

AGROCAMPUS
OUEST

CFR Angers

CFR Rennes



Année universitaire : 2014 - 2015

Spécialité : Ingénierie Environnementale

Spécialisation (et option éventuelle) :

Sciences Halieutiques et Aquacoles,
Ressources et Ecosystèmes Aquatiques

Mémoire de Fin d'Études

d'Ingénieur de l'Institut Supérieur des Sciences agronomiques, agroalimentaires, horticoles et du paysage

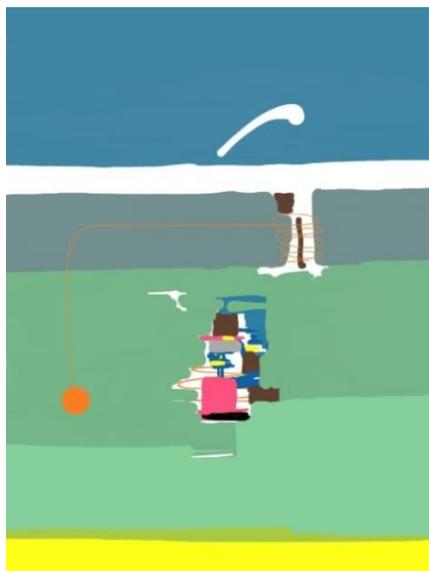
de Master de l'Institut Supérieur des Sciences agronomiques, agroalimentaires, horticoles et du paysage

d'un autre établissement (étudiant arrivé en M2)

La modélisation trophique au service de la gestion écosystémique des pêches

Le cas du golfe de Gascogne et de la mer Celtique

Par : Fabien MOULLEC



Soutenu à Rennes, le 10 septembre 2015

Devant le jury composé de :

Président : Olivier Le Pape, Agrocampus Ouest Rennes

Maître de stage : Didier Gascuel, Agrocampus Ouest Rennes

Enseignant référent : Olivier Le Pape, Agrocampus Ouest Rennes

Autre membre du jury :

Aurélie Chaalali, IFREMER NANTES

Les analyses et les conclusions de ce travail d'étudiant n'engagent que la responsabilité de son auteur et non celle d'AGROCAMPUS OUEST

L'image de couverture est extraite de <http://www.octavepixel.com/post/33707969906/148#.VcJGHPkwC>

Fiche de confidentialité et de diffusion du mémoire

Confidentialité :

Non Oui si oui : 1 an 5 ans 10 ans

Pendant toute la durée de confidentialité, aucune diffusion du mémoire n'est possible⁽¹⁾.

A la fin de la période de confidentialité, sa diffusion est soumise aux règles ci-dessous (droits d'auteur et autorisation de diffusion par l'enseignant).

Date et signature du maître de stage⁽²⁾ :

Droits d'auteur :

L'auteur⁽³⁾ autorise la diffusion de son travail

Oui Non

Si oui, il autorise

la diffusion papier du mémoire uniquement(4)

la diffusion papier du mémoire et la diffusion électronique du résumé

la diffusion papier et électronique du mémoire (joindre dans ce cas la fiche de conformité du mémoire numérique et le contrat de diffusion)

Date et signature de l'auteur : 27 août 2015

Autorisation de diffusion par le responsable de spécialisation ou son représentant :

L'enseignant juge le mémoire de qualité suffisante pour être diffusé

Oui Non

Si non, seul le titre du mémoire apparaîtra dans les bases de données.

Si oui, il autorise

la diffusion papier du mémoire uniquement(4)

la diffusion papier du mémoire et la diffusion électronique du résumé

la diffusion papier et électronique du mémoire

Date et signature de l'enseignant :

(1) L'administration, les enseignants et les différents services de documentation d'AGROCAMPUS OUEST s'engagent à respecter cette confidentialité.

(2) Signature et cachet de l'organisme

(3).Auteur = étudiant qui réalise son mémoire de fin d'études

(4) La référence bibliographique (= Nom de l'auteur, titre du mémoire, année de soutenance, diplôme, spécialité et spécialisation/Option)) sera signalée dans les bases de données documentaires sans le résumé

“ La clef de toutes les sciences est sans contredit le point d'interrogation, nous devons la plupart des grandes découvertes au comment ? Et la sagesse dans la vie consiste peut-être à se demander, à tout propos, pourquoi ? ”

Honoré de Balzac, 1874

Remerciements

Le stage de fin d'étude a été réalisé au sein du laboratoire d'écologie halieutique de l'UMR INRA / Agrocampus Ouest. Il concrétise deux années de Master passées à Agrocampus Ouest, centre de Rennes.

L'écriture des remerciements, instant libre dans la rédaction d'un mémoire, peut être un exercice difficile lorsque de nombreuses choses doivent être dites et précisées. Néanmoins, l'étape est indispensable pour dérouler son propre bilan et se construire un avis fondateur sur les choix de carrière que l'on envisage, le type de chercheur que l'on veut devenir.

En ce qui concerne mon devenir, l'influence du pôle halieutique et de l'équipe qui le constitue y jouera un rôle important. C'est pourquoi, en tout premier lieu, je tiens à remercier Didier Gascuel, mon encadrant durant ce stage. Je le remercie pour sa disponibilité, sa bonne humeur, sa rigueur, sa patience et par-dessus tout pour sa confiance durant ce travail et dans le projet de thèse que nous avons envisagée. Durant ces 6 mois, venir travailler a été un plaisir et les éclats de rire de Didier, très souvent communicatifs, y sont pour beaucoup. En espérant pouvoir re-travailler avec toi un jour, un grand merci !

Par ces quelques lignes, je tiens également à remercier Marianne Robert d'IFREMER Nantes et François Le Loc'h du LEMAR pour leurs aides respectives et leurs conseils avisés durant le développement des modèles.

Le pôle halieutique, plus précisément le premier étage du bâtiment 4 d'Agrocampus Ouest, regroupe des personnes aux qualités humaines remarquables, qualités qui rendent les jours de travail et les pots du vendredi soir tellement agréables à vivre. Je pourrai écrire une ligne sur chacun d'entre vous mais je me contenterai de vous adresser le plus grand des MERCI. Alors merci à vous Etienne, Elodie, Marie, Jérôme, Sophie, Catherine, Hervé et Olivier de m'avoir intégré dans votre fine équipe.

Allez que cela ne tienne, on ne termine pas des remerciements sans dire merci aux copains ! Vous ne m'en voudrez pas si je dis « Ami(e)s » ! Alors là, il y en aurait des choses à dire tant nous avons vécu des bons moments avant, pendant et après les horaires légaux. Merci à toi Maxime d'être ce que tu es, tout simplement... (Petite phrase mais qui en dit beaucoup, à mes yeux en tout cas !). Et puis merci à toi Emilie (notre pote), merci à toi Charline (notre sudiste rigolote), merci à toi Martin (notre chauve préféré), merci à toi Axel (notre zaza)... C'est avec le plus grand des regrets que je vous laisse... jusqu'au prochain AFH ! Allez, on pourrait presque citer Patrick à cet instant « on s'était dit rendez-vous dans 10 ans », chiche ?

Merci à vous tous.

Table des matières

1. Introduction	1
2. Matériels et méthodes	3
2.1. Définition des zones d'étude	3
2.2. Principes des modèles Ecopath with Ecosim et EcoTroph	4
2.3. Construction des modèles.....	6
2.4. Paramétrage et ajustement des modèles EwE.....	7
2.5. Analyse du fonctionnement trophique	10
2.6. Evolution des écosystèmes et analyse des impacts de la pêche.....	11
2.7. Elaboration et analyse de scénarii de gestion	12
3. Résultats	14
3.1. Fonctionnement des écosystèmes : de la caractérisation à la comparaison.....	14
3.2. Evolution des écosystèmes et impacts de la pêche : Quels changements ?	19
3.3. Du passé vers le futur : Etablissement de scénarii de gestion.....	26
4. Discussion - Conclusion	30
4.1. Limites et perspectives d'améliorations des modèles	30
4.2. Fonctionnement trophique et état des écosystèmes	32
4.3. Minimiser l'impact de la pêche à l'échelle écosystémique	33
5. Bibliographie	35
6. Annexes	40

Liste des figures

Figure 1 Carte des zones d'étude : la mer Celtique (Vlle-j) et le golfe de Gascogne (Villab).	3
Figure 2 Evolution des captures (hors producteurs primaires) dans le golfe de Gascogne et en mer Celtique. La ligne pointillée correspond aux captures, chinchard exclus. L'effondrement des captures en 2008 provient majoritairement de la fermeture de la pêcherie d'anchois entre 2007 et 2009.	4
Figure 3 Schéma du réseau trophique du golfe de Gascogne en 2013. La taille de chaque boîte est proportionnelle au log de la biomasse du groupe fonctionnel. Tous les groupes sont représentés en fonction de leurs niveaux trophiques sur l'axe des ordonnées et connectés aux autres via les lignes colorées représentant l'importance des relations proies-prédateurs en termes de flux.	15
Figure 4 Biomasses, flux et efficacités de transfert agrégés par niveaux trophiques selon Lindeman. Le graphique ci-dessus correspond à l'écosystème de mer Celtique en 2013. Les flux sont exprimés en tonne km ⁻² an ⁻¹ . P correspond aux producteurs primaires (TL=1) et D représente les détritiques.	15
Figure 5 Analyse des Impacts Trophiques Mixtes (MTI) du réseau trophique du golfe de Gascogne. La taille des barres est proportionnelle à l'impact trophique des groupes fonctionnels. En noir, les impacts négatifs et en blanc les impacts positifs.	16
Figure 6 Indices de keystoneeness <i>KS</i> (Valls <i>et al.</i> , 2015) en fonction du niveau trophique, pour les 15 groupes fonctionnels les plus importants dans le golfe de Gascogne (haut) et en mer Celtique (bas). La taille des cercles est proportionnelle à la biomasse du groupe.	17
Figure 7 Spectres trophiques des biomasses (log), biomasses accessibles (log), mortalités par pêche (<i>F</i>), pertes par pêche accessible (ϕ^*) et captures pour le golfe de Gascogne (ligne continue) et la mer Celtique (ligne pointillée), en 2013.	18
Figure 8 Evolution des spectres de biomasse et de captures du golfe de Gascogne, entre 1980 et 2013 (haut). Ratio des mortalités par pêche <i>F</i> et des pertes par pêche accessibles ϕ^* (bas).	20
Figure 9 Spectre trophique de biomasse (échelle log) selon une simulation d'augmentation ou de diminution de l'effort de pêche de 2013. Biomasse relative (B / B_{ref}) de différentes classes trophiques en fonction d'un multiplicateur d'effort (<i>mE</i>) (l'effort de pêche 2013 correspond à un <i>mE</i> = 1). Biomasse accessible relative (B^* / B_{ref}^*) et captures relatives par classe trophique, exprimé en fonction d'un multiplicateur d'effort (<i>mE</i> = 0 correspond à une situation sans exploitation).	21
Figure 10 Evolution du niveau trophique moyen des captures (MTL_C), de la biomasse totale (MTL_B) et accessible (MTL_{B^*}).	21
Figure 11 Indicateurs d'état des ressources par classe trophique pour l'écosystème du golfe de Gascogne en 1980 (a) et 2013 (b). <i>mE_0.1</i> correspond à un multiplicateur d'effort pour atteindre la pleine exploitation et <i>mE_MS</i> un multiplicateur pour atteindre la surexploitation.	22
Figure 12 Evolution du niveau trophique moyen des captures entre 1980 et 2013. La ligne en trait-d'union représente les captures de merlu et la ligne en pointillée correspond aux captures de chinchard.	23
Figure 13 Impact trophique Mixte (MTI) de chaque flottille sur les principaux groupes du modèle Ecopath 2013 du golfe de Gascogne.	24
Figure 14 Biomasses et captures observées (points) et prédites (ligne continue) pour les groupes merlu adulte, chinchard et maquereau à partir du modèle Ecosim. La ligne continue grise (maquereau) représente la prédiction de biomasse sans forçage par le recrutement.	25
Figure 15 Ratios des biomasses 2030 _{simulé} / 2013 des différents scénarii mis en œuvre et spectres des captures associées.	27
Figure 16 Ratios des biomasses et des captures (2030 _{statu quo} / 2030 _{scénario}) pour les différents scénarii testés.	28
Figure 17 ACP réalisée à partir des simulations. Graphique des variables (indicateurs écosystémiques) et des individus (flottilles).	29

Liste des tableaux

Tableau 1 Origine des données utilisées pour la construction des modèles EwE en mer Celtique (MC) et dans le golfe de Gascogne (GG).	6
Tableau 2 Récapitulatif des critères AIC (Akaike Information Criterion) obtenus en combinant les différents forçages.	10
Tableau 3 Synthèse des statistiques calculées en routine par le modèle Ecopath pour les modèles 1980 et 2013 du golfe de Gascogne.	23
Tableau 4 Synthèse des indicateurs écosystémiques calculés à partir des simulations effectuées en 2030. La biomasse et les captures sont calculées pour les principales espèces exploitées (hors producteurs primaires et invertébrés benthiques par exemple).....	28

1. Introduction

Les écosystèmes marins produisent un grand nombre de biens et services à l'origine du bien être humain (Costanza & Folke, 1997). En particulier, la production de ressources vivantes revêt un enjeu capital, tant d'un point de vue économique et social qu'environnemental. Néanmoins, le constat actuel est alarmant et les préoccupations sociétales grandissantes. En effet, les captures mondiales stagnent, voire déclinent, depuis le début des années 1990 (Pauly *et al.*, 2005; Watson & Pauly, 2001) et le statut des stocks exploités est loin d'être satisfaisant dans une perspective d'exploitation durable et rentable. Selon la FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations, 2014), 61.3 % des stocks se situent dans un état de pleine exploitation et les stocks sous-exploités ne représentent guère plus que 9.9 %. Ainsi, près de 29 % des stocks affichent une biomasse inférieure à celle que produit le rendement maximum durable et apparaissent donc dans un état de surexploitation plus ou moins sévère. En outre, la pêche diminue non seulement l'abondance des populations mais induit des changements dans leur structure démographique et dans la composition spécifique des communautés (Jackson *et al.*, 2001; Olsen *et al.*, 2004; Worm *et al.*, 2006). Dans l'océan mondial, Tremblay-Boyer *et al.* (2011) mettent en évidence une nette diminution de l'abondance des prédateurs et soulignent l'accélération du phénomène au cours des 40 dernières années. De plus, en dépit du fait que les activités de pêche ciblent certains groupes de taille et d'âge, dans un contexte écosystémique où les interactions inter et intra spécifiques structurent les communautés, les impacts se répercutent non seulement sur les espèces ciblées mais également sur leurs compétiteurs, proies et prédateurs, via les relations trophiques : c'est donc l'intégralité du réseau trophique qui est potentiellement affectée. Par ailleurs, à l'échelle mondiale, nous assistons aussi à la réduction du niveau trophique moyen des captures mis en lumière par la théorie " *fishing down marine food webs*" (Pauly *et al.*, 1998). Les activités de pêche modifient également la structure des habitats et dans un contexte de changement global (pollution, invasion biologique, changement climatique, etc) c'est l'intégrité des écosystèmes marins exploités et le potentiel de reconstitution des stocks qui sont remis en cause (Halpern *et al.*, 2008; Kaiser *et al.*, 2002; Rochette *et al.*, 2010). In fine, les impacts directs et indirects de l'activité de pêche se cumulent et agissent en synergie, avec d'autres impacts, pour accroître l'instabilité des ressources (Cheung *et al.*, 2009; Pereira *et al.*, 2010).

Le diagnostic et l'analyse portés ci-dessus à l'échelle mondiale restent valides dans les eaux européennes. En résultante d'une surexploitation des principaux stocks, les rendements de la pêche ont commencé à décroître, dans la quasi-totalité des écosystèmes marins européens, à partir du milieu des années 1970 (Gascuel *et al.*, 2014). En outre, l'intensification de l'effort de pêche et l'extension de l'exploitation à l'ensemble des écosystèmes n'a pas empêché une réduction par deux des débarquements. A la fin des années 1990, l'impact de la pêche apparaît comme maximal et les stocks montrent un état de déplétion inquiétante. Dans le même temps, les indicateurs écosystémiques mettent en évidence une dégradation de l'état de santé de la plupart des écosystèmes. Malgré une réduction importante de la mortalité par pêche cette dernière décennie, il ne semble pas exister de réelle reconstitution de biomasse ou d'évolution positive des indicateurs écosystémiques calculés (Gascuel *et al.*, 2014). En 2014, la situation des stocks de l'union européenne reste fragile et précaire : sur les 50 stocks évalués par le CIEM (Conseil International pour l'Exploration de la Mer), seul un tiers est exploité conformément aux objectifs retenus par la Politique Commune des Pêches (PCP). Pour les autres (33 stocks), la pression de pêche est jugée trop élevée et/ou la biomasse féconde trop faible pour remplir les objectifs d'une gestion au Rendement Maximum Durable (RMD).

Deux écosystèmes européens supportent la présente analyse : le golfe de Gascogne et la mer Celtique. Ces écosystèmes font parties des principales zones de pêches européennes en terme de débarquement et ont connu une augmentation quasi constante de l'effort de pêche, avec une capacité de pêche croissante et excédentaire jusque dans les

années 1990 (Guénette & Gascuel, 2012; Pinnegar *et al.*, 2002). En conséquence, de nombreuses études ont montré une réduction importante des biomasses et des impacts croissants appliqués à l'ensemble des compartiments écosystémiques. A titre d'exemple, Pinnegar *et al.* (2002) ont démontré que les niveaux trophiques moyens des débarquements en mer Celtique et des données de campagnes scientifiques ont diminué au cours de la deuxième moitié du 20^{ème} siècle.

