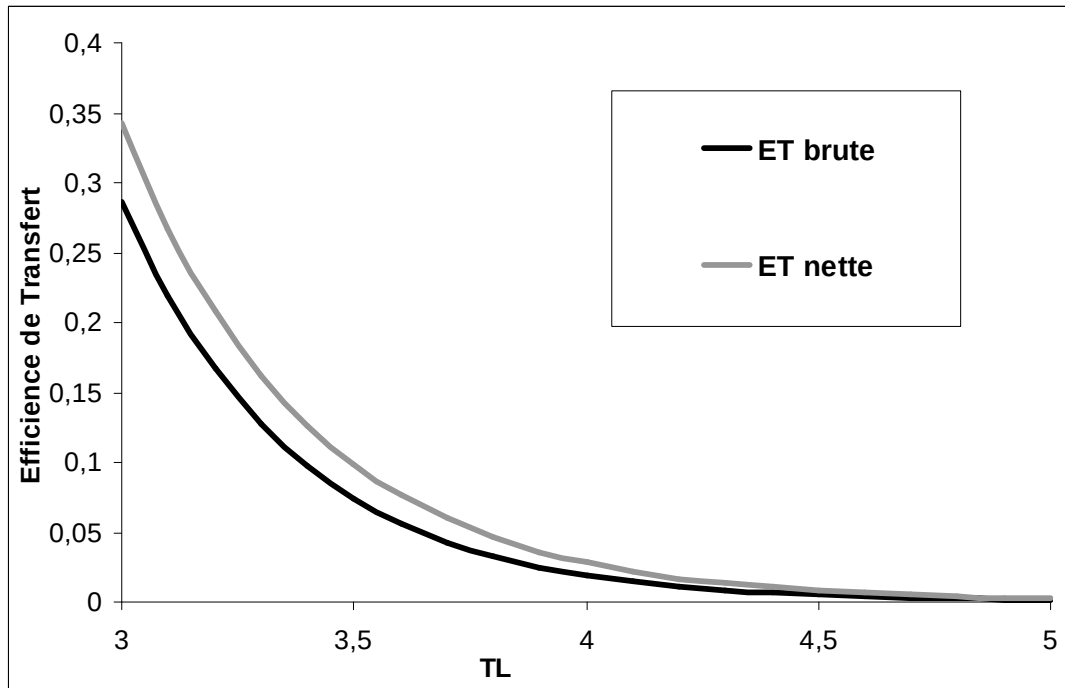


Figure 23 Simulation des efficacités de transfert brute et nette par utilisation des modèles linéaires

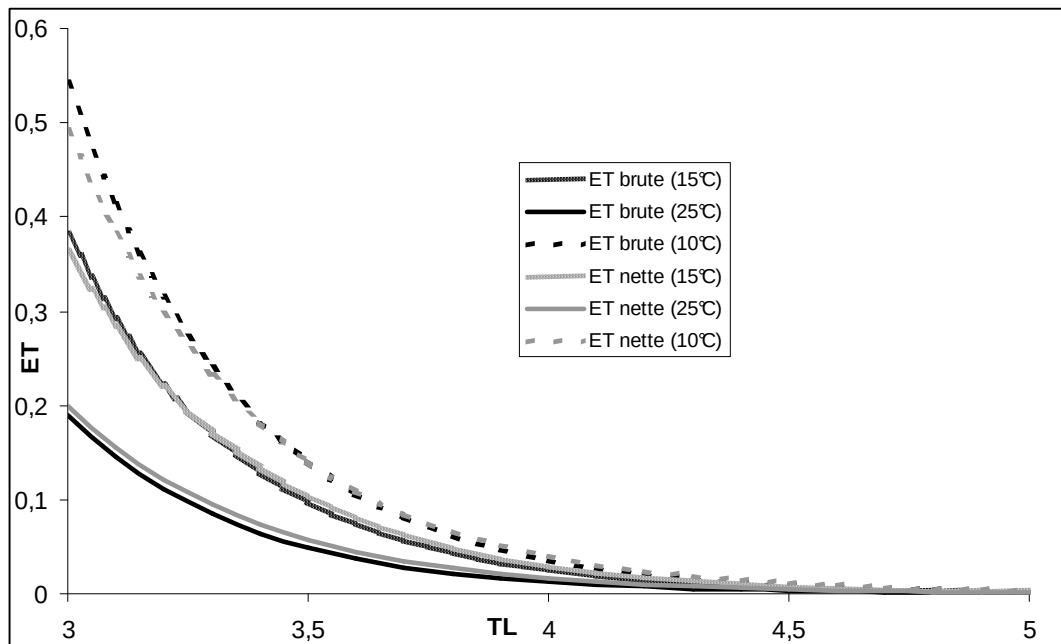


Figure 24 Analyse de sensibilité des modèles à la température

Si l'on recalcule les différentes efficacités de transfert à partir des modèles linéaires obtenus pour un niveau trophique de 3 à 5 (fig.23) on remarque que l'efficacité de transfert nette est logiquement supérieure à l'efficacité de transfert brute qui intègre elle l'impact de la pêche ayant un effet négatif sur la production des niveaux trophiques. Les modèles intégrant l'effet de la température montrent que l'efficacité de transfert en générale est plus importante dans les écosystèmes froids que dans les écosystèmes chauds (fig. 24). Les modélisations de ce présent travail révèlent donc qu'il y a moins de pertes de production dans les écosystèmes froids que dans les chauds entre les niveaux trophiques 3 et 5.

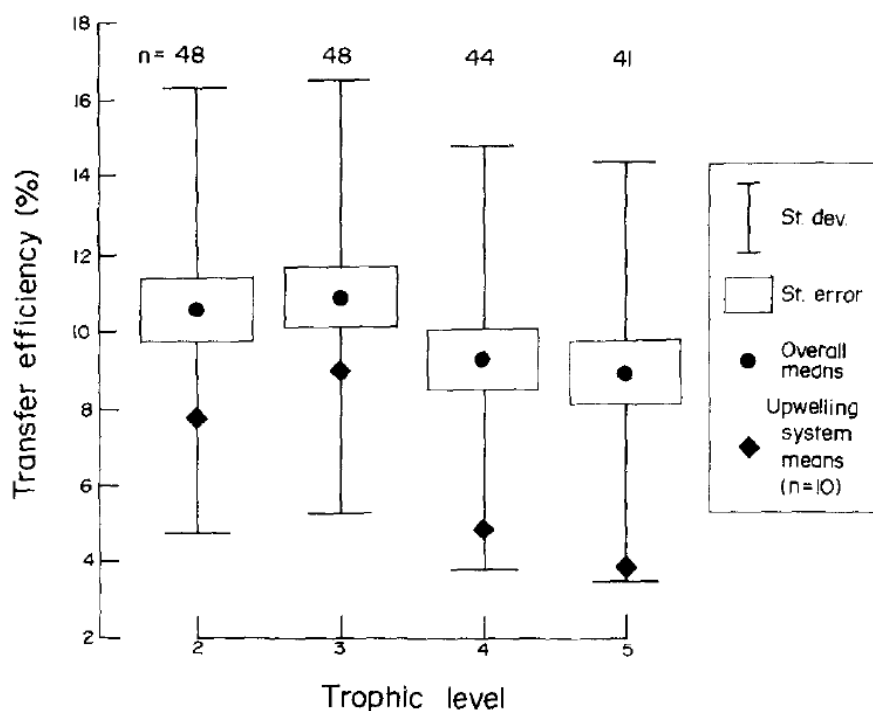


Figure 25 Efficacité de transfert pour 48 modèles trophiques d'écosystèmes aquatiques en fonction du niveau trophique (d'après Pauly, 1996)

Dans un travail effectué en 1995 et publié en 1996 Pauly calcule l'efficacité de transfert pour 48 modèles de flux trophique d'écosystèmes aquatiques en fonction du niveau trophique (fig.25). La tendance observée coïncide avec celle de ce travail (fig. 19) mais les ordres de grandeurs apparaissent différents. Pour un niveau trophique trois les modèles de ce travail prédisent des efficacités de transferts de l'ordre de 30% contre seulement 11% dans l'étude de Pauly. Enfin, pour les niveaux plus hauts (TL= 5) nos valeurs d'efficacité de transfert sont nettement plus faibles que dans son étude.

Comme dans ce travail Pauly met également en évidence une différence de l'efficacité de transfert avec le type d'écosystème. Cependant contrairement aux modèles de cette étude il montre qu'elle est plus faible que la moyenne dans les upwellings. Ici se pose une nouvelle fois le problème de la qualité du modèle d'écosystème utilisé et de la classification. Il semble clair que l'efficacité de transfert varie selon le type d'écosystème mais quelle est la typologie la plus pertinente pour observer et expliquer ce phénomène ?