Dans ce contexte, l'approche écosystémique de la gestion des pêches, définie en 2002 au sommet de Reykjavik, apparaît comme une urgente nécessité. Il s'agit notamment d'appliquer au secteur des pêches les principes du développement durable et de dépasser la vision passéiste des approches mono-spécifiques dans la gestion des populations marines exploitées. En raison notamment des interactions trophiques au sein des écosystèmes, la simple approche poisson-pêcheur ne suffit plus et optimiser l'exploitation stock par stock s'avère désormais inefficace et partiel (Collie & Gislason, 2001; Walters *et al.*, 2005). Par conséquent, l'Approche Ecosystémique des Pêches (AEP) vise à intégrer dans la gestion : les interactions entre espèces, la qualité des habitats et les changements globaux. L'objectif final étant la maximisation du bien être-humain d'un point de vue économique, social et environnemental (Garcia, 2003; Garcia & Cochrane, 2005).

A l'heure actuelle, la nécessité de cette approche holistique n'est plus remise en cause. La difficulté réside désormais dans sa mise en œuvre. Dans ce cadre, la modélisation écosystémique est un outil fondamental pour évaluer les impacts globaux de la pêche, tester des scénarii de gestion et des compromis, et explorer en profondeur le fonctionnement trophique des écosystèmes marins (Plagányi, 2007). Parmi, les modèles écosystémiques existants, les modèles trophiques Ecopath with Ecosim (Christensen & Pauly, 1992; Christensen & Walters, 2004; Polovina, 1984), et EcoTroph (Gascuel, 2005; Gascuel & Pauly, 2009), sont devenus des outils majeurs de l'AEP. Le modèle et logiciel Ecopath s'appuie sur une représentation du fonctionnement de l'écosystème étudié dans une situation dite d'état stable. Ce modèle permet en particulier d'analyser les relations entre espèces et les impacts directs ou indirects de la pêche sur les différents compartiments de l'écosystème (Christensen & Pauly, 1992). Le modèle dynamique Ecosim est quant à lui utilisé pour reproduire et analyser les évolutions passées puis pour simuler des évolutions futures sous différentes hypothèses de changement des paramètres de l'exploitation et/ou de l'environnement (Christensen & Walters, 2004). Enfin, le modèle EcoTroph s'appuie sur une représentation simplifiée de l'écosystème sous forme de spectres trophiques. Le fonctionnement trophique de l'écosystème est ici résumé à un flux trophique transitant des bas vers les hauts niveaux trophiques. Ce dernier modèle autorise ainsi des analyses simples de l'impact écosystémique de la pêche ou des interactions entre flottilles (Gascuel *et al.*, 2011).

Une première approche de la modélisation trophique concernant l'ensemble golfe de Gascogne/mer Celtique a été développée sur la période 1980-2012 (Bentorcha *et al.*, 2014; Guénette & Gascuel, 2009). Sur la base de ces premiers modèles, des applications spécifiques à chacune des deux zones sont construites, des informations complémentaires dans l'ajustement des modèles sont intégrées, des analyses comparatives de l'évolution et de l'état actuel des deux écosystèmes sont menées et des scénarii de gestion sont développés. Via les outils Ecopath with Ecosim et EcoTroph, la présente étude se propose donc de répondre à ces trois questions :

- Quel est le fonctionnement trophique du golfe de Gascogne et de la mer Celtique ?
- Quel est l'impact de la pêche sur ces deux systèmes et quels sont les changements intervenus entre 1980 et 2013 ?
- Quels scénarii de gestion mettre en place pour minimiser l'impact de la pêche à l'échelle des réseaux trophiques ?

2. Matériels et méthodes

2.1. Définition des zones d'étude

Dans ce travail, la zone d'application des modèles est restreinte au plateau continental (entre 0 et 200 m de profondeur) des divisions VIIIabd et VIIe-j du CIEM respectivement pour le golfe de Gascogne et la mer Celtique (CIEM, www.ices.dk). Soit une surface de 83 466 km² pour le modèle « golfe de Gascogne » et 232 360 km² pour le modèle « mer Celtique » (Figure 1).

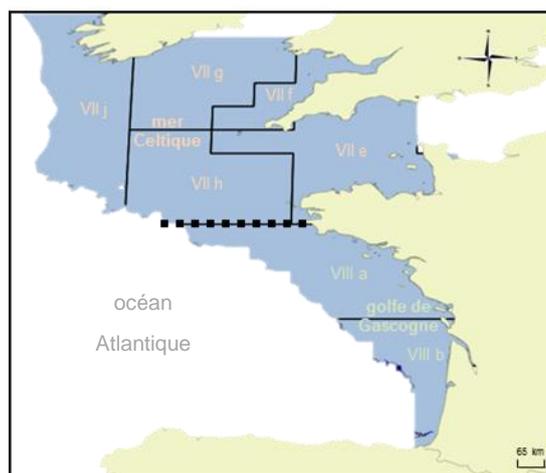


Figure 1 Carte des zones d'étude : la mer Celtique (VIIe-j) et le golfe de Gascogne (VIIIab).

Le golfe de Gascogne

Le golfe de Gascogne, localisé à l'ouest de la France et au nord des côtes espagnoles, entre 48.5 et 43.5°N et 8 et 1.1 °W, est caractérisé par un plateau continental étroit dans sa partie sud, qui s'élargit régulièrement en allant vers le nord. Dans la partie nord du golfe, en allant de la côte vers le large, le fond est constitué de dépressions envasées, une dorsale rocheuse quasi assédimentaire, des sédiments sablo-graveleux, une vaste étendue de dépôts sablo-vaseux et enfin une zone externe couverte de sables fins (Glémarec, 1973). Parmi ces fonds vaseux, deux vasières principales sont présentes (notamment la Grande Vasière). Les processus physiques et hydrologiques ayant lieu sur cette zone sont décrits comme relativement complexes avec la présence, entre autres, d'upwellings côtiers, d'apport terrigènes importants, de courants saisonniers et de fronts tidiaux (Planque *et al.*, 2004). Ainsi, la situation météorologique induit une hétérogénéité spatiale et temporelle marquée, ce qui peut avoir une influence non négligeable sur les populations de poisson, sur la dynamique du phytoplancton et par extension sur le fonctionnement du réseau trophique gascon (Borja *et al.*, 1998; Koutsikopoulos & Le Cann, 1996; Varela, 1996).

En termes d'exploitation, les captures totales s'établissent à 150 000 t en 2013 alors qu'elles représentaient 105 000 t en 1980 (Figure 2). A l'heure actuelle, les principales espèces exploitées (en volume) sont la sardine (20.6 %), le merlu (17.2 %), le chinchard (9.7 %), l'anchois (6.5 %) et le maquereau (6.2 %). Parmi les principaux producteurs, se situent la France, l'Espagne, le Royaume-Uni et dans une moindre mesure, l'Irlande, la Belgique et l'Allemagne.

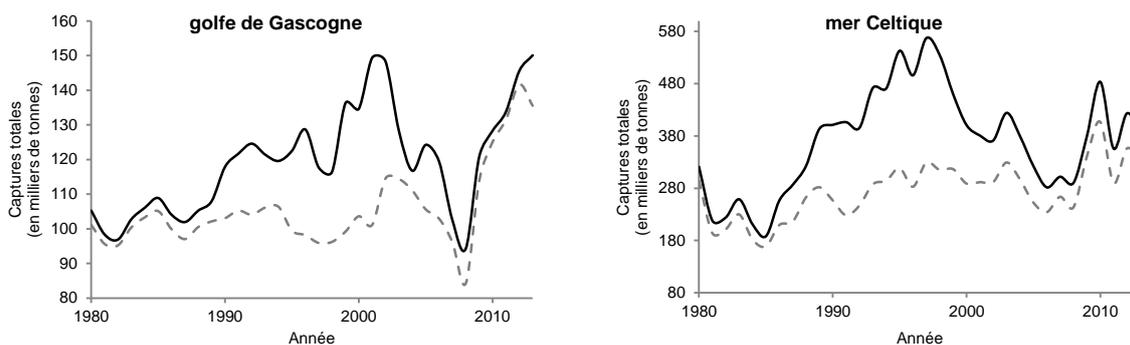


Figure 2 Evolution des captures (hors producteurs primaires) dans le golfe de Gascogne et en mer Celtique. La ligne pointillée correspond aux captures, chinchard exclus. L'effondrement des captures en 2008 provient majoritairement de la fermeture de la pêcherie d'anchois entre 2007 et 2009.

La mer Celtique

La mer Celtique est une zone maritime située au sud-ouest de la Grande-Bretagne, entre 52.3 et 48.5°N et 12 et 2°W. Les fonds du plateau Celtique présentent un plateau continental très large recouvert d'un faciès principalement sableux façonné par les marées. L'hydrodynamisme est ici particulièrement complexe avec des transgressions (mouvement de masse d'eau) apériodiques, des remontées d'eaux froides et de fortes salinités le long du talus et des écoulements périodiques d'eau à forte densité le long de la pente continentale. Globalement, l'hydrodynamisme est plus influencé par les mouvements très importants de marées que par le vent (Pingree *et al.*, 1981; Pingree & Le Cann, 1989). Le plateau Celtique se distingue du golfe de Gascogne de par ses caractéristiques hydrodynamiques mais aussi de par ses assemblages de communautés de poissons.

En termes d'exploitation, cet écosystème supporte des flottilles de pêche internationales avec la France, l'Irlande, l'Espagne et la Belgique comme principaux pays producteurs. Les captures totales s'élèvent à 385 000 t en 2013 contre 321 000 t en 1980 (Figure 2). En 2013, les principales espèces exploitées (en volume) sont le chinchard (15 %), le merlu (7 %), le groupe des suspensivores (principalement la coquille Saint-Jacques) et les baudroies (5.7 %). Un élément marquant : l'espèce la plus pêchée (bien qu'elle ne soit qu'une prise accessoire) est aujourd'hui le sanglier (*Capros aper*) qui ne représente pas moins de 15 % des captures totales.

2.2. Principes des modèles Ecopath with Ecosim et EcoTroph

Le modèle Ecopath with Ecosim (EwE)

Le modèle Ecopath permet de représenter et d'analyser l'organisation et le fonctionnement trophique d'un écosystème en le considérant dans sa totalité. Dans cette approche, l'ensemble de la biomasse de l'écosystème est réparti entre différents compartiments trophiques, ou groupes fonctionnels, définis comme des espèces distinctes ou des « méta-espèces » aux caractéristiques écologiques similaires (mêmes proies, mêmes prédateurs, productivités et taux de mortalité proches, etc). Le modèle est basé sur une hypothèse de conservation des biomasses : les flux de matière et d'énergie entrant dans chaque compartiment sont égaux aux flux sortants (Christensen and Pauly, 1992). Ecopath se base donc sur deux équations fondamentales. Dans un premier temps, chaque compartiment du réseau trophique peut être décrit suivant un équilibre énergétique, défini par l'équation dite de consommation (ou de flux entrant) :

$$\text{Consommation} = \text{Production} + \text{Respiration} + \text{Nourriture non assimilée}$$

Dans un second temps, la production de chaque compartiment est modélisée de manière explicite par l'équation dite de production (ou de flux sortant) :

$$\text{Production} = \text{Captures} + \text{Prédation} + \text{Migration} + \text{Autre mortalité} + \text{Accumulation}$$

Les expressions formelles de ces deux équations peuvent ainsi s'écrire pour un groupe i et son prédateur j :

$$B_i \times (Q/B)_i = B_i \times (P/B)_i + R_i + U_i$$

Et

$$B_i \times (P/B)_i = Y_i + \sum_j (B_j \times (Q/B)_j \times DC_{ij}) + Ex_i + Bacc_i + B_j(1-EE_i) \times (P/B)_i$$

Où les principaux paramètres d'entrée sont la biomasse (B , ici en tonne/km²), le taux de production (P/B en année⁻¹), le taux de consommation (Q/B en année⁻¹), la proportion de i dans le régime alimentaire de j (DC_{ij}), le taux de migration net (Ex en année⁻¹), la biomasse d'accumulation ($Bacc$ en année⁻¹), les captures par la pêche (Y en tonne / km²/an), la respiration (R en tonne/km²/an), la nourriture non assimilée (U) et l'efficacité écotrophique (EE).

Les équations linéaires sont résolues par algèbre matriciel pour produire des estimations des flux qui équilibrent les entrées et sorties des compartiments ; tout paramètre manquant fait l'objet d'une estimation à partir des paramètres connus. Néanmoins, les données de pêche et le régime alimentaire doivent toujours être entrées, alors que, sur les quatre autres paramètres de base (B , P/B , Q/B et EE), trois sur quatre seulement doivent être connus. Notons que la grande hétérogénéité des données et les incertitudes associées à leurs calculs contribuent au fait que le réseau trophique étudié ne soit pas initialement à l'état d'équilibre. Ainsi, une procédure intégrée dans Ecopath permet d'équilibrer le système par essais-erreurs pour estimer les paramètres manquants et aboutir à une solution unique.

Une version dynamique du modèle Ecopath, Ecosim, a été développée dès 1995 sous la forme d'un système d'équations différentielles couplées afin de réaliser des simulations dynamiques et d'explorer les impacts passés et futurs de la pêche ou des changements environnementaux sur un réseau trophique. A partir d'ajustement sur des séries chronologiques d'abondances (et/ou de captures), le modèle permet de décrire, au cours du temps, les changements de biomasses et de flux de biomasses au sein d'un système et ce, en tenant compte des changements de prédation, de consommation et de pression de pêche (Christensen *et al.*, 2005; Christensen & Walters, 2004; Walters *et al.*, 1997, 2000).

Le modèle EcoTroph

Contrairement au modèle Ecopath, où la biomasse est répartie entre différents compartiments trophiques, le modèle EcoTroph est basé sur une représentation continue des flux trophiques au sein du système. L'écosystème est ici représenté par une simple distribution de biomasse en fonction du niveau trophique : le spectre trophique de biomasse (Gascuel, 2005; Gascuel & Pauly, 2009). Ainsi, le fonctionnement trophique des écosystèmes marins est modélisé par un flux de biomasse jaillissant de la base du réseau trophique vers les hauts niveaux trophiques de ce réseau. L'équation du flux de biomasse peut ainsi s'écrire sous la forme :

$$\Phi_{\tau+\Delta\tau} = \Phi_{\tau} \times \exp(-(\mu_{\tau} + \varphi_{\tau}) \times \Delta\tau)$$

Où μ_{τ} et φ_{τ} (exprimés en niveau trophique⁻¹) représentent, respectivement, le taux moyen de perte naturelle et le taux moyen de perte par la pêche sur un intervalle $[\tau, \tau + \Delta\tau]$. Cette équation implique que le flux de biomasse à un niveau trophique donné dépend du flux des niveaux trophiques inférieurs. En d'autres termes, le modèle implique une régulation Bottom-up des proies sur les prédateurs. Enfin, l'équation définit également l'efficacité nette de transfert entre les niveaux trophiques exprimée par $\exp(-\mu_{\tau})$.

Bien qu'il ne sera pas détaillé ici, notons que le modèle EcoTroph prend en compte la cinétique des flux (K_{τ}) et la biomasse présente au sein de chaque classe trophique (B_{τ}) (Gascuel *et al.*, 2011; Gascuel & Pauly, 2009).

EcoTroph est avant tout un modèle de simulation théorique permettant de tester des hypothèses portant sur le fonctionnement des écosystèmes exploités et d'évaluer les effets écologiques de différents scénarii de gestion de la pêche. In fine, il représente un cadre unifié et simplifié pour étudier le fonctionnement trophique des systèmes marins et constitue une approche complémentaire du modèle Ecopath.

Les outils principaux d'EcoTroph, à savoir ET-Transpose (construction des spectres trophiques de biomasses, de captures et de mortalités par pêche) et ET-Diagnosis (simulation d'accroissement ou de diminution de l'effort de pêche) ont ici été mis en œuvre en utilisant le plug-in développé au sein du logiciel EwE (Colléter *et al.*, 2013a).

2.3. Construction des modèles

Groupes fonctionnels Ecopath et origine des données

Quatre modèles Ecopath (version 6.5) sont développés, respectivement pour les années 1980 et 2013 sur chacun des deux écosystèmes : le golfe de Gascogne et la mer Celtique. Les modèles sont construits dans une perspective de gestion écosystémique des ressources et sont donc volontairement « halieutique centré ». Les compartiments exploités des systèmes font ainsi l'objet d'une attention particulière dans la démarche de modélisation. La définition des compartiments ou boîtes trophiques se fait sur la base d'un précédent modèle EwE développé par Guénette & Gascuel (2009) et Bentorcha *et al.* (soumis) concernant l'ensemble golfe de Gascogne/mer Celtique. La structure de ce précédent modèle a été modifiée avec la suppression de certaines boîtes (principalement les bathydémersaux) et l'ajout de nouvelles. Le compartiment « benthos » a notamment été scindé en 5 afin d'améliorer la définition des régimes alimentaires. De même, les modèles développés dans ce travail voient apparaître des compartiments oiseaux, langoustine, bar et sanglier afin de s'assurer de représenter correctement les pêcheries et les changements intervenus sur la période 1980-2013. En outre, un des objectifs porte sur un meilleur ajustement du modèle EwE en limitant l'importance des compartiments « méta-espèces ». Au total, plus de 180 espèces ont été recensées et incluses dans les boîtes du modèle Ecopath (Annexe 1).

La construction des groupes s'appuie sur la recherche du meilleur compromis possible entre des considérations écologiques, relatives notamment aux régimes alimentaires des espèces, à la disponibilité des données liées à l'existence de catégories statistiques dans les bases de données du CIEM et à la problématique principale de la présente étude.

Ainsi, le modèle « golfe de Gascogne » comporte 43 compartiments tandis que le modèle « mer Celtique » en intègre 48. La raison de cette structure légèrement différente provient de l'absence/présence de certaines espèces dans les deux écosystèmes, avec par exemple, des captures importantes d'anchois en Gascogne mais négligeables en mer Celtique. De même, la morue en mer Celtique fait l'objet d'une évaluation scientifique dans cette zone mais présente une biomasse dérisoire dans le golfe de Gascogne.

Le tableau 1 dresse une synthèse des données utilisées en entrée du modèle Ecopath et de celles nécessaires à l'ajustement du modèle dynamique Ecosim.

Tableau 1 Origine des données utilisées pour la construction des modèles EwE en mer Celtique (MC) et dans le golfe de Gascogne (GG).

Nombre de groupes	Types de groupes	E C O P A T H		E C O S I M		
		Biomasses (B)	Captures (C)	Biomasse	Captures	Mortalité par pêche
2	Mammifères marins	Littérature	0		0	
2	Oiseaux	Littérature	0		0	

7 (GG)	Stocks évalués		Données de B, C et F issues des groupes de travaux du CIEM		
14 (MC)					
13 (GG)	Autres groupes exploités	Estimées par le modèle	Base de données Statland	Campagnes EVHOE	Base de données Statland
13 (MC)					
	Producteurs secondaires	Estimées	0		---

Intégration des données de pêche : Captures et mortalité par pêche

Les captures dans la zone d'étude, de 1980 à 2013, et pour chacun des groupes fonctionnels, sont extraites de la base de données Statland, compilée par le CIEM (<http://www.ices.dk/marine-data/dataset-collections/Pages/Fish-catch-and-stock-assessment.aspx>). En ce qui concerne les thonidés (groupe fonctionnel des grands pélagiques), les données de captures sont issues de la base ICCAT statistics (<https://www.iccat.int/en/accesingdb.htm>).

A partir de 1980, la grande majorité des captures sont enregistrées à l'échelle de la subdivision CIEM (par exemple : VIIIa ou VIIIb). Quelques captures sont cependant enregistrées à l'échelle de la division (par exemple : VIII not specified). Dans ce cas, une correction des captures au prorata des surfaces est appliquée (exemple : surface de la zone VIIIab / surface de la zone VIII). Les captures déclarées en zone VIIIId sont intégrées au modèle Ecopath du golfe de Gascogne si elles n'excèdent pas 10 % des captures totales déclarées en VIIIab. L'hypothèse est ici que ces captures proviennent de la petite partie de la zone VIIIId dont la bathymétrie est inférieure à 200 m et qui appartient donc à la zone d'étude, ou, a minima, que les espèces s'alimentent dans la zone d'étude. Dans le cas contraire, les captures ne sont pas prises en compte sous l'hypothèse qu'il s'agit d'organismes du large, hors zone d'étude.

Pour les stocks évalués par le CIEM, les données de biomasse, de débarquement, de rejet et de mortalité par pêche sont issues des groupes de travaux du CIEM. L'information est ainsi disponible pour 7 groupes dans le golfe de Gascogne et 14 groupes en mer Celtique. Ces groupes constituent des pseudo-flottilles dans les modèles Ecopath de cette étude.

Enfin, un compartiment « rejets » a été intégré dans les modèles. Ce compartiment est alimenté, pour les stocks évalués, par les rejets estimés par les groupes de travaux du CIEM. Une correction au prorata des captures est appliquée. Pour les autres compartiments exploités, un taux de rejets empirique de 15 % par rapport aux captures est appliqué (40 % pour le groupe des tacauds). Ce taux de rejets s'avère néanmoins relativement conservateur puisqu'une étude réalisée en 2012 (Borges, 2012) montre que les taux de rejets moyens dans le golfe de Gascogne et la mer Celtique sont respectivement de 20.9 % et 30.3 %.

2.4. Paramétrage et ajustement des modèles EwE

Estimation des régimes alimentaires

La matrice des régimes alimentaires, une des entrées du modèle, constitue le cœur de la démarche Ecopath. Elle définit la proportion représentée par chaque groupe proie dans la diète de chaque groupe prédateur. Dans cette étude, quatre matrices des diètes sont établies : deux correspondantes à la mer Celtique en 1980 et 2013 et deux autres au golfe de Gascogne, également en 1980 et 2013, à partir des valeurs proposées par Guénette & Gascuel (2009) et Bentorcha *et al.* (soumis) (Annexes 2 et 3). Ces valeurs s'appuient sur une synthèse de la littérature scientifique issue de travaux généralement conduits dans des écosystèmes similaires mais parfois éloignés géographiquement. La structure des modèles développés ici nécessite d'apporter trois grands types de modifications :

- Les limites de certains groupes Ecopath ayant changées (groupes divers), les paramètres sont recalculés. Ainsi les régimes alimentaires sont ré-estimés par agrégation ou

désagrégation des données antérieures. D'autres groupes ont par ailleurs été supprimés (les bathydémersaux) et leurs consommations sont soit réallouées sur d'autres compartiments (notamment en fonction des valeurs de préférences alimentaires), soit considérées comme imports.

- Afin de tenir compte des principaux changements d'abondance des proies, les matrices sont corrigées au prorata des biomasses notamment entre 2013 et 1980.
- Enfin, la procédure d'équilibrage du modèle conduit à corriger quelques unes des valeurs des matrices. Dans ce cas, en appliquant un principe de parcimonie, ce sont les groupes dont le régime alimentaire est le plus incertain qui sont corrigés prioritairement. A titre d'exemple, le groupe des grands requins (Sharks L) exerçait initialement une pression trop forte sur les groupes de mammifères marins moins abondants et moins productifs qu'eux.

Estimation des paramètres d'entrée (B, P/B, Q/B et EE)

Le modèle trophique Ecopath requière que trois parmi les cinq paramètres B, P/B, Q/B, P/Q et EE soient fournis en entrée du modèle pour chacun des groupes fonctionnels. Le logiciel calcule alors les deux paramètres manquants.

La biomasse (en tonne / km²) est un paramètre fourni en entrée du modèle pour l'ensemble des groupes fonctionnels (poissons) faisant l'objet d'une évaluation par le CIEM. Pour les groupes dont l'aire de répartition à l'échelle du stock peut dépasser celles des zones d'études, les biomasses sont corrigées au prorata des captures. L'objectif consiste ici à rendre compte, au mieux, la biomasse réellement présente dans les zones modélisées. Le groupe « merlan bleu » fait l'objet d'une évaluation par le CIEM mais compte tenu de l'étendue spatiale de ce stock et de l'incertitude du calcul de la biomasse présente dans les zones étudiés, sa biomasse est estimée par le modèle Ecopath en fixant l'efficacité écotrophique (EE). Concernant les mammifères marins, les estimations de biomasse proposées par Guénette & Gascuel (2009) sont conservées et considérées identiques dans les deux systèmes. Pour les groupes d'oiseaux, ce sont les données issues des travaux de Lassalle *et al.* (2012) qui sont utilisées pour le golfe de Gascogne et de Lauria (2012) en mer Celtique. Notons que, pour ces groupes, les éventuels changements d'abondance entre l'année 1980 et l'année 2013 sont négligés.

Pour tous les autres groupes, la biomasse est estimée par le modèle Ecopath en fixant le **paramètre EE** (fraction utilisée dans la chaîne trophique ou exportée) sur la base de considérations expertes.

Le paramètre P/B (productivité biologique nette du groupe) est fourni en entrée du modèle pour l'ensemble des groupes. Il est calculé en 1980 et 2013 en s'appuyant sur la formule de Allen (1971) qui montre qu'en situation d'équilibre $P/B = M + F = Z$. La mortalité naturelle M est prioritairement tirée des travaux d'évaluations de stocks faites par le CIEM. Pour les autres groupes fonctionnels, la mortalité M est déduite des paramètres de croissance en utilisant la formule empirique de Pauly (1980) ou, à défaut, la formule de Hoenig (1983). Notons que dans le cas des groupes plurispécifiques, M s'exprime comme la moyenne des mortalités de chacune des espèces composant le groupe (pondérée au prorata des captures au sein du groupe).

Le paramètre de mortalité par pêche F est quant à lui calculé en 1980 et 2013 via la relation $F = Y/B$ où Y représente les captures et B la biomasse du groupe considéré. De plus, pour les groupes dont la biomasse n'est pas disponible, un F empirique est estimé en considérant un multiplicateur m de M, sur la base de connaissances expertes. Soit $F = m \times M$.

Pour les invertébrés benthiques (5 groupes), les valeurs des paramètres P/B, P/Q et EE sont issues des travaux de Lassalle *et al.* (2012).

Le paramètre Q/B (taux de consommation du groupe) peut être obtenu à travers l'équation empirique de Palomares & Pauly (1998). Notons que cette équation tend à surestimer le paramètre et n'est donc utilisée que pour quelques groupes. Réciproquement, si Q/B n'est pas entré, c'est le **ratio P/Q** qui est fixé, en fonction notamment de la productivité du groupe.

Ajustement des modèles Ecopath 1980 et 2013

Le développement des modèles Ecopath est conduit en deux étapes :

- Deux premiers modèles « golfe de Gascogne » et « mer celtique » sont construits pour l'année 2013, dernière année pour laquelle l'ensemble des données requises est disponible (particulièrement les biomasses évaluées). Ces modèles Ecopath sont donc bâtis avec les données considérées comme les plus fiables et permettent, via la procédure d'équilibrage, de mettre en cohérence l'intégralité de l'information disponible. Le balancement (ou équilibrage) se déroule selon une stratégie dite « top-down ». En premier lieu, les ratios Production/Consommation, Respiration/Assimilation et Production/Respiration sont contrôlés pour être dans une gamme de valeur cohérente et réaliste.

Un modèle Ecopath est rarement à l'équilibre au premier essai et quelques corrections sur certaines valeurs de la matrice des régimes alimentaires et/ou des ratios P/B et Q/B s'avèrent nécessaires lorsque la valeur de EE est supérieure à 1. A titre d'exemple, le ratio P/B des espèces pélagiques comme le chinchard ou le maquereau a été revu à la hausse tandis que celui des requins ou des baudroies, exerçant un contrôle top-down important, a été revu à la baisse. De même, le cannibalisme au sein de certains groupes (par exemple, les groupes merlu adulte et merlu juvénile) a posé quelques problèmes dans l'ajustement du modèle et a été réduit. Ajoutons également que le ratio P/B du groupe bactérie, initialement issu des travaux de Lassalle *et al.* (2012), a été multiplié par 4 pour permettre l'équilibrage et être en accord avec la littérature existante. Finalement, parce que la diet est incertaine pour de nombreux groupes « divers » (groupes des petits, moyens et grands démersaux, groupes des moyens et grands pélagiques), l'équilibrage a consisté à ajuster leurs régimes alimentaires de façon graduelle et modérée.

- Deux modèles Ecopath sont construits pour l'année 1980 par la suite. Il s'agit ici de la première année où les séries chronologiques, principalement de captures, sont considérées comme les plus justes et attribuées clairement à une division statistique du CIEM. Les modèles 1980 reprennent largement les paramètres du modèle précédent, sauf en ce qui concerne les captures, les biomasses et les ratios P/B des groupes exploités (recalculés avec les F correspondants). La procédure d'équilibrage conduit là encore à modifier, avec parcimonie, les matrices des régimes alimentaires pour tenir compte des changements d'abondance.

Les sorties des modèles Ecopath 1980 et 2013 des écosystèmes du golfe de Gascogne et de la mer Celtique font l'objet des Annexes 4 et 5.

Ajustement des modèles Ecosim sur la période 1980 - 2013

Avec pour objectif final l'établissement et la comparaison de différents scénarii de gestion écosystémique et parce que l'on accorde plus de valeur à un modèle capable de reproduire les changements observés, des modèles dynamiques Ecosim sont ajustés sur les séries chronologiques d'abondances et de captures en mer Celtique et dans le golfe de Gascogne.

Les ajustements se font en utilisant les modèles 1980 comme point de départ. Les modèles sont forcés par les mortalités par pêche considérées comme des efforts effectifs pour les groupes évalués et disponibles pour 8 groupes en Gascogne et 14 groupes en Celtique. Pour les groupes où il n'existe pas de séries chronologiques d'effort de pêche, les modèles sont forcés par les captures. A titre d'exemple, les groupes de divers démersaux et pélagiques, les céphalopodes, les crevettes, la sardine etc font l'objet de ce forçage. Une

pondération identique est attribuée à l'ensemble des séries chronologiques. Les séries de captures de 3 des 5 groupes d'invertébrés benthiques, considérées comme peu fiables, ne sont pas utilisées dans l'ajustement.

L'environnement est souvent une variable déterminante dans la dynamique des populations et ce particulièrement pour les espèces de petits pélagiques (anchois, sardine, maquereau, hareng etc). Afin d'améliorer l'ajustement, il a été tenté d'introduire dans les modèles plusieurs variables environnementales ou des proxy de la variabilité climatique (abondance de zooplancton, de phytoplancton, indice NAO et AMO, SST). Cependant, aucune de ces variables n'a permis un meilleur ajustement des modèles. Cela ne signifie en rien l'absence d'une dimension environnementale dans la dynamique des systèmes mais plutôt un manque d'information, de contraste, sur la période étudiée. Néanmoins, une anomalie de recrutement, définie comme la variation annuelle de recrutement par rapport à 1980, a été introduite comme variable forçante pour les groupes merlan bleu, chinchard, maquereau, anchois, sardine, hareng, merlu juvénile (groupe stanza avec le merlu adulte) et la morue juvénile (groupe stanza avec la morue adulte). Le forçage s'effectue pour chacun de ces groupes au niveau des consommations des proies. Par conséquent, la vulnérabilité des proies respectives varie en fonction de la variabilité annuelle du recrutement du groupe considéré. L'intégration de ce forçage a amélioré de façon significative (sur critère AIC) l'ajustement des modèles Ecosim (Tableau 2).

Tableau 2 Récapitulatif des critères AIC (Akaike Information Criterion) obtenus en combinant les différents forçages.

Ajustement :	golfe de Gascogne	mer Celtique
Sans forçage	- 1 793	- 1 058
Avec forçage par l'effort de pêche et captures (1)	- 1 943	- 2 044
Avec (1) et forçage par l'anomalie de recrutement	- 2 059	- 2 542

L'ajustement conduit à estimer les coefficients de vulnérabilité de chaque groupe. Ces coefficients varient entre 1 (contrôle Bottom-up) et l'infini (contrôle top-down) et peuvent être interprétés comme des coefficients de réaction du groupe prédateur considéré, aux variations d'abondance de ses proies (ou aux changements de pression de pêche).

Dans la présente étude, les routines d'ajustement automatiques du logiciel EwE sont utilisées pour estimer les coefficients de vulnérabilité (Annexes 6 et 7). Sur la base des travaux réalisés par Christensen *et al.* (com. pers.), la recherche des coefficients assurant le meilleur ajustement est effectuée « par prédateur » et constitue donc une hypothèse écologique forte : les différentes proies d'un prédateur donné affichent la même vulnérabilité face à celui-ci.

2.5. Analyse du fonctionnement trophique

Généralités

Le programme Ecopath permet d'approcher des concepts issus de l'écologie théorique développés par Ulanowicz (1986). Le fonctionnement trophique d'un écosystème, son stade de développement et sa maturité (*sensu* Christensen, 1995; Odum, 1969) peuvent ainsi être évalués par le calcul d'indicateurs écologiques. Ces indicateurs sont calculés pour chacun des écosystèmes, en 1980 et en 2013, afin de permettre des comparaisons à la fois spatiale, entre écosystème, et à la fois temporelle. L'Annexe 8 vise à en décrire quelques uns parmi les plus utiles et l'intégralité des résultats pour le modèle « mer Celtique » fait l'objet de l'Annexe 9.

En plus de la routine permettant de calculer des niveaux trophiques fractionnaires pour chacun des groupes (**diagramme des flux**), il est possible d'agrèger le système entier en niveaux trophiques discrets *sensu* (Lindeman, 1942). Dans ce cas, le système est agrégé en une chaîne trophique linéaire où l'import, la consommation par les prédateurs, l'export,

les flux vers les détritiques, la respiration et la production sont évalués pour chaque niveau trophique. De surcroît, le compartiment détritique (déterminé niveau trophique 1 de façon conventionnelle) est séparé des producteurs primaires pour mettre en lumière la quantité d'énergie transitant à travers lui.

Enfin, le modèle EcoTroph est utilisé pour analyser le fonctionnement trophique et caractériser l'exploitation dans le golfe de Gascogne et la mer Celtique.

Impacts trophiques directs et indirects et indice Keystoneness

La routine « **Mixed Trophic Impact** » (MTI) est un outil de diagnostic des impacts dus aux interactions directes ou indirectes (dont la compétition) des compartiments les uns sur les autres (Ulanowicz & Puccia, 1990). Ainsi, elle estime les impacts relatifs que pourrait avoir une augmentation de biomasse d'un groupe sur les autres groupes qui composent un écosystème, les activités de pêches déterminant des groupes à part entière.