De plus, le travail présent est basé sur des modèles statistiques qui ont forcément des limites et qui dans le cas présent n'expliquent pas toute la variabilité des données étudiées. Le niveau trophique ne permet d'expliquer qu'environ 30% de la variabilité observée ce qui est en soit déjà un résultat intéressant mais il en reste 70% à expliquer...

Les données d'efficience de transfert sont ici obtenues à l'aide via les spectres de production or, comme vu précédemment en partie 1, ces spectres sont sensibles aux paramètres de lissages utilisés lors de leurs construction (fig. 5) et ce en particulier dans les hauts niveaux étudiés ici. Si on réitère le même travail sur les efficacités de transfert en considérant cette fois les données entre les niveaux trophiques 3 et 6 (contre 3 et 5) nous obtenons les résultats suivants (tableau3) :

Tableau 3 Modèles linéaires ajustés pour les données d'efficience de transfert du niveau trophique 3 au niveau 6

Modèle	n	R ²	R ² ajusté	m	a	b
ln(TE brute) = m + a*TL + b*T	1 767	0.480	0.479	8.10	-2.60	-0.09
ln(TE brute) = m + a*TL	1 767	0.426	0.426	6.44	-2.60	
ln(TE nette) = m + a*TL + b*T	1 209	0.450	0.450	7.24	-2.42	-0.07
ln(TE nette) = m + a*TL	1 209	0.420	0.420	6.09	-2.42	

Ces modèles diffèrent surtout par la variabilité expliquée plus importante d'environ 10% que précédemment, les valeurs des paramètres estimés étant relativement proches. Nos résultats pourraient être fortement influencés par le paramètre de lissage (dont l'influence était jusqu'ici relativement mal connue) ce qui pourrait expliquer les écarts obtenus avec Pauly.

Pour finir, on constate que l'efficience de transfert décroît très rapidement avec le niveau trophique, comment expliquer cela de manière concrète ? Même si dans la réalité ce phénomène n'est pas forcément aussi net on peut penser que des paramètres physiologiques par exemple peuvent jouer. En effet, le niveau trophique des poissons augmente avec l'ontogenèse et donc la taille. En terme de production, les poissons matures (et donc plus grands) produisent moins de biomasse car ils investissent alors plus d'énergie dans la reproduction absente avant maturité. Le spectre de taille est globalement extrêmement structurant et robuste dans le monde vivant et montre que l'abondance diminue quand la taille augmente et donc que le niveau trophique augmente. Enfin, les organismes vivants (dont les poissons) les plus grands ont souvent une durée de vie plus longue et présentent des mortalités naturelles plus faibles (adaptations et choix évolutifs différents). Toutes ces raisons biologiques peuvent en partie expliquer cette rapide diminution de l'efficience de transfert avec l'augmentation du niveau trophique pour les prédateurs de niveau trophique supérieur à 3.

Conclusion

Ce sujet intitulé « Méta-analyse du fonctionnement trophique des écosystèmes marins et analyse de l'impact de la pêche à l'échelle mondiale » s'inscrit dans une démarche qui vise à mieux comprendre le fonctionnement trophique des écosystèmes pour éclairer les choix de gestion. Ce travail de six mois présentait plusieurs points importants. Il s'agissait d'abord d'essayer d'obtenir une vision globale du fonctionnement trophique des écosystèmes marins, actuellement (et pour la plupart d'entre eux depuis longtemps) impactés par l'exploitation humaine sous forme de pêche (mais aussi parfois d'aquaculture ou de chasse). Il s'agissait aussi d'essayer de faire ressortir quelques lois trophiques générales.

EcoTroph l'outil utilisé dans ce travail offre des visions simples du fonctionnement trophique des écosystèmes aquatiques via les spectres. Ces derniers permettent des visions synthétiques et très visuelles à l'échelle de l'écosystème entier de plusieurs paramètres clé du fonctionnement trophique. Ils permettent notamment de comparer et de caractériser les écosystèmes mais aussi de définir des patterns de leurs exploitations. De part ses différentes routines permettant des simulations, le modèle EcoTroph apparaît prometteur pour étudier le fonctionnement trophique des écosystèmes aquatiques dans une optique halieutique.

Que faut-il retenir de cette étude ? Globalement, le constat est relativement clair : les écosystèmes subissent de fortes pressions anthropiques via la pêche. Seules les bas niveaux trophiques semblent être encore abondants et pourraient permettre d'augmenter les captures. Ceci impliquerait un changement des espèces débarquées déjà observable (baisse du niveau trophique moyen des débarquements). Cependant certains écosystèmes sont déjà surexploités même dans leurs bas niveaux. Quand aux prédateurs supérieurs représentant des espèces nobles et très recherchées sur le marché, ils sont actuellement très fragiles et leurs captures ne se maintiennent que par un effort de pêche envers eux élevé et constant.

Les écosystèmes sont des systèmes très complexes aux processus biologiques et écologiques sous jacents nombreux. Modéliser le fonctionnement trophique des écosystèmes et donc retranscrire les phénomènes biologiques impliqués en équations mathématiques est un déficit permanent mais nécessaire à la construction d'outils qui peuvent éclairer les décisions de gestions. Ces modèles font intervenir des paramètres parfois méconnus (efficacité de transfert par exemple) qui ont pourtant une influence significative sur les résultats. On se rend assez vite compte que l'amélioration des modèles et de la compréhension des systèmes qu'ils étudient ne passera que par, entre autre, une meilleure connaissance de la biologie des organismes constituant ces systèmes. En effet, on constate qu'il existe un réel manque de données biologiques (ici surtout des régimes alimentaires) qui se répercute forcément sur les résultats des modèles.

Dans un contexte où l'Approche Ecosystémique des Pêches est reconnue comme étant une nécessité pour une meilleure gestion des ressources halieutiques, on peut se demander comment en pratique la mettre en place ? Même s'il est possible de tirer des lois générales et globales, les analyses de cette étude (typologie et simulation) nous ont bien montrées que chaque écosystème est particulier voir même unique. Dans une optique de gestion, il faudrait peut être reconsidérer les limites utilisées pour la gestion des stock par forcément pertinentes d'un point de vue trophique. Puis il faudrait faire des choix : on peut pêcher plus sur les bas niveaux apparaissant plus résilients mais sommes nous prêts à consommer ces organismes de

bas niveaux trophiques (crépidule, mulets...) à la place de ceux dont nous avons l'habitude souvent de plus hauts niveaux trophiques (bar, morue, thon...) ?

Un modèle de type EcoTroph montre en outre que cette exploitation des bas niveaux aurait des répercussions fortes sur la biomasse de l'écosystème et sur sa biodiversité fonctionnelle. La biodiversité joue un rôle important dans le fonctionnement trophique des écosystèmes (Loreau et al., 2001, Thébault et Loreau, 2006, Thébault et al., 2007, Duffy et al., 2007). Elle rend également de nombreux services aux sociétés actuelles (Worm et al., 2006) qui commencent à prendre conscience de ce trésor qu'il est important de préserver. Par conséquent, on peut penser qu'il serait logique de plus en plus considérer cette biodiversité, source de nombreuses richesses, dans les mesures de gestion des pêches.