Une espèce clé est ici définie comme une espèce exerçant un rôle structurant dans le réseau trophique. **L'indice Keystoneness (KS)** est déterminé en fonction de l'impact trophique d'un groupe sur les autres (MTI) et de sa biomasse. Dans cette étude, les méthodes proposées par Libralato *et al.* (2006) et Power *et al.* (1996) sont utilisées et comparées. Libralato *et al.* (2006) montrent que l'indice KS développé par Power *et al.* (1996) est fortement influencé par la proportion de biomasse que représente un groupe dans l'écosystème et tend ainsi à attribuer une valeur de KS faible à un groupe affichant une biomasse faible. Néanmoins, des critiques ont été également formulées envers l'indice développé par Libralato *et al.* (2006) et c'est la raison pour laquelle le nouveau indice déterminé par Valls *et al.* (2015) est calculé et comparé. Il est défini comme suit :

$$KS = \log [\varepsilon_i \times (\text{rang inverse de } B_i)]$$

Où $\varepsilon_i = \sqrt{\sum_{j \neq i} m_{ij}^2}$ représente la somme au carré des m_{ij} du groupe i (l'impact trophique mixte du groupe i sur lui-même est exclu, tout comme l'impact trophique mixte sur les détritiques, seuls les groupes vivants sont considérés) et $(\text{rang inverse de } B_i)$ représente l'ordre inverse de la biomasse du groupe i par rapport à la biomasse dans l'écosystème (par exemple, la biomasse du groupe de grand phytoplancton, qui représente la plus grande biomasse dans l'écosystème, prend le rang 1 et la biomasse du groupe des oiseaux s'alimentant à la surface prend le rang 41).

2.6. Evolution des écosystèmes et analyse des impacts de la pêche

Le modèle EcoTroph est utilisé pour évaluer quels niveaux trophiques sont préférentiellement ciblés et simuler les effets potentiels d'une augmentation ou d'une diminution de la pression de pêche.

Les scénarii d'augmentation de la pression de pêche sont développés afin d'évaluer l'état d'exploitation actuel des écosystèmes et déterminer des situations de sous, pleine et surexploitation en fonction des niveaux trophiques. Dans l'outil Et-Diagnosis du logiciel EcoTroph, l'effort de pêche actuel (effort de référence) est multiplié par des valeurs comprises entre 0 et 5. Rappelons qu'EcoTroph, en simulant un $mE = 0$ permet la comparaison des spectres de biomasse et de capture à l'état supposé vierge d'un système. In fine, un $mE = 1$ représente la situation actuelle (2013).

Pour des raisons écologiques et technologiques, seule une fraction de la biomasse d'un écosystème est accessible aux pêcheries. Le modèle EcoTroph implique donc de définir, en préalable à la simulation, un paramètre d'accessibilité (S_i) pour chacun des groupes Ecopath exploités. Ce paramètre représente la fraction de biomasse pouvant être capturée en supposant un effort de pêche infini. Dans cette étude, S_i est fixé à la fois selon, l'aire de répartition de l'espèce par rapport à l'aire d'étude et selon des connaissances expertes. En outre, il a été choisi de fixer des accessibilités identiques pour les groupes

trophiques présents à la fois dans le modèle mer Celtique et dans le modèle golfe de Gascogne (Annexe 10).

La mortalité par pêche (F) et le taux de perte par pêche de la biomasse accessible (φ^*) seront analysés afin d'évaluer l'état actuel et l'évolution de l'exploitation dans ces deux systèmes. Rappelons qu'avec le modèle EcoTroph, F (avec $F = Y/B$) se réfère davantage à un indicateur de ciblage des TL tandis que φ (avec $\varphi = Y/P$) représente un niveau d'impact sur ces mêmes niveaux trophiques.

Le plug-in permet également le calcul d'indicateurs de pêche (Gasche *et al.*, 2013) : $mE_{MSY,\tau}$ le multiplicateur d'effort de pêche permettant un rendement maximum durable pour le niveau trophique τ (la surexploitation débute pour le niveau trophique τ lorsque $mE_{MSY,\tau}$ est inférieur à 1) et $mE_{0.1,\tau}$ le multiplicateur d'effort de pêche correspondant à la pente de la courbe des captures égale à 10 % de la pente à l'origine (par convention, la pleine exploitation est atteinte lorsque $mE_{0.1,\tau} = 1$).

Enfin, des analyses de sensibilité sur les principaux paramètres du modèle (Top down ($\alpha = 0.4$ par défaut), FormD ($\gamma = 0.5$ par défaut) et accessibilités S_i) sont conduites pour tester la robustesse des résultats.

Par soucis de concision, seul l'écosystème du golfe de Gascogne fera l'objet d'une analyse détaillée dans les parties 3.2 et 3.3 des résultats.

2.7. Elaboration et analyse de scénarii de gestion

Afin de préciser l'impact de l'exploitation et de rechercher, de façon exploratoire, comment minimiser l'impact de la pêche à l'échelle écosystémique, deux types de scénarii sont construits à partir du modèle Ecosim 1980 du golfe de Gascogne :

- **Des scénarii de gestion des pêches** composés de quatre modalités : maintien de l'effort de pêche au niveau 2013 (scénario statu quo), accroissement et diminution de l'effort de 20 %, retour à une mortalité par pêche $F = 0.25$ pour les espèces (ou groupes d'espèces) affichant un F_{2013} supérieur à 0.25 et $F = F_{MSY}$ pour les espèces affichant un F_{2013} supérieur.
- **Des scénarii d'analyses des impacts de chaque flottille** sur la base des flottilles de pêche françaises définies et considérées dans le programme OBSMER (Cornou *et al.*, 2015). Six flottilles sont déterminées : la flottille des langoustiniers, des chalutiers de fond (simples, jumeaux et/ou en bœuf), des chalutiers pélagiques, des fileyeurs (< 15 m), des fileyeurs (> 15 m), des ligneurs et palangriers et une flottille « autres » regroupant l'ensemble des engins de pêche non considérés auparavant et notamment les flottilles étrangères évoluant dans le golfe de Gascogne.

La mortalité par pêche entre 2014 (1^{ère} année de simulation) et 2030 de chaque groupe fonctionnel exploité est calculée de la façon suivante :

$$F_{2014-2030}^S = \sum_g \left(mE_g^S \times \frac{Y_{2013,g}^S}{Y_{2013}^S} \times F_{2013}^S \right)$$

Où $F_{2014-2030}^S$ représente la mortalité par pêche simulée entre 2014 et 2030 pour l'espèce (ou groupe) S , F_{2013}^S représente la mortalité par pêche de l'espèce la dernière année connue (2013) et mE_g^S correspond à un multiplicateur d'effort pour l'engin g et l'espèce S . En outre, $\frac{Y_{2013,g}^S}{Y_{2013}^S}$ définit le pourcentage de mortalité par pêche, pour l'espèce S , dû à la flottille de pêche (g) (Annexe 11). Dans cette étude, les simulations par flottille sont effectuées en testant la suppression ($mE_g^S = 0$) de telle ou telle flottille opérant en Gascogne.

Les simulations sont conduites en supposant un recrutement moyen constant, établi à partir des séries chronologiques de recrutement disponible pour le chinchard, le maquereau, l'anchois, le merlu juvénile, le merlan bleu et la sardine, sur la période 2014 – 2030.

A partir des résultats de captures et de biomasses simulés en 2030, plusieurs indicateurs écosystémiques sont calculés :

- **Le total des captures et la biomasse totale** des principales espèces exploitées
- **Le niveau trophique moyen des captures** (MTL_C) (Pauly *et al.*, 1998) et de la **biomasse** (MTL_B), qui s'écrivent de la façon suivante :

$$MTL_C = \frac{\sum_{i=1}^n Y_i \times TL_i}{\sum_{i=1}^n Y_i} \quad MTL_B = \frac{\sum_{i=1}^n B_i \times TL_i}{\sum_{i=1}^n B_i}$$

Où Y_i (B_i) représente les captures (la biomasse) du groupe i , TL_i est le niveau trophique moyen du groupe i et n le nombre de groupes pêchés.

- **La production primaire requise** (PPR). Basée sur les données de captures et de niveaux trophiques moyens (modèle Ecopath 2013), la PPR est un indice du niveau d'exploitation d'un système (Pauly & Christensen, 1995). Il est défini comme suit :

$$PPR = \sum_{i=1}^n \left(\frac{Y_i}{9} \right) \times \left(\frac{1}{TE} \right)^{(TL_i-1)}$$

Où TE représente l'efficacité de transfert énergétique (ici fixée constante à 10 %). Le calcul de la PPR nécessite d'exprimer le poids frais des individus en carbone, en recourant à un ratio 9 : 1 (Strathmann, 1967).

- **Le Fishing in Balance Index** (FIB) (Pauly *et al.*, 2000) compare la PPR d'une année k (2030) à celle d'une année de référence 0 (2013) :

$$FIB = \log \left[\frac{\left(\sum_{i=1}^n Y_{ik} \times \left(\frac{1}{TE} \right)^{TL_i} \right)}{\left(\sum_{i=1}^n Y_{i0} \times \left(\frac{1}{TE} \right)^{TL_i} \right)} \right]$$

- **Le Marine Trophic Index** (MTI) reflète les changements de composition spécifiques induits par la pêche parmi les prédateurs de l'écosystème (Pauly & Watson, 2005). Il peut être défini comme le niveau trophique moyen des espèces ayant un niveau trophique supérieur à 3.25. Ainsi, l'indice exclut les espèces planctivores dont les variations d'abondances dépendent principalement des conditions environnementales.

- **Le High Trophic Indicator** (HTI) mesure également l'impact de la pêche sur les hauts niveaux trophiques (Bourdaud *et al.*, 2015). Il quantifie l'abondance des apex prédateurs (niveaux trophiques supérieurs à 4) parmi la biomasse totale des consommateurs (niveaux trophiques supérieurs à 2) dans l'écosystème. Soit :

$$HTI = \frac{\sum_{B_{TL} > 4}}{\sum_{B_{TL} > 2}} \times 100$$

Où $B_{TL > 4}$ représente la biomasse des niveaux trophiques supérieurs à 4.

- **Le Apex Predator Index** (API) est quant à lui dérivé du MTI. Il quantifie la fraction de biomasse des apex prédateurs ($TL > 4$) par rapport à la biomasse totale de l'écosystème ayant un niveau trophique supérieur à 3.25 (Bourdaud *et al.*, 2015). Soit :

$$API = \frac{\sum_{B_{TL} > 4}}{\sum_{B_{TL} > 3.25}} \times 100$$

Où $B_{TL > 3.25}$ représente la biomasse des niveaux trophiques supérieurs à 3.25.

Finalement, les scénarii sont également comparés sous forme de spectres trophiques de biomasse (EcoTroph) et une évaluation graphique, par l'intermédiaire d'une Analyse en Composante Principale (ACP), est mise en œuvre afin de distinguer les performances des différents scénarii testés et mettre en évidence les redondances, ou complémentarités, entre indicateurs.

3. Résultats

3.1. Fonctionnement des écosystèmes : de la caractérisation à la comparaison

Dans la suite du document, les écosystèmes du golfe de Gascogne et de la mer Celtique préalablement définis seront nommés « Gascogne » et « Celtique » dans un souci de clarté. De plus, seuls les modèles Ecopath 2013 sont utilisés pour analyser le fonctionnement trophique des deux écosystèmes.

Analyse à l'échelle du groupe fonctionnel

En Gascogne comme en Celtique, les niveaux trophiques sont estimés entre 1 pour les producteurs primaires (phytoplanctons, producteurs benthiques) et 4.8 pour les grands requins. Dans les deux écosystèmes, les niveaux trophiques déterminés, pour chaque groupe/espèce, sont relativement similaires bien que des différences mineures, en lien avec la définition de la matrice des régimes alimentaires et la structure des modèles soient perceptibles pour certaines espèces comme le chinchard ou encore le maquereau. Les grands requins, le merlu, les baudroies, le bar et la morue (uniquement en Celtique) sont observés comme des top-prédateurs dans ces écosystèmes. Notons que la plupart des groupes fonctionnels exploités ont un niveau trophique compris entre 3 et 4 de par leurs alimentations variées et leurs consommations sur les divers compartiments benthiques et zooplanctoniques compris entre les niveaux trophiques 2 et 3.

Remarquons également que la plupart des groupes affiche une efficacité écotrophique (*EE*) proche de 0.95, un paramètre qui informe sur l'utilisation importante de la production de chacun des groupes en termes de prédation et/ou d'exploitation par la pêche. En lien avec la structuration des modèles, les groupes « oiseaux » affichent une *EE* nulle et les groupes de mammifères marins des *EE* proches de 0.9, des valeurs probablement très élevées et en marge de la réalité compte tenu de l'absence de pêche sur ces groupes dans les modèles. En ce qui concerne les groupes planctoniques (phyto et zooplancton), 60 à 95 % de la production est utilisé dans les deux systèmes. Néanmoins, les valeurs de *EE* pour les producteurs primaires indiquent qu'une grande partie de leurs productions terminent dans le compartiment détritique sous forme de matière organique particulaire.

En Gascogne, en 2013, la biomasse supportée par l'écosystème (hors détritiques et rejets) est de 115.5 t / km², représentée principalement par les invertébrés benthiques (53.5 %), les groupes phytoplanctoniques (17 %), les groupes zooplanctoniques (14.9 %), les pélagiques (6.3 %), les démersaux (5 %) et les crustacés (2 %). L'écosystème Celtique présente quant à lui une biomasse totale (hors détritiques et rejets) supérieure avec 154.4 t / km². Les principaux groupes sont ici représentés par les invertébrés benthiques (61.2 %), les groupes phytoplanctoniques (14 %), les groupes zooplanctoniques (11.8 %), les démersaux (6.3 %), les pélagiques (3 %) et les crustacés (2.4 %).

Au sein des deux écosystèmes, les principaux flux, en termes de quantité, sont ainsi observés à la base du réseau trophique (détritiques, phytoplanctons, zooplanctons et invertébrés benthiques) et transportent l'énergie vers les plus hauts niveaux trophiques (Figure 3). Les compartiments des invertébrés benthiques, des démersaux « divers » et des petits pélagiques jouent un rôle clé, comme intermédiaires des flux énergétiques entre les bas et les hauts niveaux trophiques.

L'indice d'omnivorie s'établit entre 0 et 1.40 en Gascogne et 0 et 1.39 en Celtique. Pour la sardine, l'indice prend la valeur de 0 dans les 2 écosystèmes en raison de son alimentation exclusive sur le compartiment meso-zooplanctonique. En revanche, les plus fortes valeurs d'omnivorie concernent les groupes d'oiseaux en raison de leurs caractères opportunistes. Le groupe baudroies, le merlan ou encore la langoustine présentent également des indices d'omnivorie élevés en raison de leurs alimentations diversifiées

s'établissant sur plusieurs niveaux trophiques. Notons que ces résultats sont entièrement liés à la structure et à la définition des régimes alimentaires des modèles Ecopath.

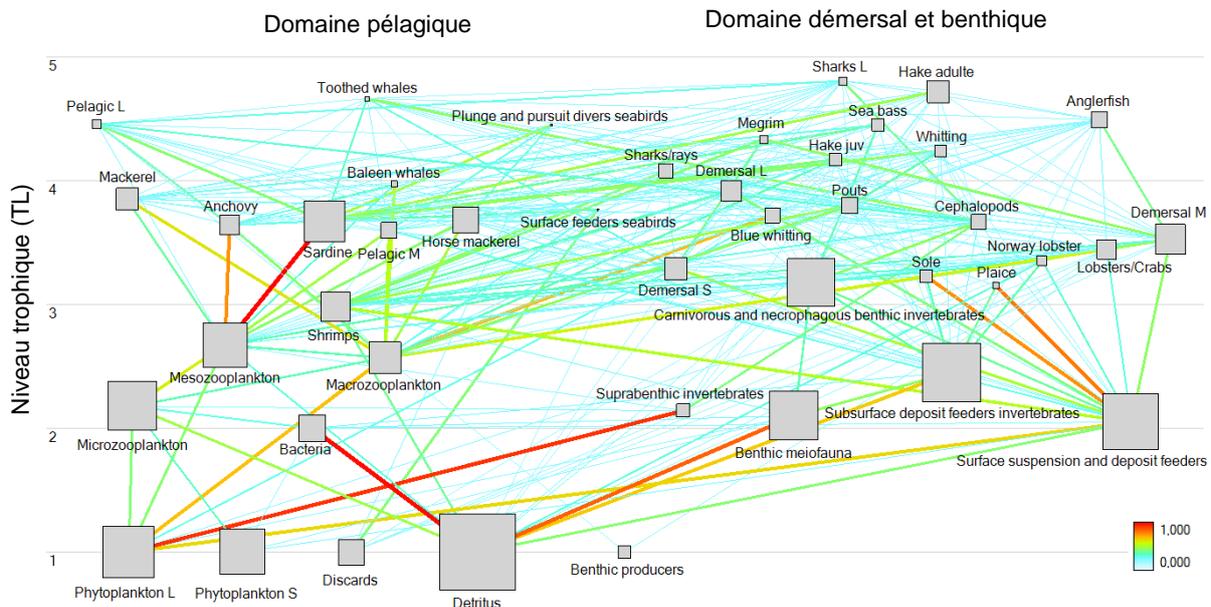


Figure 3 Schéma du réseau trophique du golfe de Gascogne en 2013. La taille de chaque boîte est proportionnelle au log de la biomasse du groupe fonctionnel. Tous les groupes sont représentés en fonction de leurs niveaux trophiques sur l'axe des ordonnées et connectés aux autres via les lignes colorées représentant l'importance des relations proies-prédateurs en termes de flux.

En Gascogne et en Celtique, la biomasse totale se répartit au sein de 5 niveaux trophiques (Figure 4). En effet, les niveaux trophiques compris entre 6 et 7 présentent une biomasse considérée comme négligeable (moins de 1 % du TST). Entre ces 5 niveaux trophiques les efficacités de transfert (TE) varient entre 12 - 17 % et 12 - 16 % respectivement pour la mer Celtique et le golfe de Gascogne. Soit une TE moyenne de 14.27 et 13.50 %. Cette efficacité moyenne de transfert est particulièrement influencée par les détritiques qui tirent à la hausse la valeur observée et laisse à penser que le compartiment joue un rôle prépondérant dans le fonctionnement trophique des systèmes. Notons également que le transfert trophique le plus efficace a lieu entre les niveaux 2 et 3.

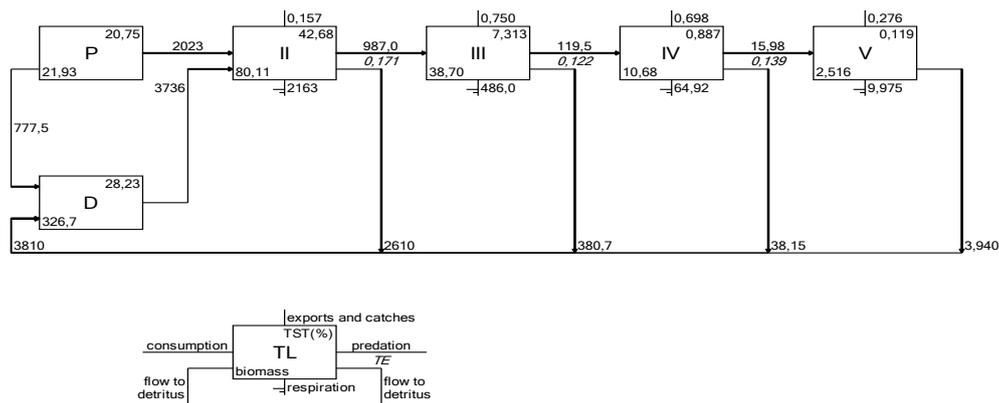


Figure 4 Biomasses, flux et efficacités de transfert agrégés par niveaux trophiques selon Lindeman. Le graphique ci-dessus correspond à l'écosystème de mer Celtique en 2013. Les flux sont exprimés en tonne km² an⁻¹. P correspond aux producteurs primaires (TL=1) et D représente les détritiques.

En mer Celtique, le TST équivaut à 13 645 t km⁻² indiquant que la somme des flux dans cet écosystème est supérieure à celle du golfe de Gascogne (12 336 t km⁻²). Cette différence peut s'expliquer par une productivité supérieure dans les zones VIIe-j du CIEM. Le TST en mer Celtique est ainsi représenté principalement par la consommation (51 %), des flux vers les détritiques (28 %), suivis par les flux respiratoires (20 %) et les flux d'export

correspondant notamment aux captures (1 %). En Gascogne, ces valeurs de flux sont très similaires bien que les flux dits d'export représentent le double de ceux déterminés en Celtique (soit $0.013 \text{ t.an}^{-1}.\text{km}^{-2}$). Par conséquent, il semble qu'une très grande partie de la production soit consommée en interne et qu'une part importante de la biomasse vivante aboutisse sous la forme de détritiques dans les 2 écosystèmes étudiés. Toujours en mer Celtique, les flux issus des producteurs primaires, des détritiques et des rejets (niveau trophique 1) représentent près de 49 % du TST. Les niveaux trophiques 2 composés principalement de zooplanctons, d'invertébrés benthiques et du groupe bactéries composent quant à eux 43 % du TST. Par conséquent, 92 % de l'activité en termes de flux à lieu dans la partie inférieure du réseau trophique de mer Celtique mais aussi du golfe de Gascogne.

Analyse des impacts trophiques mixtes et indice de keystoneess

En lien avec la détermination des régimes alimentaires dans le modèle, les impacts trophiques mixtes montrent qu'en général la majorité des groupes ont un impact négatif sur eux même de par une augmentation de la compétition intra-groupe pour les ressources et/ou une augmentation du phénomène de cannibalisme (Figure 5). A titre d'exemple, que ce soit dans le golfe de Gascogne ou la mer Celtique, le groupe « merlu juvénile » s'impacte lui-même négativement alors que le cannibalisme au sein du groupe représente moins de 5 %.

En analysant la matrice du golfe de Gascogne, uniquement pour les principaux groupes exploités, il est possible de distinguer plusieurs types d'impacts. Tout d'abord des impacts directs par relations proies / prédateurs. C'est le cas, par exemple, du groupe des grands démersaux qui impacte fortement et négativement la plie alors qu'elle ne représente que 2 % de leur alimentation. Il en est de même pour le groupe des grands requins qui impacte négativement le groupe des grands pélagiques par prédation directe. Réciproquement, le groupe des tacauds qui représente 20 % du régime alimentaire du merlan, impacte positivement celui-ci. Les crevettes, principales proies des requins/raies et des tacauds, influencent également positivement ces groupes. Des relations trophiques plus complexes peuvent également être mises en évidence. Par exemple, les grands requins influencent positivement l'anchois en exerçant un contrôle négatif, par prédation, sur l'un des prédateurs de l'anchois : le groupe des grands pélagiques. De même, le groupe des baudroies impacte positivement le groupe des crevettes en influençant négativement le groupe des moyens démersaux. De façon générale, il semble que les grands prédateurs, par prédation directe ou en entraînant un relâchement de la prédation sur les autres groupes, jouent un rôle déterminant dans la dynamique des deux écosystèmes. Ils jouent un rôle de contrôle top-down au sein des systèmes.

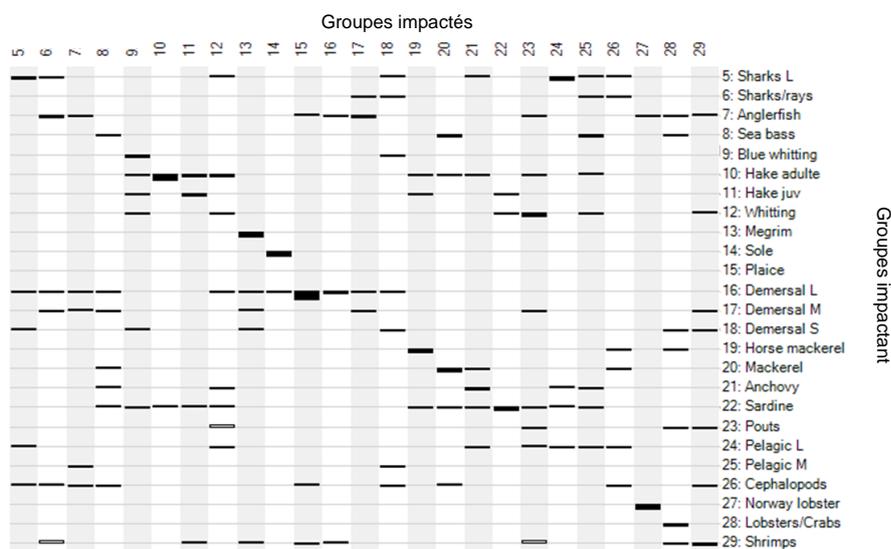


Figure 5 Analyse des Impacts Trophiques Mixtes (MTI) du réseau trophique du golfe de Gascogne. La taille des barres est proportionnelle à l'impact trophique des groupes fonctionnels. En noir, les impacts négatifs et en blanc les impacts positifs.

L'étude des indices *KS*, estimés à partir des méthodes proposées par Librarato *et al.* (2006), Power *et al.* (1996) et Valls *et al.* (2015), conduisent à l'identification de groupes clés différents. En effet, les indices proposés par Librarato *et al.* (2006), Power *et al.* (1996) identifient les mêmes groupes clés mais tendent à surestimer l'importance des groupes dont les biomasses sont importantes. C'est la raison pour laquelle les groupes de bas niveaux trophiques comme les groupes de phytoplanctons, de zooplanctons et d'invertébrés benthiques sont considérés comme exerçant un rôle clé. L'indice *KS* développé par Valls *et al.* (2015) permet d'identifier un plus grand nombre de groupes situés dans la partie supérieure du réseau trophique : les apex prédateurs. Globalement, dans le golfe de Gascogne comme en mer Celtique, les groupes identifiés comme exerçant un rôle clé sont similaires. Parmi les hauts niveaux trophiques, les grands requins, les requins/raies et les odontocètes (en anglais, toothed whales) sont les groupes ayant l'indice *KS* le plus élevé. Dans la partie basse du réseau, les groupes du méso et du macrozooplancton, les invertébrés benthiques comme les carnivores/nécrophages et les homards/crabs, ainsi que le grand phytoplancton, sont également identifiés comme groupes clés dans les deux écosystèmes. Notons qu'en mer Celtique, les deux compartiments d'oiseaux, malgré leurs biomasses très faibles, sont identifiés comme compartiments clés. Les compartiments de bas niveaux trophiques sont probablement considérés comme clé de voûte de par leurs importances dans la diet de la plupart des groupes de poissons et des niveaux trophiques supérieurs. Réciproquement, les hauts niveaux trophiques exercent un contrôle top-down sur les niveaux inférieurs.

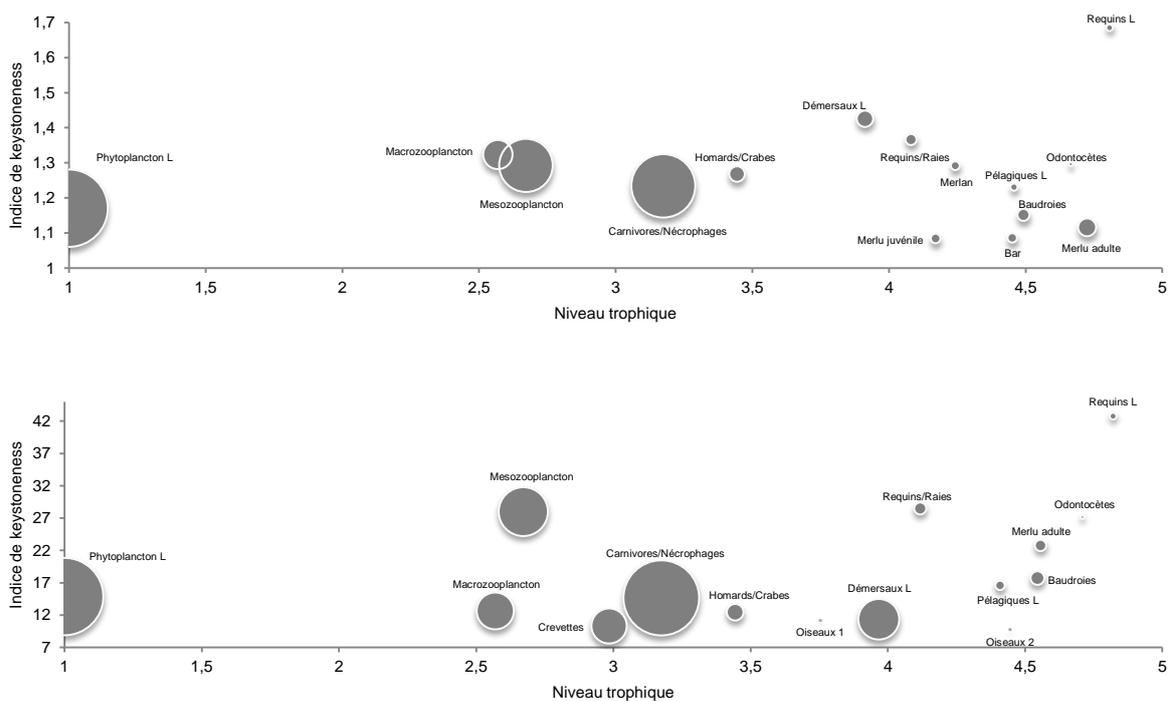


Figure 6 Indices de keystone *KS* (Valls *et al.*, 2015) en fonction du niveau trophique, pour les 15 groupes fonctionnels les plus importants dans le golfe de Gascogne (haut) et en mer Celtique (bas). La taille des cercles est proportionnelle à la biomasse du groupe.

L'analyse des MTI, bien que relativement complexe à démêler, révèle néanmoins que les principaux groupes influençant les réseaux trophiques du golfe de Gascogne et de la mer Celtique sont situés dans la partie supérieure de ces réseaux. Ce point, associé à l'analyse des *KS*, renforce l'idée que ces compartiments occupent un rôle essentiel dans le fonctionnement trophique des deux écosystèmes.

Analyse des spectres trophiques de 2013

En 2013, la quantité de biomasse en Celtique est supérieure entre les niveaux trophiques 2 et 4.7 tandis que le golfe de Gascogne affiche une biomasse supérieure de hauts niveaux trophiques d'environ 60 % (Figure 7). Une biomasse double de merlu en Gascogne en est la principale cause. Dans les deux écosystèmes, la plus grande proportion de biomasse accessible est comprise entre les niveaux trophiques 3 et 4.7. Entre ces niveaux, la biomasse accessible représente en moyenne 46 % de la biomasse totale.

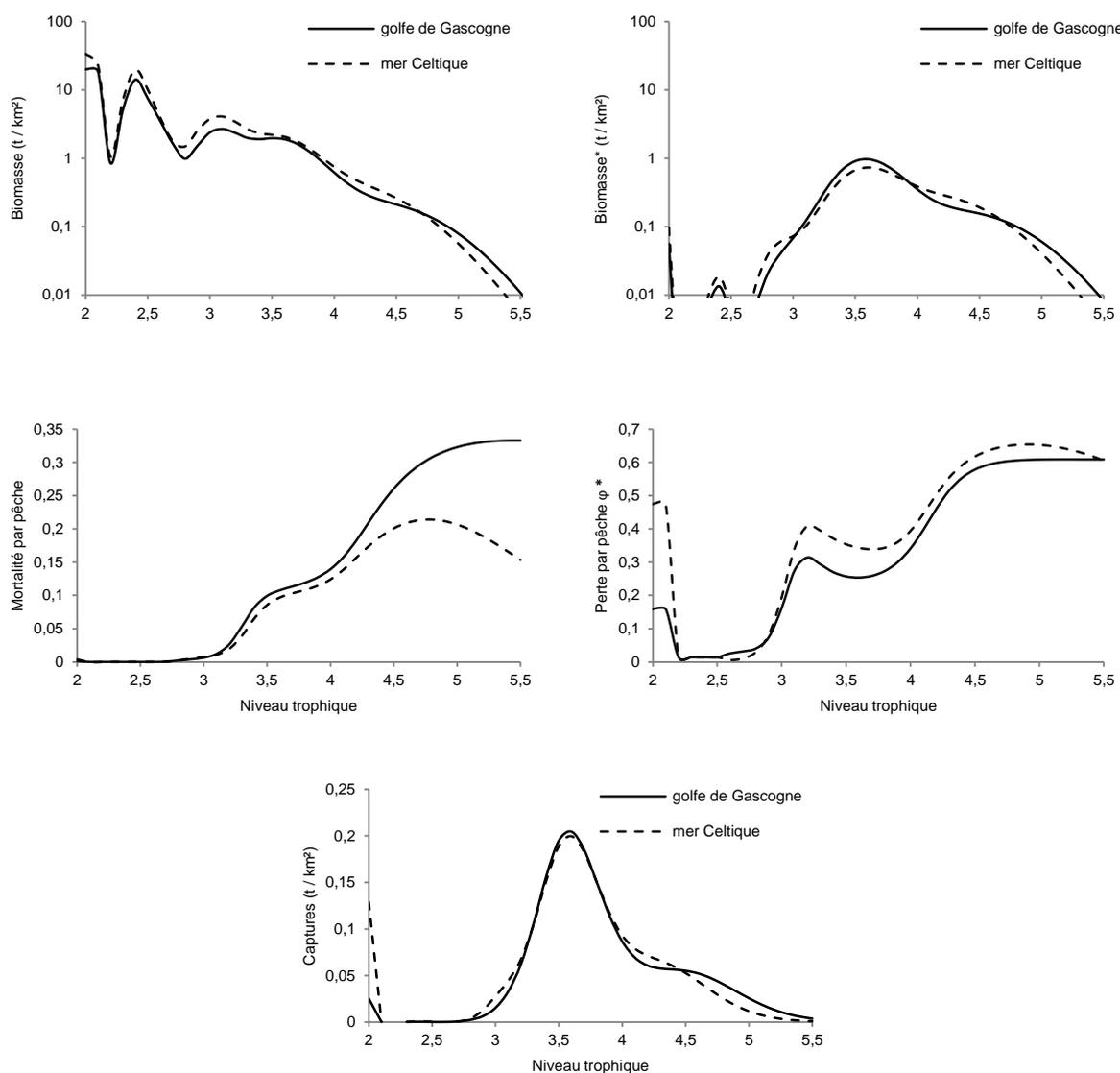


Figure 7 Spectres trophiques des biomasses (log), biomasses accessibles (log), mortalités par pêche (F), pertes par pêche accessible (ϕ^*) et captures pour le golfe de Gascogne (ligne continue) et la mer Celtique (ligne pointillée), en 2013.

En mer Celtique, comme dans le golfe de Gascogne, l'essentiel des captures s'effectuent entre les niveaux trophiques 3 et 5 avec un pic de captures observé au niveau trophique 3.6 correspondant au chinchard, au maquereau et autres pélagiques comme la sardine ou encore le hareng et le sprat. Ces captures représentent environ 24 % de la biomasse accessible au niveau trophique 3.6. Il est vrai que des captures existent pour les TL inférieurs à 3 (invertébrés benthiques et producteurs primaires) mais compte tenu de la faible fiabilité des données, ces résultats ne seront pas discutés ici. Globalement, les différences de niveaux de captures sont plus marquées pour les TL supérieurs à 4.5.