Références bibliographiques

- Ainsworth C., Ferris B., Leblond E., Guénette S., 2001. The bay of Biscay, France; 1998 and 1970 models. Guénette S., Christensen V., Pauly D. (Eds.), Fisheries impacts on north Atlantic ecosystems : models and analyses, *Fisheries Centre Research Reports*, 9.pp. 271-313.
- Araújo J.N., Mackinson S., Stanford .RJ., Hart P.J.B., 2008. Exploring fisheries strategies for the Western English channel using an ecosystem model. *Ecological Modelling*. 210. 465-477.
- Arbach Leloup F., Desroy N., Le Mao P., Pauly D., Le Pape O., 2008. Interactions between a natural food web, shellfish farming and exotic species: the case of the bay of Mont Saint Michel (France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 76. 111-120.
- Arreguin-Sanchez F., Zetina-Rejón M., Ramírez-Rodríguez M., 2008 .Exploring ecosystem-based harvesting strategies to recover the collapsed pink shrimp (*Farfantepenaeus duorarum*) fishery in the southern Gulf of Mexico. *Ecological Modelling*. 214. 83-94.
- Baumgärtner S., Quaas M. In press. Ecological-economic viability as a criterion of strong sustainability under uncertainty. *Ecological Economics*.
- Blanchard J.L., Pinnegar J.K., Mackinson S., 2002. Exploring marine mammal-fishery interactions using 'Ecopath with Ecosim': modelling the Barents sea ecosystem. *Science series technical report*. CEFAS Lowestoft. 117.
- Bozec Y.M., Kulbicki M., Chassot E., Gascuel D., 2005. Trophic signature of coral reef fish assemblages: towards a potential indicator of ecosystem disturbance. *Aquatic Living Resources*. 18. 103-109.
- Buchary E.A., 2001. Preliminary reconstruction of the Icelandic marine ecosystem in 1950 and some predictions with time series data. Guénette S., Christensen V., Pauly D. (Eds.), Fisheries impacts of the north Atlantic ecosystems : Models and Analyses, *Fisheries Centre Research Reports*, 9.pp. 296-306.
- Buchary E.A., Alder J., Nurhakim S., Wagey T., 2002. The use of ecosystem-based modelling to investigate multi-species management strategies for capture fisheries in the Bali strait, Indonesia. Pitcher T., Cochrane K. (Eds.), The use of ecosystem models to investigate multispecies management strategies for capture fisheries, *Fisheries Centre Research Reports*, 10.pp. 24-32.
- Bulman M., 2002, Trophic ecology and food web modelling if mid-slope demersal fishes off Southern Tasmania, Australia. Thesis, University of Tasmania. 2002.
- Bundy A., Pauly D., 2001. Selective harvesting by small-scale fisheries: ecosystem analysis of San Miguel bay, Philippines. *Fisheries Research*. 52. 263-281.
- Bundy A., 2004. Mass balance models of the eastern Scotian shelf before and after the cod collapse and other ecosystem changes. *Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences*. 2520. 193.

Burns T.P., 1989. Lindeman's contradiction and the trophic structure of ecosystems. *Ecology*. 70. 1355-1362.

Butler C.M., 2007. Atlantic Bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) feeding ecology and potential ecosystem effects during winter in north Carolina. Thesis. North Carolina State University. 2007.

Chassot E., Mélin F., Le Pape O., Gascuel D., 2007. Bottom-up control regulates fisheries production at the scale of eco-regions in European seas. *Marine Ecology Progress Series*. 343. 45-55.

Chassot E., Rouyer T., Trenkel V.M., Gascuel D., 2008. Investigating trophic-level variability in Celtic sea fish predators. *Journal of Fish Biology*. 73. 763-781.

Christensen V., Pauly D., 1992. Ecopath ii-a software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics. *Ecological modelling*. 61. 169-185.

Christensen V., Walters C.J., 2004. Ecopath with Ecosim: methods, capabilities and limitations. *Ecological Modelling*. 172. 109-139.

Christensen V., Walters C.J., 2004. Trade-offs in ecosystem-scale optimization of fisheries management policies. *Bulletin of Marine Science*. 74. 549-562.

Christensen V., Walters C.J., Arhens R., Alder J., Buszowski J., Bang Christensen L., Cheung W.W.L., Dunne J., Froese R., Karpouzi V., Kascner K., Kearney K., Lai S., Lam V., Palomares M.L.D., Peters-Mason A., Piroddi C., Sarmiento J.L., Steenbeek J., Sumaila R., Watson R., Zeller D., Pauly D., 2009. Database driven models of the world's large marine ecosystems. *Ecological Modelling*. 220. 1984-1996.

Coll M., Palomera I., Tudela S., Dowd M., 2008. Food-web dynamics in the south Catalan sea ecosystem (NW Mediterranean) for 1978-2003. *Ecological Modelling*. 217. 95-116.

Cornejo-Donoso J., Antezana T., 2008. Preliminary trophic model of the Antarctic peninsula ecosystem (sub-area ccamlr 48.1). *Ecological Modelling*, 218. 1-17.

Cox S.P., Essington T.E., Kitchell J.F., Martell S.J.D., Walters C.J., Boggs C., Kaplan I., 2002. Reconstructing ecosystem dynamics in the Central Pacific Ocean, 1952-1998. ii. a preliminary assessment of the trophic impacts of fishing and effects on tuna dynamics. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 59. 1736-1747.

Cury P.M., Mullan C., Garcia S.M., Shannon L.J., 2005. Viability theory for an ecosystem approach to fisheries. *ICES Journal of Marine Science*. 62. 577-584.

Doyen L., Martinet V., Thébaud O., Béné C., Bertignac M., Fisas S., Blanchard F., In press. A stochastic viability approach to ecosystem-based management of multi-species fisheries. *Ecological Economics*.

Duarte L.O., García C.B., 2004. Trophic role of small pelagic fishes in a tropical upwelling ecosystem. *Ecological Modelling*. 17. 323-338.

Duffy E.J., Cardinale B.J., France K.E., McIntyre P.B., Thébault E., Loreau M., 2007. The functional role of biodiversity in ecosystems: incorporating trophic complexity. *Ecology Letters*. 10. 522-538.

Escofier B., Pagès J., Analyses factorielles simples et multiples, objectifs, méthodes et interprétation, 4e édition. Dunod (Ed.). 2008.

Garcia S.M., Zerbi A., Aliaume C., Do Chi T., Lasserre G., 2003. The ecosystem approach to fisheries issues, terminology, principles, institutional foundations, implementation and outlook. FAO, Rome, Italy.

Gasalla M.A., Rossi-Wongtschowski C., L.D.B., 2004. Contribution of ecosystem analysis to investigating the effects of changes in fishing strategies in the south Brazil bight coastal ecosystem. *Ecological Modelling*. 172. 283-306.

Gascuel D., 2005. The trophic-level based model: a theoretical approach of fishing effects on marine ecosystems. *Ecological Modelling*. 189. 315-332.

Gascuel D., Guénette S., Pauly D., 2008. The trophic-level based ecosystem modelling approach: theoretical overview and practical uses. *ASC-ICES CM*. 18.

Gascuel D., Morissette L., Palomares M.L.D., Christensen V., 2008. Trophic flow kinetics in marine ecosystems: toward a theoretical approach to ecosystem functioning. *Ecological Modelling*. 217 33-47.

Gascuel D., Tremblay-Boyer L., Pauly D., 2009. Ecotroph : a trophic-level based software for assessing the impacts of fishing on aquatic ecosystems. *Fisheries Centre Research Reports*. 17.

Gascuel D., Pauly D., (in press). Ecotroph: modelling marine ecosystem functioning and impact of fishing. *Ecological Modelling*.

Gribble N.A., 2003. GBR-prawn: modelling ecosystem impacts of changes in fisheries management of the commercial prawn (shrimp) trawl fishery in the far Northern Great Barrier Reef. *Fisheries Research*. 65. 493-506.

Guénette S., Morato T., 2001. The Azores archipelago in 1997. Guénette S., Christensen V., Pauly D. (Eds.), Fisheries impacts on the North Atlantic ecosystems : Models and Analyses, *Fisheries Centre Research Reports*, 9. pp. 241-270.

Guénette S., 2005. Models of southeast Alaska. Guénette S., Christensen V. (Eds.). Food web models and data for studying fisheries and environmental impacts on Eastern Pacific ecosystems, *Fisheries Centre research Reports*, 13. pp. 106-178.

Guénette S., Christensen V., Pauly D., 2008. Trophic modelling of the Peruvian upwelling ecosystem: towards reconciliation of multiple datasets. *Progress in Oceanography*. 79. 326-335.

Haputhantri S.S.K., Villanueva M.C.S. ,Moreau J., 2008. Trophic interactions in the coastal ecosystem of Sri Lanka: an Ecopath preliminary approach. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 76. 304-318.

Heymans J., 2003. Revised models for Newfoundland (2j3klno) for the time periods 1985-87 and 1995-97. Heymans J. (Ed.), Ecosystem models of Newfoundland and Southeastern Labrador (2j3klno): additional information and analyses for 'back to the future', *Fisheries Centre Research Reports*, 11.pp. 40-61.

Hong J., He-Qin C., Hai-Gen X., Arreguín-Sánchez F., Zetina-Rejón M.J., Monte Luna (Del) P. ,Le Quesne W.J.F., 2008. Trophic controls of jellyfish blooms and links with fisheries in the East China sea. *Ecological Modelling*. 212. 492-503.

Jennings S. ,Blanchard J.L., 2004. Fish abundance with no fishing: predictions based on macroecological theory. *Journal of Animal Ecology*. 73. 632-642.

Jennings S., Hal (van) R., Hiddink J.G. ,Maxwell T.A.D., 2008. Fishing effects on energy use by north sea fishes. *Journal of Sea Research*. 60. 74-88.