En effet, l'analyse des spectres trophiques de mortalité par pêche (F) et de perte par pêche (φ^*) met en évidence deux résultats principaux. Premièrement, les pêcheries du golfe de Gascogne ciblent davantage, et significativement, les espèces de haut TL (particulièrement le merlu) par rapport aux pêcheries de mer Celtique. Deuxièmement, le taux de perte par la pêche est supérieur en mer Celtique et ce pour l'ensemble des niveaux trophiques.

Par ailleurs, au sein des deux systèmes, les pertes par pêche sont globalement croissantes avec le niveau trophique. Les TL compris entre 2 et 2.9 (invertébrés benthiques de type bivalves, petits crustacés, etc) sont ainsi peu exploités, les TL intermédiaires voient entre 30 et 40 % de leurs productions annuelles capturées par la pêche et c'est pour les TL supérieurs à 4 (merlu, baudroies, cardine, grands requins et morue) que l'impact est le plus fort avec 60 à 65 % de la production prélevée. Notons que la courbe du taux de perte par la pêche montre un pic autour du niveau trophique 3.2, correspondant au niveau trophique de la langoustine et du groupe des carnivores-nécrophages, soulignant le fait que ces invertébrés benthiques sont plus capturés (et ciblés) que les autres (dont les niveaux trophiques sont compris entre 2 et 3.5).

In fine, le golfe de Gascogne et la mer Celtique apparaissent relativement proches tant du point de vue du fonctionnement trophique que de l'impact de la pêche sur les niveaux trophiques. C'est la raison principale pour laquelle, dans la suite de ce travail, un focus tout particulier sur un seul des deux écosystèmes sera présenté. Le golfe de Gascogne fera donc l'objet d'une analyse plus détaillée sur les changements écosystémiques intervenus entre 1980 et 2013 et également dans l'élaboration des scénarii de gestion écosystémique.

3.2. Evolution des écosystèmes et impacts de la pêche : Quels changements ?

EcoTroph : pour évaluer les évolutions de 2013 par rapport à 1980

Entre les niveaux trophiques 2 et 3.2, la mortalité par pêche a été fortement réduite en 2013 par rapport à 1980 (Figure 8). A titre d'exemple, les captures du groupe fonctionnel des suspensivores et dépositivores de surface (composés majoritairement de bivalves) ont été divisées par plus de deux, passant de 4300 t à 1800 t, entre 1980 et 2013. Il en est de même pour le groupe des crevettes où les captures ont été divisées par 3 sur la période. Néanmoins, malgré la nette décroissance de la pression de pêche, la biomasse sur cet intervalle trophique n'a progressé en 2013, en moyenne, que de 6 %.

L'évolution la plus marquée s'établit entre les niveaux trophiques 3.3 et 4.3, niveaux dominés en abondance par les pélagiques. En effet, l'occurrence de conditions environnementales favorables et donc de bons recrutements, a permis une augmentation de biomasse d'environ 24 %. En outre, rappelons que la grande majorité des groupes fonctionnels exploités se situent dans cet intervalle trophique. Dans le même temps, la mortalité par pêche et le taux de perte par la pêche, pour la classe trophique 3.7 (sardine, chinchard, etc), se sont accrus de 46 et 50 % respectivement. L'accroissement de biomasse a ainsi permis une augmentation forte des captures sur cet intervalle trophique : elles ont presque doublé pour les TL proche de 3.7. Or, rappelons que ces niveaux trophiques sont soumis à une dynamique beaucoup plus instable et tributaire des conditions environnementales ce qui n'est pas sans conséquence, d'un point de vue économique et sociale, sur les activités de pêche.

En 2013, les niveaux trophiques supérieurs à 4.3 (principalement le merlu, le merlan, les baudroies, les grands demersaux et les grands requins) semblent moins ciblés mais également moins impactés par la pêche. En effet, la mortalité par pêche a été réduite de 10 % pour les plus hauts niveaux trophiques. Toutefois, cette réduction de l'impact de la pêche reste faible compte tenu des mesures de gestion adoptées par l'union européenne à la fin des années 1990 (approche de précaution) puis à la fin des années 2000 (gestion au

RMD). Notons tout de même une augmentation de biomasse de 17 %, observée pour les TL supérieurs à 4.3. Cette augmentation est donc le fruit d'une régression de la mortalité par pêche mais également d'un très bon recrutement du merlu en 2008 qui a permis à la biomasse féconde de passer de 46 000 t cette même année, à plus de 200 000 t en 2013 (100 000 t en 1980) à l'échelle de l'aire de répartition du stock. Ainsi, l'accroissement de la biomasse entre les niveaux 4.3 et 5.5 a permis de revenir à des niveaux de captures similaires en 2013 par rapport à 1980.

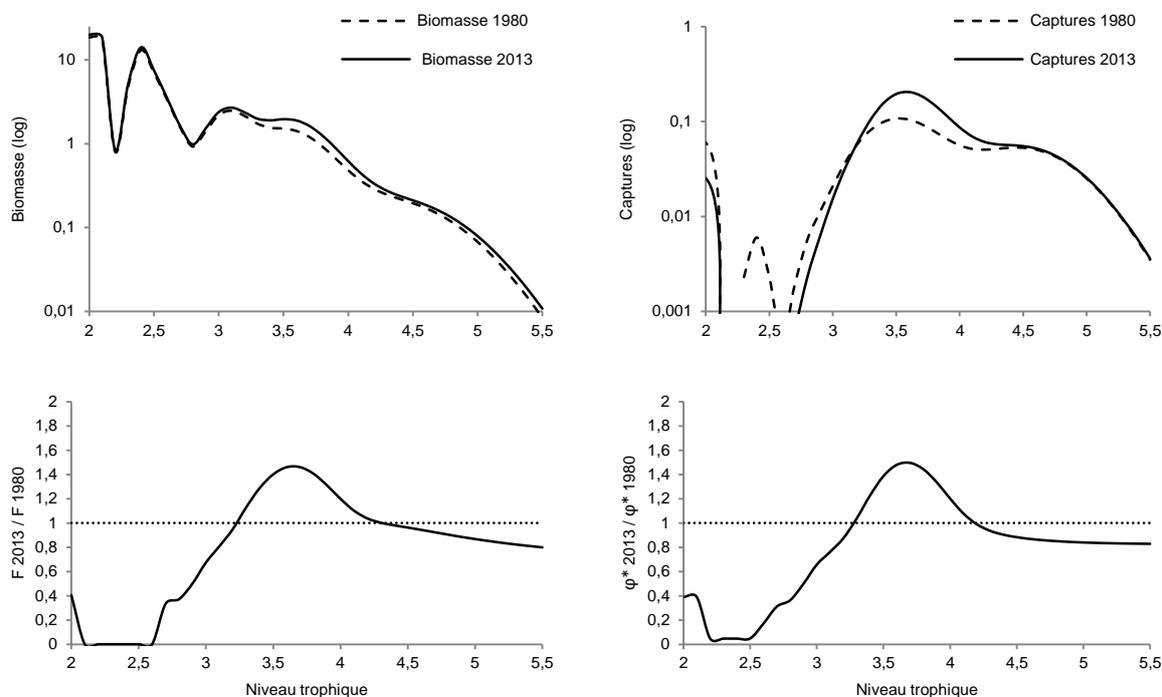


Figure 8 Evolution des spectres de biomasse et de captures du golfe de Gascogne, entre 1980 et 2013 (haut). Ratio des mortalités par pêche F et des pertes par pêche accessibles ϕ^* (bas).

EcoTroph : pour porter un diagnostic écosystémique de l'état d'exploitation du golfe de Gascogne

La simulation d'une augmentation de l'effort de pêche nous enseigne 3 points (Figure 9). Le premier : une augmentation de l'effort de pêche, même multiplié par 3 par rapport à la situation actuelle (2013) ne semble avoir que très peu d'effet, en termes de biomasse, sur la base du réseau trophique (TL compris entre 2 et 3.3). Rappelons qu'il s'agit là des compartiments trophiques zooplanctoniques, des divers compartiments de benthos et également des crevettes. Les espèces qui composent ces compartiments, caractérisées par des fortes biomasses, présentent des turnovers rapides et d'une manière générale ne sont que très peu exploitées. En outre, ces groupes bénéficient d'un relâchement de la pression qu'exercent sur eux les niveaux trophiques supérieurs, davantage soumis à la pression de pêche. Le second point porte sur les niveaux trophiques compris entre 3.4 et 4. Ces niveaux, composés de pélagiques de type anchois, sardine, maquereau et chinchard mais aussi des compartiments divers de démersaux et de céphalopodes sont davantage ciblés mais finalement peu impactés par une augmentation de l'effort de pêche. A titre d'exemple, une augmentation de l'ordre de 50 % ($mE = 1.5$), par rapport à l'effort de pêche actuel, entrainerait une diminution moyenne de 4 % de leurs biomasses. Cet impact modéré s'explique, ici aussi, par une productivité élevée de ces groupes et un relâchement de la prédation par les niveaux supérieurs. Le troisième point porte sur les niveaux trophiques supérieurs à 4. La pêche atteint ici son impact maximal puisque la quasi intégralité des espèces affichant un tel niveau trophique sont exploitées. En admettant un relâchement de la pression de pêche de 30 % ($mE = 0.7$), le golfe de Gascogne pourrait bénéficier d'une

augmentation de biomasse d'environ 18 % des TL supérieurs à 4.2. Enfin, notons que, selon le modèle, la biomasse actuelle des top-prédateurs (TL supérieurs à 4.5) ne représente guère plus que 44 % de leurs biomasses supposées à l'état vierge (mE = 0). Pour la classe trophique 4.8, la biomasse a ainsi été divisée par 2 par rapport à l'état vierge et par plus de 4 si c'est la biomasse accessible qui est considérée.

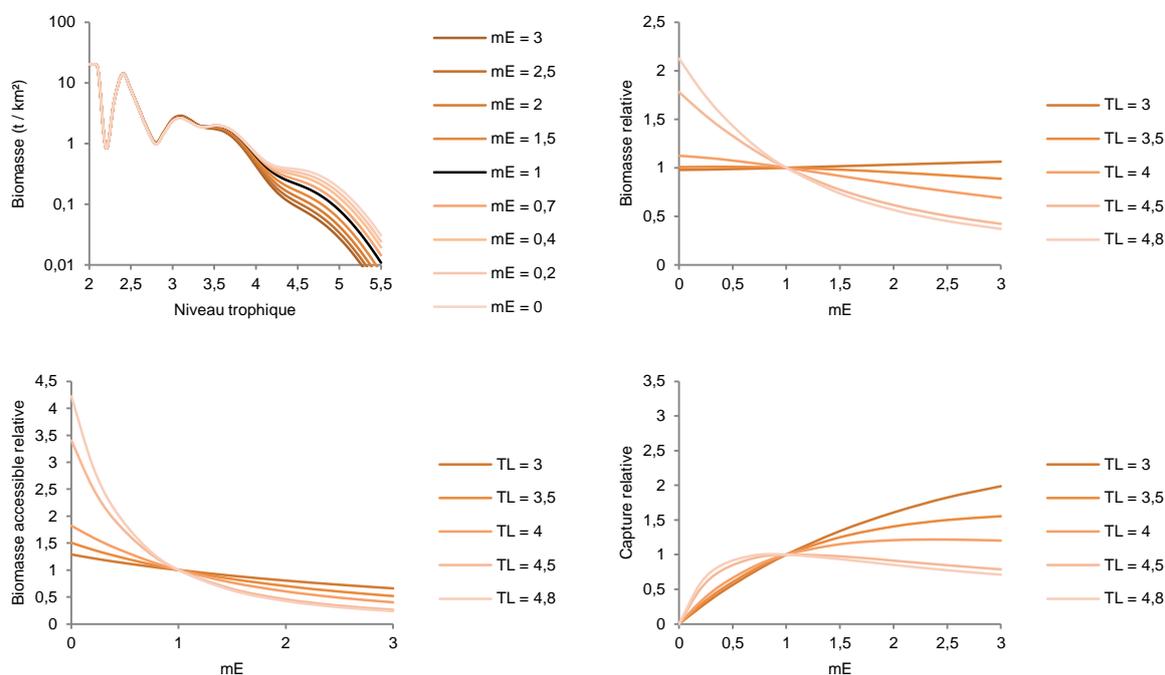


Figure 9 Spectre trophique de biomasse (échelle log) selon une simulation d'augmentation ou de diminution de l'effort de pêche de 2013. Biomasse relative (B / B_{ref}) de différentes classes trophiques en fonction d'un multiplicateur d'effort (mE) (l'effort de pêche 2013 correspond à un mE = 1). Biomasse accessible relative (B^* / B_{ref}^*) et captures relatives par classe trophique, exprimé en fonction d'un multiplicateur d'effort (mE = 0 correspond à une situation sans exploitation).

En ce qui concerne les captures, les simulations suggèrent qu'une augmentation des captures est possible à l'échelle de l'écosystème. Néanmoins, cette augmentation est largement induite par les niveaux trophiques compris entre 3 et 3.5, à l'heure actuelle encore sous-exploités. De plus, augmenter de 50 % l'effort de pêche n'entraînerait qu'une augmentation de 15 % des captures pour la classe trophique 4 et une diminution des captures pour les classes trophiques 4.5 et 4.8 (3 % et 7 % respectivement). Ainsi, ne serait-ce que d'un point de vue économique, augmenter l'effort de pêche n'apparaît que peu profitable et/ou rentable. Enfin, remarquons qu'une augmentation de la pression de pêche engendrerait une diminution du niveau trophique moyen des captures : la raréfaction des captures de hauts TL implique de pêcher plus bas dans le réseau trophique (Figure 10). Dans une situation proche de l'état vierge le MTL_C s'établit à 4.03 et le MTL_B à 2.57. Le niveau trophique de la biomasse varie donc peu avec la pression de pêche.

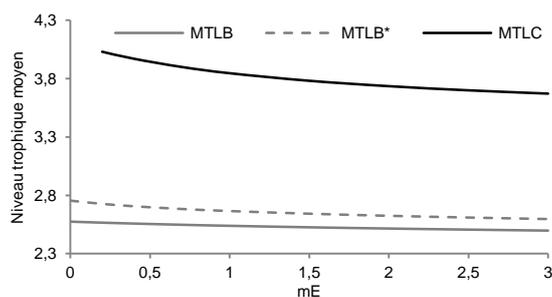


Figure 10 Evolution du niveau trophique moyen des captures (MTL_C), de la biomasse totale (MTL_B) et accessible (MTL_B^*).

En lien avec la figure 9, il est possible d'établir un diagnostic sur l'état d'exploitation actuel (2013) du golfe de Gascogne. La même analyse peut être conduite à partir du modèle 1980 (Figure 11).

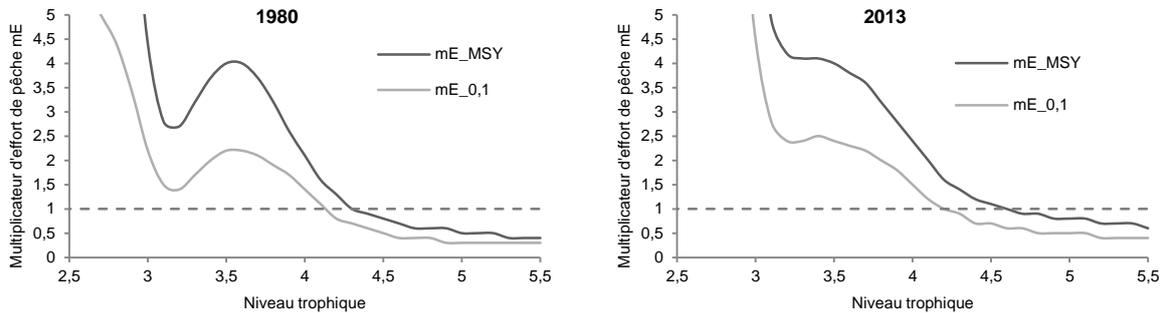


Figure 11 Indicateurs d'état des ressources par classe trophique pour l'écosystème du golfe de Gascogne en 1980 (a) et 2013 (b). mE_0,1 correspond à un multiplicateur d'effort pour atteindre la pleine exploitation et mE_MSU un multiplicateur pour atteindre la surexploitation.

Les simulations mettent en évidence une amélioration de l'état d'exploitation du golfe de Gascogne en 2013 par rapport à 1980. Alors que la pleine exploitation débutait à partir du TL 4.1 en 1980, elle débute désormais pour les TL supérieurs à 4.2 en 2013. De même, en 1980, les TL supérieurs à 4.3 étaient surexploités (soit l'ensemble des stocks démersaux ainsi que les grands requins) tandis que le phénomène de surexploitation débute aujourd'hui au TL 4.6 (merlu, grands requins). Ainsi, en 2013, les classes trophiques comprises entre 4.2 et 4.6 sont considérées comme pleinement exploitées (bar, baudroies, merlan, cardine, grands pélagiques). En outre, la valeur des deux indicateurs pour les niveaux trophiques supérieurs à 4.5 est nettement supérieure en 2013 qu'en 1980, ce qui suggère une surexploitation moins marquée. Aussi, en 1980, il fallait réduire de 40 % l'effort de pêche pour stopper la surexploitation du TL 4.7 et revenir à une situation de pleine exploitation, il faut désormais le réduire de 10 % pour atteindre ce même état. D'une façon générale, ce type d'analyse est fortement dépendante des paramètres d'accessibilité, eux-mêmes définis de manière très empirique. Il s'agit donc d'observer une tendance générale plutôt que l'évaluation exacte de l'état d'un niveau trophique. Dans ce cas, nous assistons bien à une amélioration de l'état d'exploitation de l'écosystème et à un décalage des limites de pleine et de surexploitation. Cette évolution est, en partie, liée à la réduction de l'effort de pêche initiée au début des années 2000, qui a permis la reconstitution (lente) de certains stocks et également de conditions environnementales favorables (le merlu en est un bon exemple). Bien évidemment, il ne s'agit pas d'affirmer avec certitude que le niveau trophique 3.7 est en état de sous exploitation. D'ailleurs, au sein de cette classe, les évaluations monospécifiques de stocks comme pour le chinchard, par exemple, indique une situation contraire. Il en est de même pour la sole, appartenant à la classe trophique 3.2 qui est ici déterminée comme sous exploitée.