Kitchell J.F., Essington T.E., Boggs C.H., Schindler D.E. ,Walters C.J. ,2002. The role of sharks and longline fisheries in a pelagic ecosystem of the Central Pacific. *Ecosystems*. 5. 202-216.

Loreau M., Naeem S., Inchaust P., Bengtsson J., Grime J.P., Hector A., Hooper D.U., Huston M.A., Raffaell D., Schmid B., Tilman D. ,Wardle D.A., 2001. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*. 294.

Lê S., Josse J. ,Husson F., 2008. FactoMiner: an R package for Multivariate Analysis. *Journal of Statistical Software*. 25.

Manickchand-Heileman S., Mendoza-Hill J., Lum Kong A. ,Arocha F., 2004. A trophic model for exploring possible ecosystem impacts of fishing in the Gulf of Paria, between Venezuela and Trinidad. *Ecological Modelling*. 172.307-322.

Martell S., Beattie A., Walters C., Nayar T. ,Briese R., 2002. Simulating fisheries management strategies in the gulf of Georgia ecosystem using Ecopath with Ecosim. Pitcher T. ,Cochrane K. (Eds.),The use of ecosystem models to investigate multispecies management strategies for capture fisheries, *Fisheries Centre Research Reports*, 10.pp. 16-23.

Mohamed K.S., Zacharia P.U., Muthiah C., Abdurahiman K.P. ,Nayak T.H., 2005. A trophic model of the Arabian sea ecosystem of Karnataka and simulation of fishery yields for its multigear marine fisheries. CMFRI.

Morissette L., Despatie S., Savenkoff C., Hammill M., Bourdages H. ,Chabot D., 2003. Data gathering and input parameters to construct ecosystem models for the northern Gulf of St. Lawrence (mid-1980s).*Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences*.

Okey T. , Pauly D., 1999. A trophic mass balance model of Alaska's Prince William Sound ecosystem for the post-spill period 1994-1996. *Fisheries Centre Research Reports*. 7.pp. 137.

Okey T., Pugliese R., 2001 .A preliminary Ecopath model of the Atlantic continental shelf adjacent to the Southeastern United States. Gu  nette S., Christensen V. ,Pauly D. (Eds.), Fisheries impacts on North Atlantic ecosystems: models and analyses, *Fisheries Centre Research Reports*, 9.pp. 167-181.

Okey T., 2001. A 'straw-man' Acopath model of the middle Atlantic bight continental shelf, United States. Gu  nette S., Christensen V. ,Pauly D. (Eds.), Fisheries impacts on north Atlantic ecosystems : models and analyses, *Fisheries Centre Research Reports*, 9.pp. 151-166.

Okey T.A., Vargo G.A., Mackinson S., Vasconcellos M., Mahmoudi B. ,Meyer C.A., 2004a. Simulating community effects of sea floor shading by plankton blooms over the West Florida shelf. *Ecological Modelling*. 172. 339-359.

Okey T.A., Banks S., Born A.F., Bustamante R.H., Calvopi  a M., Edgar G.J., Espinoza E., Fari  a J.M., Garske L.E., Reck G.K., Salazar S., Sheperd S., Toral-Granda V. ,Wallem P., 2004.A trophic model of a Gal  pagos subtidal rocky reef for evaluating fisheries and conservation strategies. *Ecological Modelling*. 172. 383-401.

Pauly D., 1996. One hundred million tonnes of fish, and fisheries research. *Fisheries Research*. 25. 25-38.

Pauly D., Christensen V., Dalsgaard J., Froese R. ,Torres Jr F.C., 1998. Fishing down marine food web. *Science*. 279. 860-863.

Pauly D., Christensen V., Gu  nette S., Pitcher T.J., Sumaila U.R. ,Walters C.J., 2002.Towards sustainability in world fisheries. *Nature*. 418.

Pauly D. ,Watson R., 2005. Background and interpretation of the 'marine trophic index' as a measure of biodiversity. *Philosophical Transactions of The Royal Society B*. 360. 415-423.

Pedersen S.A. ,Zeller D., 2001. A mass balanced model for the West Greenland marine ecosystem. Gu  nette S., Christensen V. ,Pauly D. (Eds.), Fisheries impacts on north Atlantic ecosystems: models and analyses, *Fisheries Centre Research Reports*, 9.pp. 111-127.

Pinnegar J.K. ,Polunin N.V.C., 2004. Predicting indirect effects of fishing in Mediterranean rocky littoral communities using a dynamic simulation model. *Ecological Modelling*. 172. 249-267.

Rosas-Luis R., Salinas-Zavala C.A., Koch V., Del Monte Luna P. ,Morales-Z  rate M.V., 2008 .Importance of jumbo squid *Dosidicus gigas* (Orbigny,1835) in the pelagic ecosystem of the Central gulf of California. *Ecological Modelling*. 218. 149-161.

Ruzicka J.J., Brodeur R.D. ,Wainwright T.C., 2007. Seasonal food web models for the Oregon inner-shelf ecosystem: investigating the role of large jellyfish. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports*. 48 .

S  nchez F. ,Olaso I., 2004. Effects of fisheries on the Cantabrian sea shelf ecosystem. *Ecological Modelling*. 172. 151-174.

Savenkoff C., Bourdages H., Castonguay M., Morissette L., Chabot D., Hammill M.O., 2004. Input data and parameter estimates for ecosystem models of the southern gulf of St. Lawrence (mid-1980s and mid 1990s). *Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences*. 2529.

Stergiou K.I., Karpouzi V.S., 2002. Feeding habits and trophic levels of Mediterranean fish. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. 11. 217-254.

Tam J., Taylor M.H., Blaskovic V., Espinoza P., Ballón R.M., Díaz E., Wosnitza-Mendo C., Argüelles J., Purca S., Ayón P., Quipuzcoa L., Gutiérrez D., Goya E., Ochoa N., Wolff M., 2008. Trophic modeling of the northern Humboldt current ecosystem, part i : comparing trophic linkages under La Niña and El Niño conditions. *Progress in Oceanography*. 79. 352-365.

Thébault E., Loreau M., 2006. The relationship between biodiversity and ecosystem functioning in food webs. *Ecol. Res*. 21. 17-25.

Thébault E., Huber V., Loreau M., 2007. Cascading extinctions and ecosystem functioning: contrasting effects of diversity depending on food web structure. *Oikos*. 116. 163-173.

Tsehaye I., Nagelkerke L.A.J., 2008. Exploring optimal fishing scenarios for the multispecies artisanal fisheries of Eritrea using a trophic model. *Ecological Modelling*. 212. 319-333.

Vega-Cendejas M., 2003. Trophic dynamics of a mangrove ecosystem in Celestun lagoon, Yucatan peninsula, Mexico. Zeller D., Booth S., Mohammed E., Pauly D. (Eds.), From Mexico to Brazil : central Atlantic fisheries catch trends and ecosystem models, *Fisheries Centre Research Reports*, 11.pp. 237-245.

Villanueva M.C., Lalèye P., Albaret J., Laë R., Títo Morais L., Moreau J., 2006. Comparative analysis of trophic structure and interactions of two tropical lagoons. *Ecological Modelling*. 197. 461-477.

Zeller D., Reinert J., 2004. Modelling spatial closures and fishing effort restrictions in the Faroe Islands marine ecosystem. *Ecological Modelling*. 172. 403-420.

Walters C.J., Christensen V., Pauly D., 1997. Structuring dynamic models of exploited ecosystems from trophic mass-balance assessments. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. 7. 139-172.

Walters C.J., Martell S.J.D., Mahmoudi B., 2006. An Ecosim model for exploring ecosystem management options for the gulf of Mexico: implications of including multistanza life history models for policy predictions. In Presentation for Mote Symposium #6, Florida State University, November 2006. p.23.

Worm B., Barbier E.B., Beaumont N., Duffy J.E., Folke C., Halpern B.S., Jackson J.B.C., Lotze H., Micheli F., Palumbi S.R., Sala E., Selkoe K.A., Stachowicz J.J., Watson R., 2006. Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services. *Science*. 314.

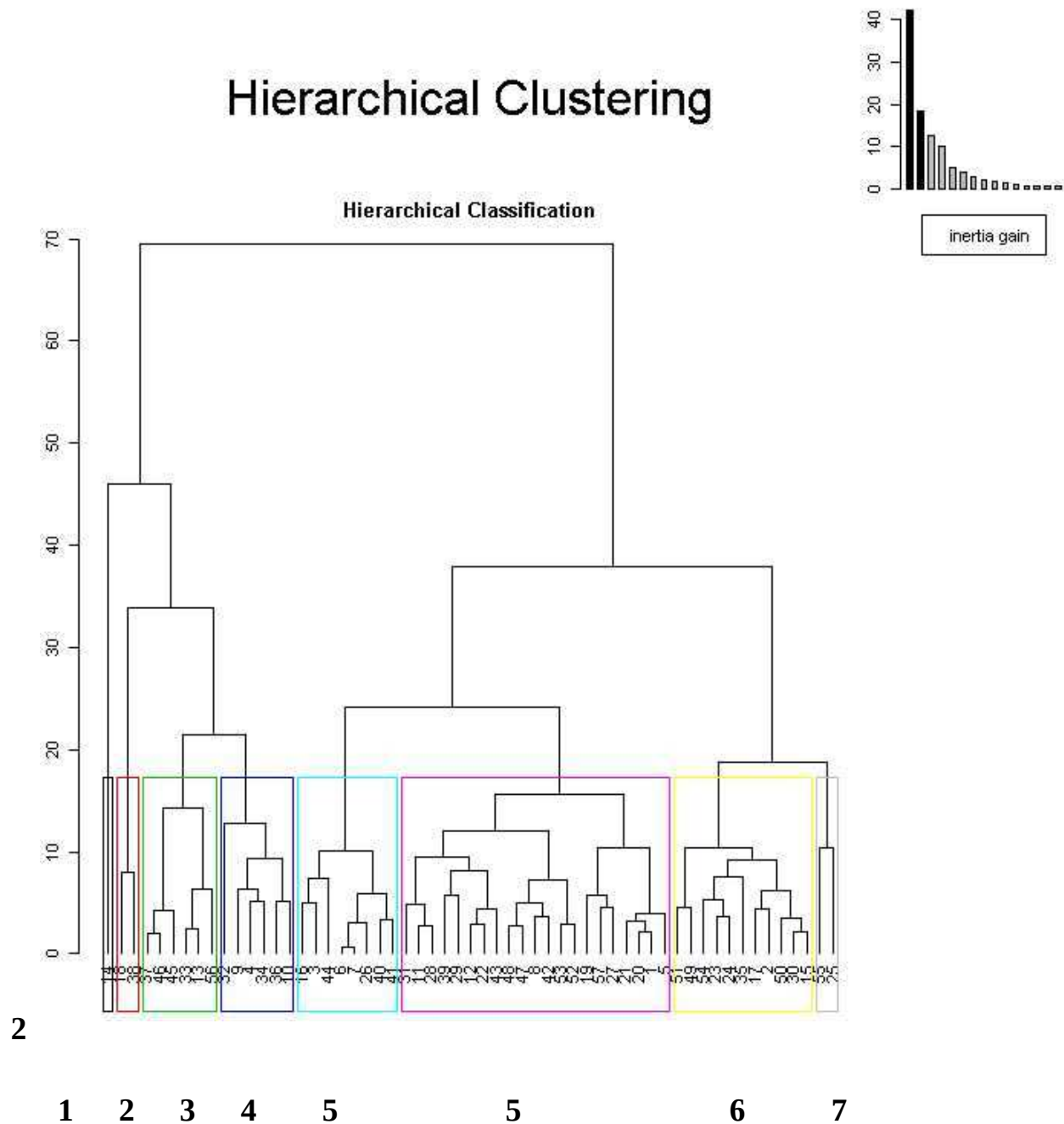
Annexe 1

Modèles Ecoptah utilisés

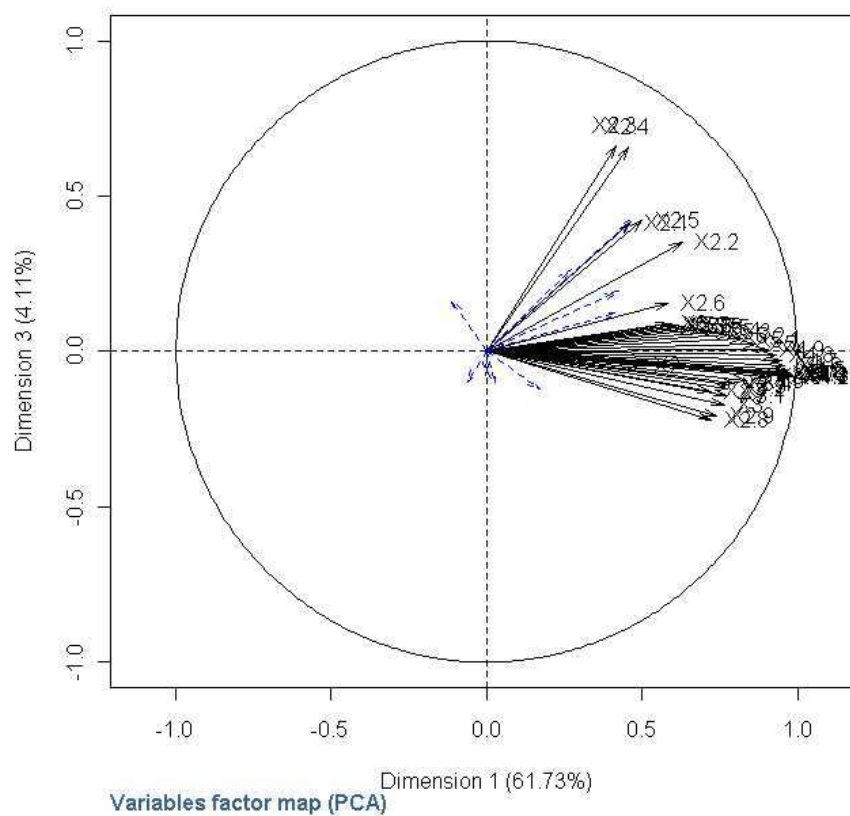
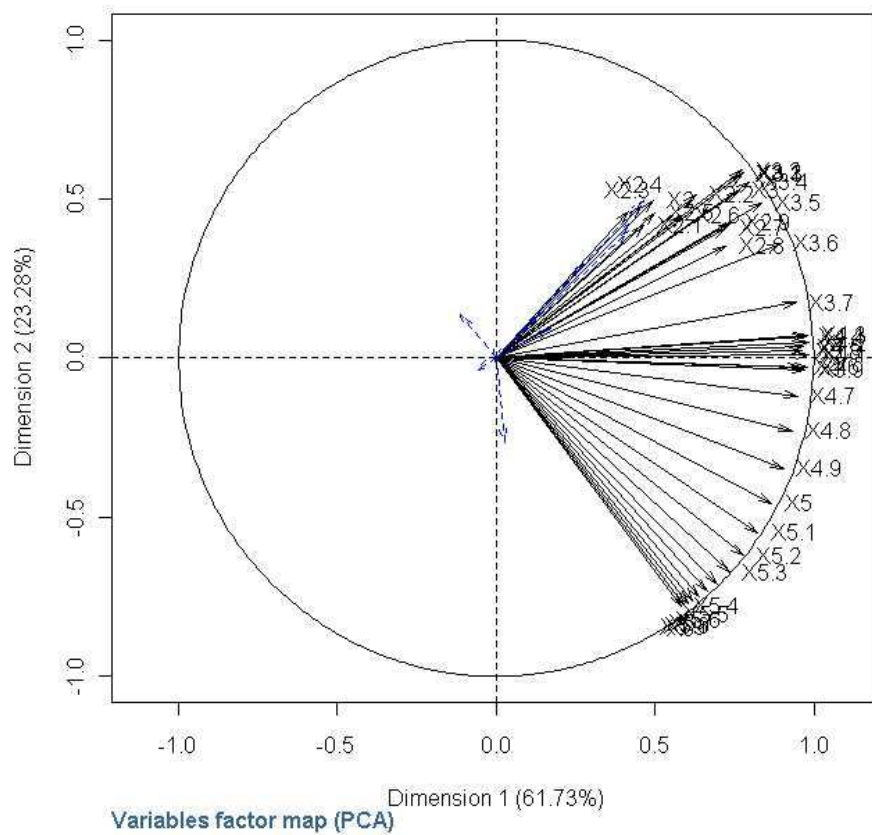
Num	Modèle	Référence	T°C	Btot avec			Nb.gpes,	type
				detritus	sans			
1	Estern Pacific, Aleutians	Guénette (2005)	5,4	151,7025008	150,703		38	Shelf sea
2	Alaska, PWS	Okey and Pauly (1999)	8	589,547	453,547		48	closed bay
3	Gulf of Mexico, 2006	Walters et al, (2006)	25,8	466,7053755	366,705		63	Shelf sea
4	Central North Pacific	Cox et al, (2002)	11,5	85,47004	85,47		31	pelagic
5	Faroe Islands	Zeller and Reinert (2004)	8,3	130,569	130,569		19	Shelf sea
6	Bay of Biscay (1970s)	Ainsworth et al, (2001)	13,9	314,568373	264,568		37	Shelf sea
7	Bay of Biscay (1998)	Ainsworth et al, (2001)	13,9	304,278009	254,278		37	Shelf sea
8	Western English Channel	Araújo et al, (2008)	13,9	197,7808	197,781		50	Shelf sea
9	Bay of Mont Saint Michel	Arbach Leloup et al, (2008)	13,9	180,054	180,054		18	coastal
10	Iceland 1950	Burchary (2001)	4	4018,027	3818,03		24	Shelf sea
11	Canada - Eastern Scotian Shelf 1980s	Bundy (2004)	9,8	431,891	244,891		39	Shelf sea
12	Canada - Eastern Scotian Shelf 1990s	Bundy (2004)	9,8	469,116	282,116		39	Shelf sea
13	Philippines - San Miguel Bay	Bundy (2001)	28,5	51,134	31,334		16	coastal
14	Celestun lagoon	Vega-Cendejas (2003)	25,7	3,649	1,249		19	coastal
15	Strait of Georgia 1950	Martel et al, (2002)	10,7	831,079	830,079		27	strait
16	Indonesia, Bali Strait	Buchary et al, (2002)	28,2	339,6667	329,167		14	strait
17	South Brazil, Bight coastal ecosystem	Gasalla and Rossi-Wongtschowski (2004)	23,2	155,677	145,677		25	Shelf sea
18	Australia, far northern Great Barrier Reef	Gribble (2003)	27,9	307,137	263,301		25	lagoon
19	Azores	Guénette and Morato (2001)	19	36,5114	35,5114		44	Shelf sea
20	Canada - Newfoundland 1980s	Heymans (2003)	5,6	699,7655	310,766		50	Shelf sea
21	Canada - Newfoundland 1990s	Heymans (2003)	5,6	467,41	286,41		50	Shelf sea
22	Canada - Northern Gulf St.Lawrence 1980s	Morissette et al, (2003)	6	436,227	303,619		32	Shelf sea
23	USA - Mid-Atlantic bight	Okey (2001)	15,4	527,128	371,428		55	Shelf sea
24	West Florida Shelf	Okey et al, (2004a)	25,3	1236,265	721,265		59	Shelf sea
25	Galapagos - Florena rocky reef	Okey et al, (2004b)	23,1	3120,42	2620,42		43	rocky reef
26	USA - Atlantic continental shelf - South Atlantic States	Okey and Pugliese (2001)	25	987,738	469,738		42	Shelf sea
27	Greenland - west coast	Pedersen and Zeller (2001)	3,5	161,987	161,987		22	Shelf sea
28	Canada - Southern Gulf St.Lawrence 1980s	Savenkoff et al, (2004)	6,4	373,079	280,071		30	Shelf sea