Les résultats pour l'écosystème de mer Celtique, en 1980 et en 2013, font l'objet de l'Annexe 12.

Analyses de sensibilité aux principaux paramètres

Les analyses de sensibilités conduites sur les paramètres α et γ confirment le diagnostic posé sur l'état d'exploitation en 2013 et l'amélioration par rapport à la situation de 1980 (Annexe 13). En effet, les limites de pleine exploitation et de surexploitation sont similaires quel que soit le paramètre de contrôle top down ou de forme delta simulé. Les résultats du modèle EcoTroph s'avèrent davantage sensibles aux paramètres d'accessibilité (S_t) définis. En effet, la variation de S_t de $\pm 10\%$ ou de $\pm 20\%$ induit des changements relativement importants dans l'estimation des indicateurs de pleine et surexploitation (Annexe 13). A titre d'exemple, avec une augmentation de 20 % des valeurs de sélectivité, la pleine exploitation débute au niveau trophique 4.4 (4.2 avec la

valeur sélectionnée) tandis que la limite de surexploitation s'établit au niveau trophique 5.1 (4.6 avec la valeur sélectionnée). Le paramètre d'accessibilité est donc un paramètre critique à prendre en compte : en induisant une augmentation (ou une diminution) de la biomasse théoriquement accessible, les paramètres F^* et ϕ^* s'en trouvent modifiés d'autant. Néanmoins, la tendance observée d'une amélioration de l'état d'exploitation du golfe de Gascogne n'est pas remis en cause par cette analyse.

Ecopath : pour compléter l'analyse de l'impact de la pêche à l'échelle écosystémique

En 1980, les captures totales effectuées dans le golfe de Gascogne représentaient 1.4 t/km² tandis qu'elles s'élèvent aujourd'hui à 1.9 t/km².

En 2013, année la plus récente de l'évaluation des stocks, le niveau trophique moyen des captures (*MTLc*) s'établit à 3.88 contre 3.87 en 1980. L'évolution de cet indice s'avère très erratique mais relativement stable sur la période étudiée, déterminé par la variabilité des captures de chinchard et de merlu (Figure 12). En ce qui concerne, la Production Primaire Requise par la Pêche (*PPRc*), elle est similaire entre les années 1980 et 2013 et caractéristique des valeurs observées dans les écosystèmes fortement exploités.

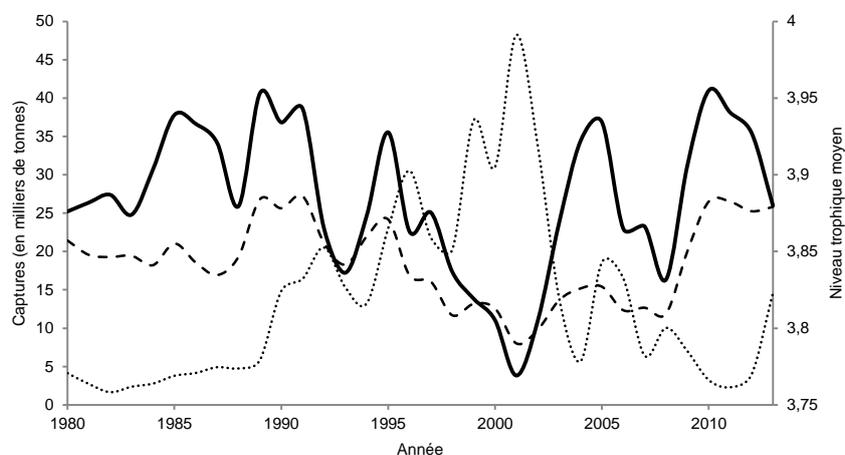


Figure 12 Evolution du niveau trophique moyen des captures entre 1980 et 2013. La ligne en trait-d'union représente les captures de merlu et la ligne en pointillée correspond aux captures de chinchard.

Globalement, les indicateurs écosystémiques calculés en routine dans le logiciel EwE vont dans le sens d'une amélioration, bien que modérée, de l'état de « santé trophique » du golfe de Gascogne. Citons à titre d'exemple, une augmentation des flux totaux et une réduction des flux d'export, une efficacité de transfert supérieure et une biomasse totale (hors détritux) supérieure en 2013 par rapport à 1980 (Tableau 3).

Tableau 3 Synthèse des statistiques calculées en routine par le modèle Ecopath pour les modèles 1980 et 2013 du golfe de Gascogne.

Statistiques et indicateurs	Gascogne 1980	Gascogne 2013	Unités
Indices écosystémiques théoriques			
Total biomass (excluding detritus) (TB)	106.5	115.5	tonne km ⁻² an ⁻¹
Total system throughput (TST)	11 891	12 335	tonne km ⁻² an ⁻¹
Sum of all consumption (TQ)	6 034	6 296	tonne km ⁻² an ⁻¹
Sum of all exports (TE)	186	156	tonne km ⁻² an ⁻¹
Sum of all respiratory flows (TR)	2 288	2 398	tonne km ⁻² an ⁻¹
Sum of all flows into detritus (TFD)	3 384	3 485	tonne km ⁻² an ⁻¹
Sum of all production (TP)	3 755	3 889	tonne km ⁻² an ⁻¹
Calculated total net primary production	2 474	2 555	tonne km ⁻² an ⁻¹
Total primary production/total respiration	1.08	1.07	
Net system production (TPP-TR)	186	156	tonne km ⁻² an ⁻¹
Total primary production/total biomass	23.22	22.11	

Total biomass/total throughput (TB/TST)	0.01	0.01	
Mean transfer efficiency (TTE)	12.8	13.5	%
Connectance Index (CI)	0.198	0.198	
System Omnivory Index (OI)	0.224	0.222	
Indices d'état de la pêche			
Total catches	1.4	1.9	tonne km ⁻² an ⁻¹
Mean trophic level of the catch (TLc)	3.87	3.88	
Gross efficiency of the fishery	0.0010	0.0007	
Primary production required to sustain the fishery (considering PP + detritus)	23.93	23.67	%
Indices de recyclage			
Predatory cycling index	2.77	2.73	%
Throughput cycled (excluding detritus)	142	147	tonne km ⁻² an ⁻¹
Finn's cycling index	30.05	30.02	%
Finn's mean path length (MPL)	4.80	4.83	
Information Indices			
Ascendency (A)	20.49	20.52	%
Overhead (O)	79.51	79.48	%
Capacity (C)	54 539	56 933	Flowbits

Les indices trophiques d'impacts permettent de mesurer les impacts positifs et négatifs de chaque pêcherie sur chaque groupe (Figure 13). Les impacts les plus importants sont remarqués pour la cardine et la langoustine, suivis par la sole, le merlu et le chinchard. La pêcherie dite mixte, intégrant l'ensemble des captures des espèces qui ne font pas l'objet d'une évaluation complète par le CIEM, impacte principalement le bar, les baudroies et les grands requins. Des impacts positifs sont notés pour les mammifères marins qui profitent d'un relâchement de la prédation des grands requins et également d'un relâchement de la prédation sur certaines de leurs proies : les espèces pélagiques. En outre, ces espèces pélagiques sont peu ou moins impactées par une potentielle augmentation de la pression de pêche par rapport aux espèces de niveaux trophiques supérieurs. Il en est de même pour la plie, les petits et les moyens démersaux où les effets d'une augmentation de la pression de pêche sont compensés par un relâchement de la prédation et de la compétition pour les ressources alimentaires.

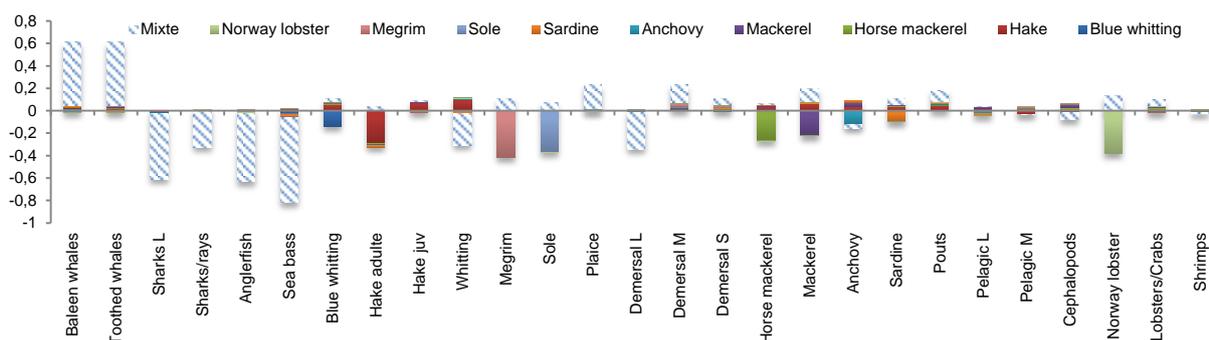


Figure 13 Impact trophique Mixte (MTI) de chaque flottille sur les principaux groupes du modèle Ecopath 2013 du golfe de Gascogne.

En se focalisant sur la « flottille merlu », l'une des principales espèces ciblées dans le golfe de Gascogne, l'analyse des MTI montre bien entendu un impact négatif très fort sur cette espèce mais également des effets positifs pour le merlan bleu, les juvéniles de merlu, le merlan et une variété de pélagiques (chinchard, maquereau, anchois et sardine) via une réduction de la prédation et du cannibalisme que le merlu exerce sur eux. Réciproquement, des groupes comme les moyens pélagiques, les céphalopodes, les crabes/homards et les crevettes pâtissent d'une recrudescence de prédation des proies du merlu. Les grands

requins, quant à eux, se voient affectés négativement d'une baisse de l'abondance du merlu ce qui induit un impact léger mais positif sur les mammifères marins.

Ecosim : une vision dynamique des changements intervenus entre 1980 et 2013

Le modèle Ecosim ajusté sur les séries chronologiques de biomasses (14 groupes fonctionnels) et de captures (24 groupes fonctionnels) fournit une estimation des abondances pour l'ensemble des groupes (Figure 14). Globalement, le modèle prédit correctement les tendances observées de biomasses et de captures pour les groupes dont les séries chronologiques sont riches en informations, complètes sur la période étudiée et associées à une des deux variables forçantes (F et/ou R selon les groupes).

Par exemple, pour le groupe merlu adulte, le modèle rend compte de la décroissance de la biomasse entre 1980 et 2005 et l'augmentation brusque de celle-ci par la suite. Dans un premier temps, la pêche est le principal facteur expliquant la diminution de biomasse puis, dans un second temps, le recrutement apparaît comme l'un des paramètres déterminant de la tendance observée. La mise en place de TAC en est un second. De plus, il semble que par des interactions de type cannibalisme, le merlu profite de l'augmentation de biomasse de ses juvéniles. Le modèle reproduit correctement l'évolution des captures pour ce groupe bien qu'il ne soit pas en mesure de prédire l'augmentation des captures en lien avec le pic de biomasse.

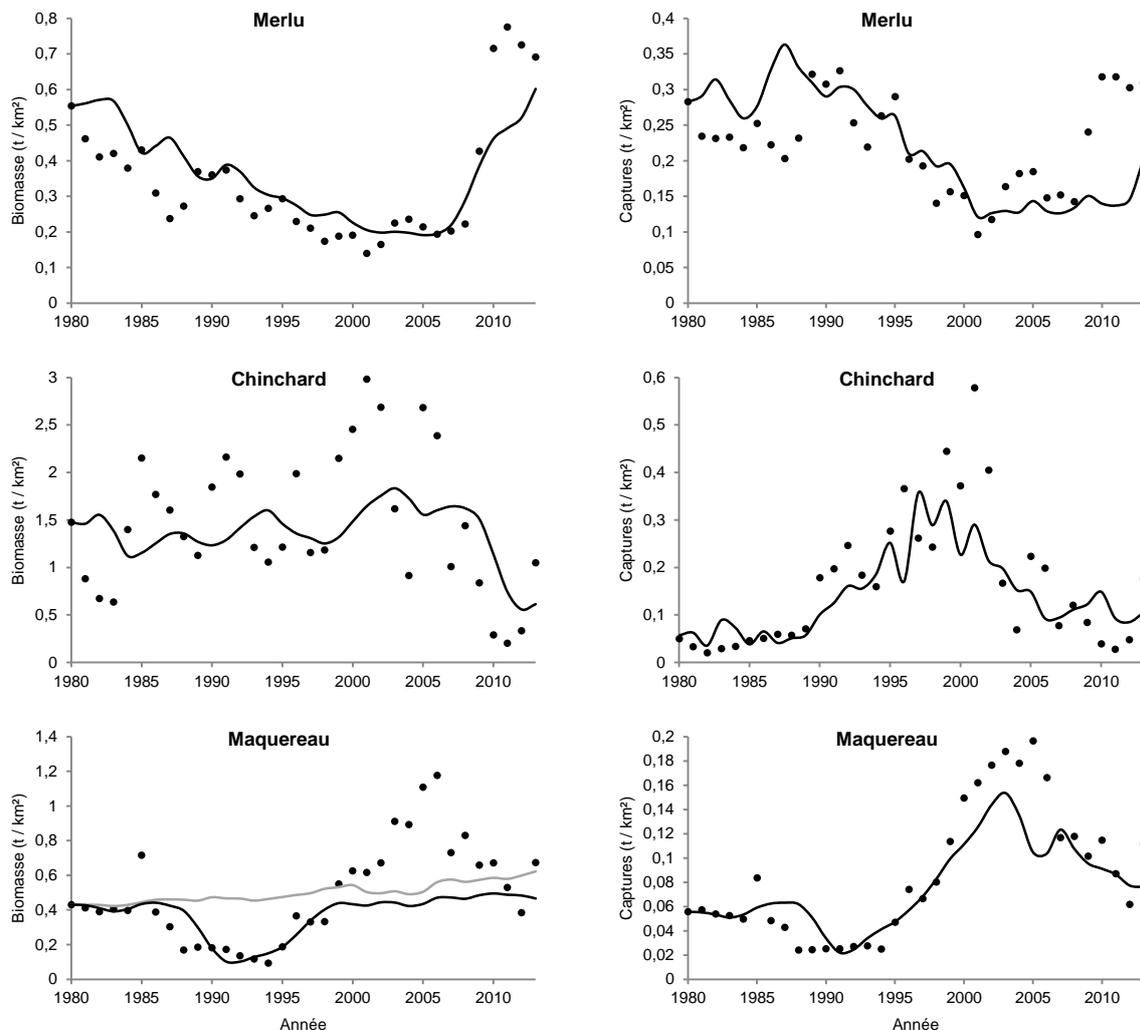


Figure 14 Biomasses et captures observées (points) et prédites (ligne continue) pour les groupes merlu adulte, chinchard et maquereau à partir du modèle Ecosim. La ligne continue grise (maquereau) représente la prédiction de biomasse sans forçage par le recrutement.

Pour les groupes monospécifiques pélagiques comme l'anchois, le maquereau et, dans une moindre mesure, le chinchard, l'environnement à travers le recrutement est le facteur prépondérant de l'ajustement. Ainsi, pour le chinchard, le modèle prédit correctement l'augmentation progressive des captures jusqu'au pic atteint au milieu des années 1990 puis la diminution qui s'en est suivie jusqu'à la fin des années 2000 (en lien avec l'effort de pêche). En ce qui concerne l'évolution de la biomasse de ce groupe, la ré-augmentation de l'effort de pêche à partir de 2006, l'absence de bon recrutement dans la même période et l'augmentation de biomasse du merlu (et donc de la prédation sur le chinchard), agissent en synergie dans la déplétion observée (et modélisée) à la fin de la période étudiée.

Les prédictions, pour le groupe maquereau, sont très satisfaisantes pour les captures mais le modèle ne capte pas l'augmentation de biomasse du milieu des années 2000. L'accroissement de la mortalité par pêche suffit à expliquer les fortes captures alors même que les changements d'abondance des prédateurs du maquereau (le bar et le merlu principalement) n'impliquent pas d'augmentation de sa biomasse au milieu des années 2000. Deux hypothèses sont également envisageables. Une première d'ordre méthodologique : l'augmentation de la biomasse observée peut-être un artefact lié au calcul de celle-ci (au prorata des captures) et une seconde d'ordre écologique où l'augmentation de biomasse est due à une entrée réelle de maquereau dans la zone d'étude que le modèle n'est pas en mesure de simuler.