29	Canada - Southern Gulf St.Lawrence 1990s	Savenkoff et al, (2004)	6,4	385,019	292,011		30	Shelf sea
30	Morocco - marine coast	Stanford et al, (2004)	19,4	472,629	472,629		38	Shelf sea
31	Australia, Southern Tasmania	Bulman (2001)	14,1	59,44	59,44		19	Shelf sea
32	Central Pacific, Pelagic Ecosystem	Kitchell et al, (2002)	15,4	7,84588	7,84488		22	pelagic
33	Caribbean Coast of Columbian, Gulf of Salamanca	Duarte and Garcia (2004)	26,4	42,902	42,902		18	upwelling
34	Venezuela-Trinidad, Gulf of Paria	Manickchand-Heileman et al, (2004)	27,6	147,16	40,83		23	Shelf sea
35	Spain, the Cantabrian Sea Shelf ecosystem	Sánchez and Olaso (2004)	15,2	227,152	177,152		28	Shelf sea
36	Northwestern Mediterranean, South Catalan Sea	Coll et al, (2008)	17	117,6	117,29		40	Shelf sea
37	Ivory Coast, Ebrié Lagoon	Villanueva et al, (2006)	28	82,589	63,389		42	lagoon
38	Benin, Lake Nokoué	Villanueva et al, (2006)	29	530,34	497,14		31	lagoon
39	South Atlantic Bight	Butler (2007)	21,2	1607,794	1089,79		18	Shelf sea
40	USA, Oregon inner shelf ecosystem spring	Ruzicka et al, (2007)	11,4	165,1	137,884		54	Shelf sea
41	USA, Oregon inner shelf ecosystem summer	Ruzicka et al, (2007)	11,4	281,609	254,393		54	Shelf sea
42	Southern Gulf of Mexico	Arreguin-Sanchez et al, (2008)	26,2	116,761	112,761		25	Shelf sea
43	Antarctic Peninsula (sub-area CCAMLR 48,1)	Cornejo-Donoso and Antezana (2008)	1,1	559,68	557,68		28	Shelf sea
44	Peruvian upwelling ecosystem	Guénette et al, (2008)	25,2	1280,9544	380,954		28	upwelling
45	Sri Lanka, coastal ecosystem	Haputhantri et al, (2008)	28	45,859	35,859		39	coastal
46	China, East China Sea	Hong et al, (2008)	16,8	202,227	50,235		45	Shelf sea
47	USA-Gulf of California pelagic ecosystem1980	Rosas-Luis et al, (2008)	25	40,23	37,23		18	pelagic
48	USA-Gulf of California pelagic ecosystem 2002	Rosas-Luis et al, (2008)	25	42,48	39,48		18	pelagic
49	Northern Humboldt current La nina	Tam et al, (2008)	25,2	302,292	302,292		33	upwelling
50	Northern Humboldt current El nino	Tam et al, (2008)	25,2	221,647	221,647		33	upwelling
51	Eritrea	Tsehaye and Nagelkerke (2008)	28	2321,16	1521,16		18	coral reef
52	Guinea 1985	Gascuel et al, (unpublished data)	26,6	518,8571098	228,857		35	Shelf sea
53	Guinea 2003	Gascuel et al, (unpublished data)	26,6	501,4892173	211,489		35	Shelf sea
54	Barent Sea	Blanchard et al, (2002)	2,7	224,803	118,803		41	Shelf sea
55	Bay of Calvi Corsica	Pinnegar and Polunin (2004)	19,5	1512,4851	1281,64		27	rocky reef
56	Gulf of Thailand	Christensen and Wlaters (2004)	27,6	97,633	87,633		40	Shelf sea
57	Arabian sea kamataka	Mohamed et al, (2005)	28	145,804	136,504		24	Shelf sea

Annexe 2 Résultats de l'analyse factorielle-CAH

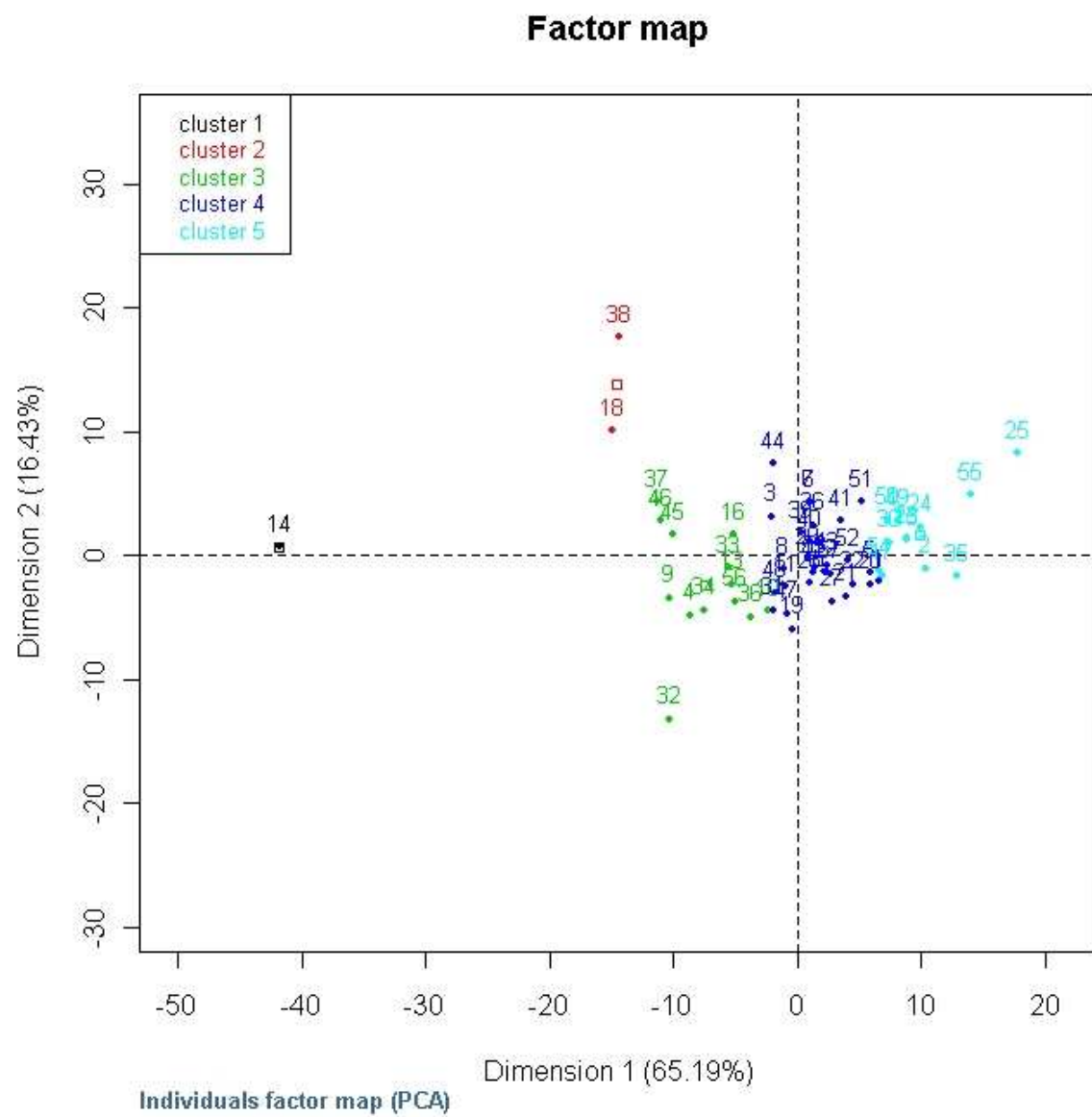
2.1. Classification (ici avec 8 classes automatiques réduites à 7 dans l'étude, les classes 5 et 6 n'en formant qu'une pour des raisons écologiques).



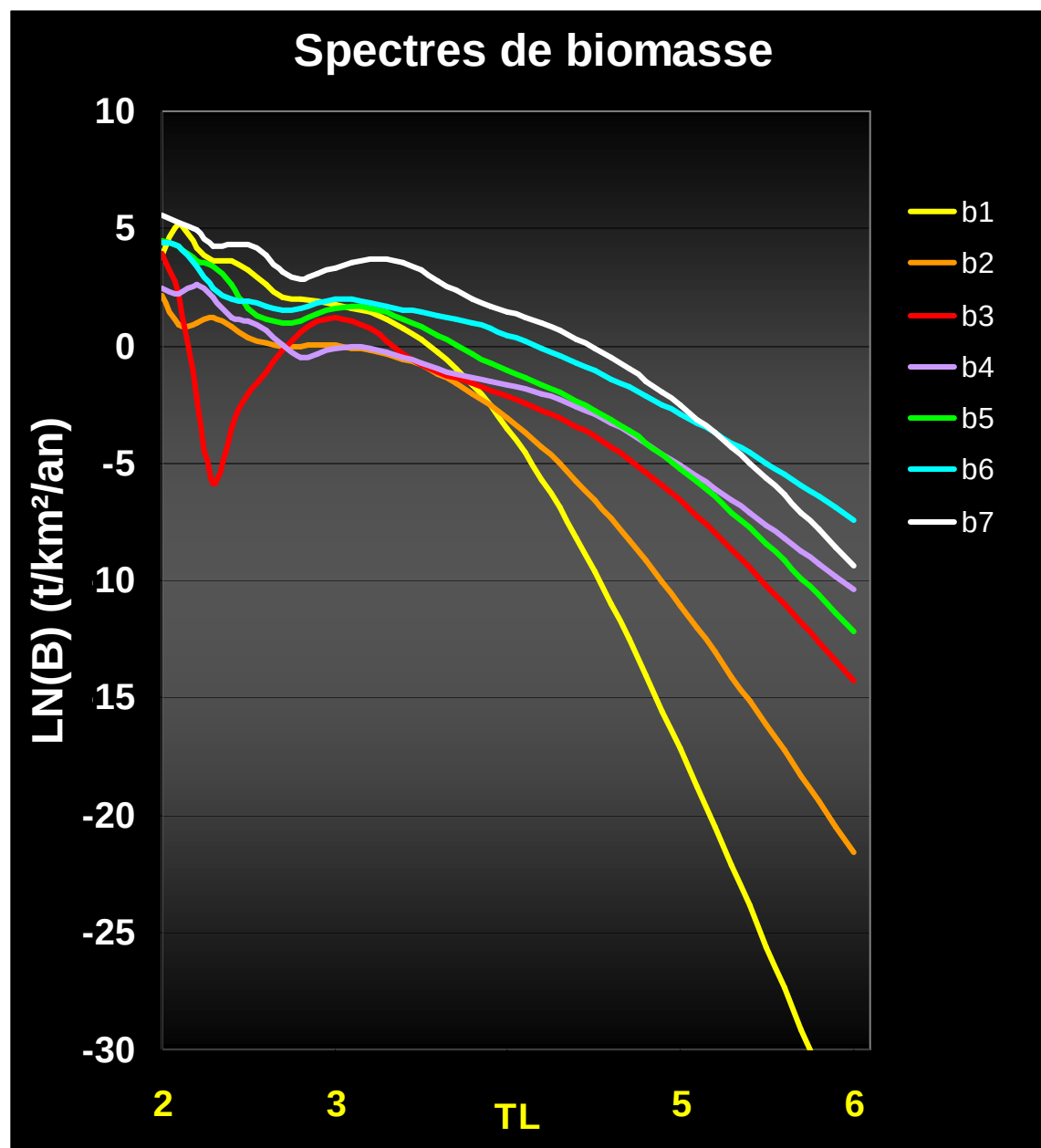
2.2. Cercles de corrélation d'une ACP (plan 1-2 et 1-3) réalisée sur les spectres de biomasse seuls (à titre d'illustration)



2.3. Position des individus

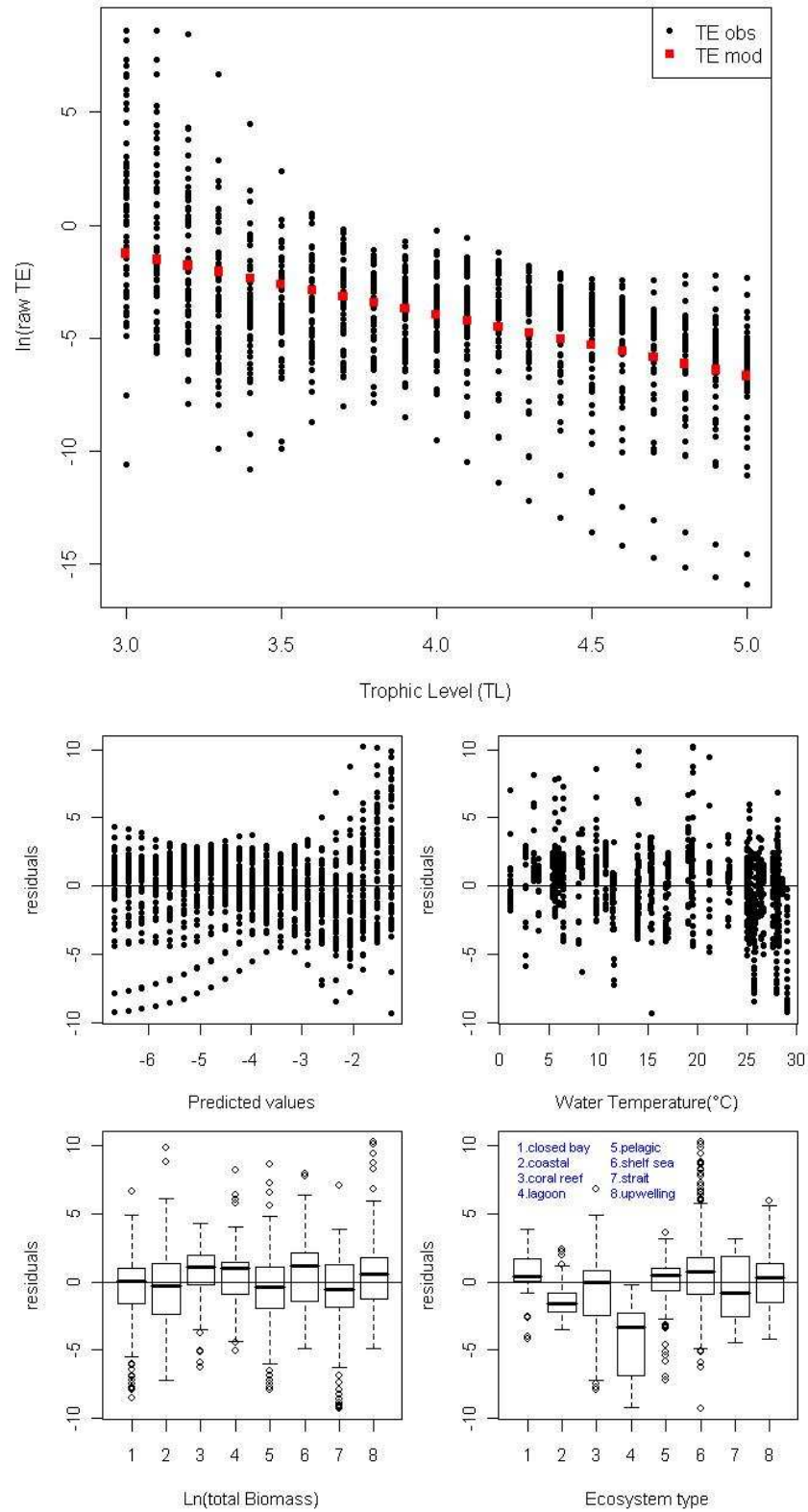


2.4. Spectres de biomasses par classes obtenues via l'étude conjointe AFM-CAH des spectres de biomasse de production et consommation des 39 écosystèmes comportant des données de captures.

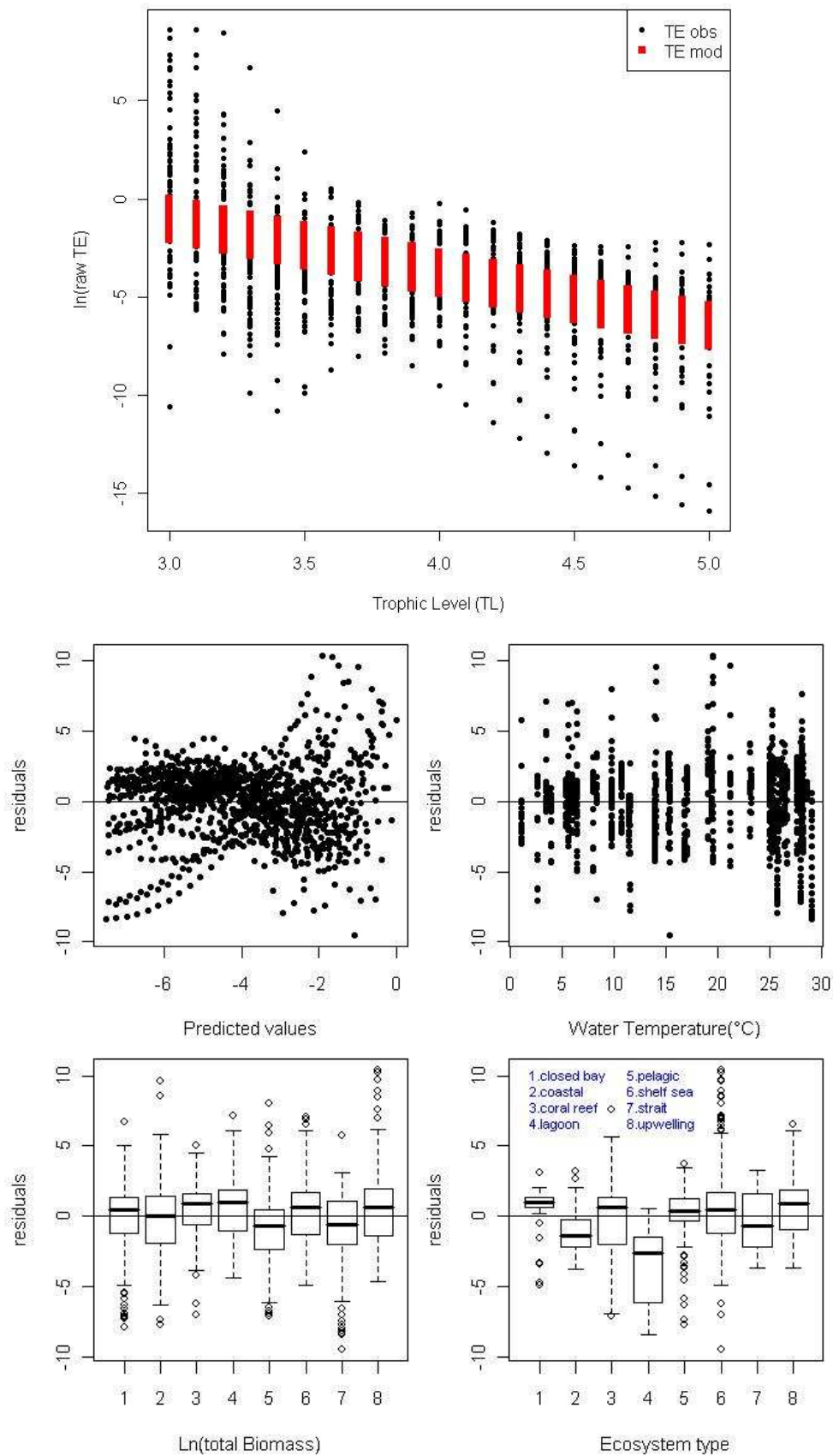


Annexe 3 Modèles linéaires

3.1. Ajustement et étude des résidus du modèle linéaire $\ln(\text{ET brute})$ sans température



3.2. Ajustement et étude des résidus du modèle linéaire $\ln(\text{ET brute})$ avec température



	Pôle Halieutique : Spécialité Halieutique dominante Ressources et Ecosystèmes Aquatiques Enseignant responsable : Olivier Le Pape	Cadre réservé à la bibliothèque centrale
Auteur(s) : Melen Leclerc	Organisme d'accueil :	
Nb pages : 37 Annexe(s) : 7	Laboratoire d'Ecologie Halieutique	
Année de soutenance : 2009	Adresse : Agrocampus Ouest 65 rue de Saint Briec 35000 Rennes	
Maître de stage : Didier Gascuel		
Titre : Méta-analyse du fonctionnement trophique des écosystèmes marins et de l'impact de la pêche à l'échelle mondiale		
Résumé : Complémentaire au modèle EwE (Ecopath with Ecosim, aujourd'hui considéré comme l'un des principaux standards de modélisation écosystémique), le modèle EcoTroph permet notamment une représentation extrêmement synthétique de la structure trophique des écosystèmes, sous forme de spectres trophiques de biomasse, de production, de captures (...). L'approche EcoTroph est ainsi utilisée comme outil de synthèse, pour conduire une analyse de certains paramètres du fonctionnement trophique des écosystèmes marins et de l'impact de la pêche à l'échelle mondiale. Le présent travail comporte trois parties. Une première dans laquelle on essaye de réaliser une typologie du fonctionnement trophique des écosystèmes via leurs spectres trophiques. Quelques résultats apparaissent prometteurs notamment pour certains types d'écosystèmes particuliers. Une seconde où l'on étudie l'impact de la pêche sur le fonctionnement trophique des écosystèmes à l'aide de simulation EcoTroph. Une troisième et dernière où l'on étudie l'efficacité de transfert obtenue via EcoTroph qui met en exergue des résultats peu en accords avec la littérature.		
Abstract: Completing the EwE model (Ecopath with Ecosim, nowadays considered as a standard in ecosystem modelling), the EcoTroph model allows a very synthetic view of an ecosystem trophic structure across trophic levels: the Biomass (or Production or Catch) Spectrum. In this study we use the EcoTroph approach and the trophic spectra representation to analyse some parameters of marine ecosystems trophic functioning and the impact of fishing at a global scale. This work contains three parts. A first where we try to make a typology of ecosystem trophic functioning using trophic spectra. Some promising results appear, notably for a few particular ecosystem types. A second where the impact of fishing on ecosystem functioning is analysed using EcoTroph simulations. A third and last studying the transfer efficiency obtained from the EcoTroph model which points out some interesting but contradictory results with the bibliography.		
Mots-clés : Trophique Ecosystème EcoTroph Pêche Key-words : Trophic Ecosystem EcoTroph Fishing	Diffusion :  Non limitée Limitée (préciser au verso)	

Je soussigné **Melen Leclerc** propriétaire des droits de reproduction du résumé du présent document, autorise toutes les sources bibliographiques à signaler et publier ce résumé.

Date : 24/09/09

Signature :