En revanche, le modèle n'est pas en mesure de prédire de façon adéquate les changements de captures et de biomasses de certains groupes comme la sole et ce, malgré un forçage par l'effort de pêche et/ou le recrutement. Dans ce cas, la variabilité observée n'est pas entièrement déterminée par les activités de pêche ou les relations trophiques prises en compte dans le modèle mais probablement par des facteurs d'ordre environnementaux non intégrés ici. A titre d'exemple, la qualité et la disponibilité des nourriceries ou encore la disponibilité alimentaire de certaines proies (de zooplanctons principalement) peuvent être des facteurs prépondérants dans la dynamique des populations.

Enfin, rappelons que pour les groupes divers (les petits, moyens et grands démersaux, les grands requins, le groupe des requins/raies, les cephalopodes, etc), l'ajustement est effectué en forçant par les captures. Il s'agit d'une hypothèse non négligeable, tant d'un point de vue écologique qu'halieutique, laissant supposer que la biomasse évolue conjointement avec les captures selon la mortalité par pêche F définie dans Ecopath ($F = \text{Capture} / \text{Biomasse}$).

L'ensemble des ajustements sur les séries chronologiques de biomasses et de captures dans le golfe de Gascogne et en mer Celtique est fourni en annexe 14 et 15.

3.3. Du passé vers le futur : Etablissement de scénarii de gestion

Analyse de scénarii de gestion des pêches

Le scénario statu quo (maintien de l'effort de pêche 2013 jusqu'en 2030) montre que le modèle Ecosim 2013 est proche d'une situation d'équilibre pour une grande majorité des groupes exploités, avec un équilibre atteint en 4 à 5 ans. Le maintien de la pression de pêche 2013 entrainerait néanmoins une réduction d'environ 10 % des biomasses des classes trophiques comprises entre 4 et 4.6 (classes intégrant les grands requins, les requins/raies, les baudroies, le bar, le merlu, le merlan ou encore la cardine) (Figure 15). Ainsi, ce scénario de gestion ne permet pas la reconstitution des principaux groupes exploités dans le golfe de Gascogne. En ce qui concerne les captures, selon le schéma d'exploitation de 2013, elles sont, à terme, vouées à diminuer de 3 à 7 % entre les classes 3 et 5.5. Les indicateurs écosystémiques calculés confirment l'appauvrissement en biomasse des niveaux trophiques supérieurs avec les indices MTI, HTI, API et MTL_C en baisse en 2030 par rapport à 2013 (Tableau 4).

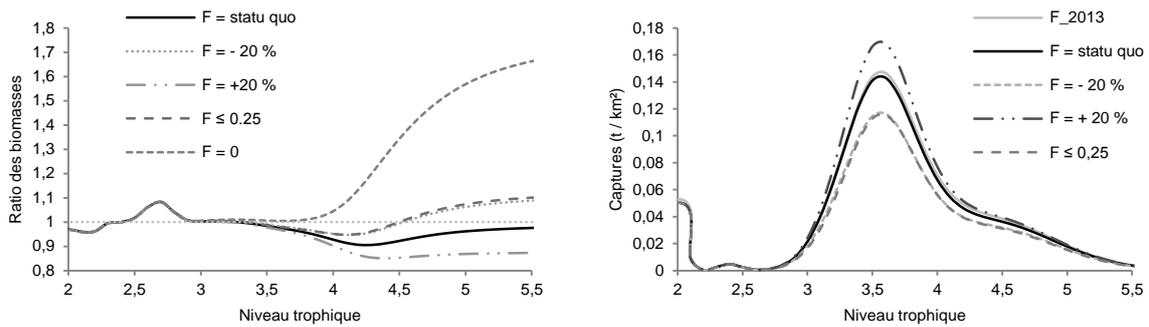


Figure 15 Ratios des biomasses 2030_{simulé} / 2013 des différents scénarii mis en œuvre et spectres des captures associées.

Les scénarii $F = -20\%$ et $F \leq 0.25$ sont similaires en terme de conséquences sur les biomasses et captures. Notons que le scénario $F \leq 0.25$ concerne uniquement les groupes sole, langoustine et bar, groupes pour lesquels le F est supérieur à 0.25 en 2013. Ces deux scénarii conduiraient à une augmentation de biomasse des niveaux trophiques compris entre 4 et 5.5 (avec un maximum de 10 % comparativement à l'année 2013, 13 % par rapport au statu quo en 2030). A titre d'exemple, le groupe des baudroies, des grands démersaux, du merlu ou encore des grands requins seraient, parmi les hauts niveaux trophiques, les principaux bénéficiaires du scénario $F = -20\%$, avec une augmentation de biomasse de 4.5, 6, 7 et 15 % respectivement. Les niveaux trophiques intermédiaires, entre 3.5 et 4.5, seraient impactés négativement par une augmentation de la prédation mais verraient leur biomasse progresser en moyenne de 2 % par rapport à la situation au statu quo (de 5 % entre les niveaux trophiques 4 et 4.5). Certaines espèces comme le chinchard, surexploitée en 2013, bénéficierait, à terme, d'une augmentation de plus de 73 % de sa biomasse. Du point de vue des captures, une réduction de l'effort de pêche 2013 ou la mise en œuvre d'un scénario de gestion dit écosystémique ($F \leq 0.25$) conduirait à une réduction notable de la production hormis pour le chinchard (+ 39 %). Ce dernier élément suggère que l'écosystème du golfe de Gascogne est dans une situation de sous-exploitation globale. Le scénario d'une augmentation de l'effort de pêche de 20 % va dans ce sens, puisqu'à terme les captures pourraient théoriquement augmenter de 16 % pour la classe trophique 3.5. Du point de vue modélisation, ces résultats sont concordants avec le diagnostic « optimiste » établi, via EcoTroph, sur l'état d'exploitation du golfe de gascogne en 2013. Cependant, d'un point de vue écologique et réaliste, il semble que le modèle Ecosim ne soit pas en mesure de prédire correctement l'évolution de certains groupes. Certes, les classes trophiques comprises entre 2.6 et 3.6 sont globalement peu exploitées (principalement des invertébrés benthiques mais aussi des petits pélagiques comme la sardine) et les taux d'exploitation relativement faibles pour ces classes, mais il semble que le modèle soit inadapté pour traduire des situations de surexploitation pour des groupes tels que la sole ou encore la langoustine. Autre élément pouvant participer à l'explication de ces résultats, la mortalité par pêche (incluse dans le ratio P/B) serait sous estimée comparativement à la mortalité totale. A titre d'exemple, le ratio P/B du groupe des tacauds (TL = 3.8) est évalué à 1.4 et la mortalité par pêche ne représente que 8 % de la mortalité totale.

Enfin, le scénario sans pêche ($F = 0$) indique qu'une augmentation de biomasse de 66 % est possible pour la classe trophique 5.5. Assez logiquement, c'est ce scénario qui maximise la valeur de l'ensemble des indicateurs écosystémiques. Notons que les niveaux trophiques inférieurs à 3.3 ne sont pas marqués par une augmentation de biomasse par rapport au scénario statu quo. L'existence d'un contrôle top-down accentué pour ces niveaux en est la principale raison, la simulation selon un recrutement moyen constant en est la seconde : la dynamique des espèces pélagiques étant davantage régie par les conditions environnementales, l'éventualité de bons recrutements modifierait fortement les simulations.

Tableau 4 Synthèse des indicateurs écosystémiques calculés à partir des simulations effectuées en 2030. La biomasse et les captures sont calculées pour les principales espèces exploitées (hors producteurs primaires et invertébrés benthiques par exemple).

	Etat 2013	scenario statu quo	scenario F = -20 %	scenario F = + 20 %	scenario F = 0.25	scenario sans pêche
MTL	2.275	2.276	2.281	2.272	2.281	2.301
MTI	3.811	3.801	3.814	3.789	3.816	3.871
HTI (%)	0.027	0.025	0.027	0.023	0.027	0.036
API (%)	0.222	0.208	0.219	0.197	0.221	0.270
Biomasses (t/km ²)	12.325	11.941	12.175	11.709	12.182	13.178
Captures (t/km ²)	1.467	1.415	1.180	1.626	1.153	0
FIB	Année réf.	-0.021	-0.080	0.020	-0.092	--
MTL _c	3.789	3.784	3.781	3.782	3.782	--

Notons que le scénario $F = F_{MSY}$ a été testé dans cette étude. Néanmoins, les résultats étant similaires au scénario statu quo, ils ne sont pas détaillés ici.

Analyse des impacts de chaque flottille

Dans cette partie, les simulations de suppression de chacune des flottilles sont comparées à la situation à l'équilibre (2030) du scénario statu quo, ceci afin de s'affranchir de tout effet relatif à une situation de retour à l'équilibre de l'écosystème. Deux flottilles se distinguent quant à leurs effets sur la biomasse et les captures : les fileyeurs de plus de 15 mètres et les chalutiers de fond (Figure 16). Ces deux flottilles sont particulièrement multispécifiques et leurs impacts se répercutent sur les principaux compartiments exploités de l'écosystème. Ainsi, les chalutiers de fond engendrent une réduction d'environ 10 % de la biomasse des hauts niveaux trophiques et entraînent un léger relâchement de la pression de prédation exercée sur les niveaux intermédiaires, qui profitent d'une augmentation très faible de leurs biomasses (+ 1 %). Les fileyeurs de plus de 15 m ont également un impact négatif sur les plus hauts niveaux trophiques, le merlu particulièrement, et entraîne une diminution de l'ordre de 10 % sur la classe trophique 5.5. Cette réduction plus importante de la biomasse des apex prédateurs accroît l'effet top-down sur les niveaux intermédiaires avec des espèces comme le maquereau ou le chinchard qui bénéficient du relâchement généré (+ 3 % de biomasse pour la classe trophique 3.7). Notons que les effets des différentes flottilles simulées apparaissent négligeables sur les biomasses inférieures au niveau trophique 3.2.

En ce qui concerne les captures, comme pour les simulations précédentes, il semble qu'une réduction de la mortalité par pêche induise une réduction des captures par classe trophique.

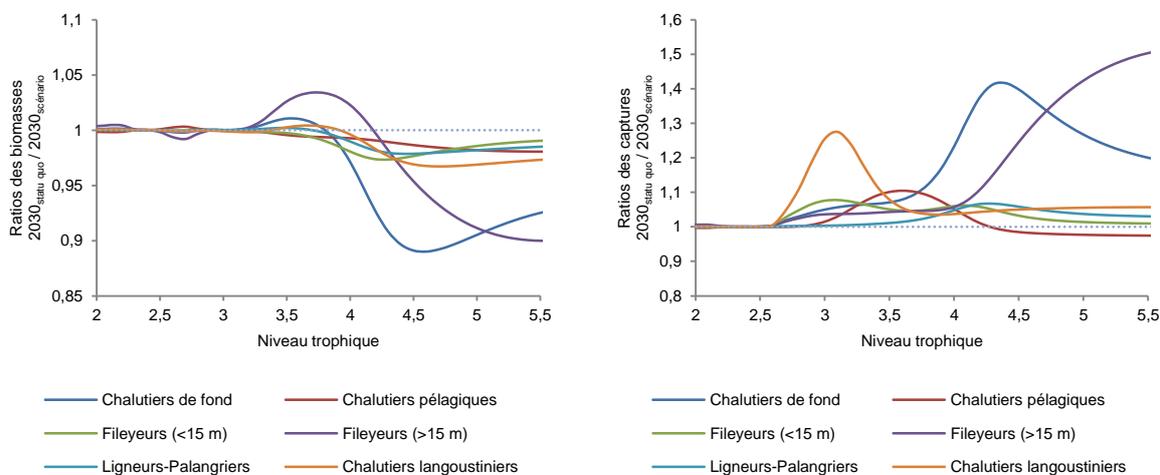


Figure 16 Ratios des biomasses et des captures ($2030_{\text{statu quo}} / 2030_{\text{scénario}}$) pour les différents scénarii testés.

Notons que les pics de réduction de captures, par rapport à la situation statu quo en 2030, correspondent aux principaux niveaux trophiques ciblés par la flottille en question. A titre d'exemple, le retrait de la flottille des langoustiniers entraîne une réduction de 27 % des captures de la classe trophique 3.1, dont la langoustine fait partie.

Analyse de la cohérence des indicateurs (ACP)

Pour interpréter les résultats de l'ACP, il est usuel d'étudier simultanément les résultats des individus (scénarii) et des variables (indicateurs écosystémiques). Dans l'ensemble, le premier axe oppose les scénarii ayant des indicateurs écosystémiques de bon état d'exploitation à des indicateurs de pression de pêche plus importante (Figure 17). Notons que la variable MTL_C est corrélée négativement avec les indicateurs API, MTI et HTI. En effet, la simulation de « suppression » consiste à réduire la mortalité par pêche et donc potentiellement les captures sur des niveaux trophiques souvent élevés (le merlu par exemple), ce qui entraîne une réduction du MTL_C et une augmentation des biomasses des niveaux trophiques supérieurs. Les indicateurs de « bon état », à savoir HTI, API, MTI et MTL, sont corrélés positivement entre eux et il ne semble pas ou peu exister de corrélation entre ces variables et le niveau de biomasse des principales espèces exploitées. De même, les indicateurs de « pression », à savoir la PPR, le niveau de capture, le FIB et le MTL_C , sont corrélés positivement entre eux. Ainsi, comme le suggérait l'analyse des spectres trophiques, les simulations sans les chalutiers de fond et les fileyeurs de plus de 15 m, en réduisant la mortalité par pêche sur les niveaux trophiques supérieurs (merlu, baudroies, requins/raies, cardine, etc), impliquent des plus fortes biomasses d'apex prédateurs et de niveaux trophiques supérieurs, la simulation sans chalutiers de fond étant celui qui engendre une biomasse supérieure des principales espèces exploitées. En ce qui concerne les autres simulations, la réduction des mortalités par pêche ne semble pas suffisante pour améliorer l'état d'exploitation du golfe de Gascogne. Par conséquent, il semble bien que ce soit les chalutiers de fond ainsi que les fileyeurs de plus de 15 m qui aient les impacts les plus forts sur l'écosystème.

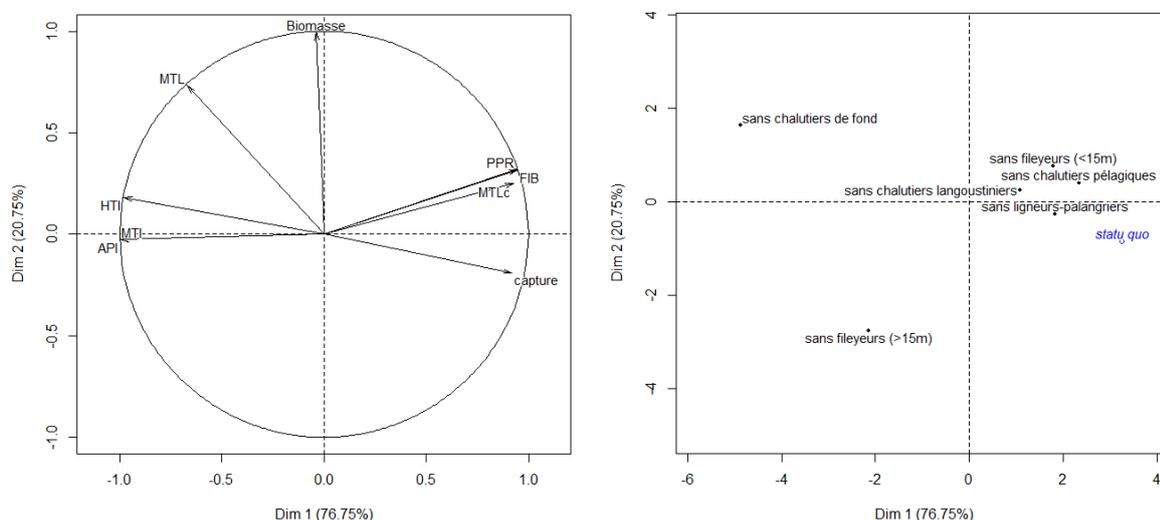


Figure 17 ACP réalisée à partir des simulations. Graphique des variables (indicateurs écosystémiques) et des individus (flottilles).

4. Discussion - Conclusion

4.1. Limites et perspectives d'améliorations des modèles

Dans un contexte d'élargissement des approches halieutiques traditionnelles, les modèles écosystémiques, notamment trophiques, ont un rôle important à jouer pour améliorer la connaissance scientifique sur les écosystèmes exploités et progresser dans le domaine des prévisions (Coll *et al.*, 2015). Les modèles Ecopath with Ecosim et EcoTroph, malgré les incertitudes inhérentes à leurs utilisations, offrent la possibilité de représenter de façon simplifiée les écosystèmes marins, de tester la cohérence des données disponibles et de simuler sur le long terme l'évolution des systèmes (Christensen & Walters, 2004).

L'utilisation de ces modèles nécessite de faire des choix plus ou moins empiriques et étroitement liés aux questions scientifiques posées. Dans cette étude, les écosystèmes marins sont volontairement perçus comme des systèmes de production halieutique et la démarche de modélisation vise à développer des modèles opérationnels capables de simuler et d'entrevoir les effets de scénarii de gestion écosystémique. Cependant, la volonté de construire une représentation globale du fonctionnement des écosystèmes oblige à faire des choix de paramétrisation ne pouvant se baser uniquement sur des connaissances existantes. Dans ce modèle, les compartiments mono-spécifiques ont été particulièrement développés afin de favoriser la compréhension des relations inter-espèces, améliorer l'ajustement des modèles Ecopath et Ecosim et analyser les effets de différents scénarii de gestion à l'échelle de l'espèce, du stock. Certains auteurs, comme Fulton *et al.* (2003), montrent que la structure d'un modèle influence fortement l'efficacité de celui-ci à capter la complexité et les propriétés réelles d'un écosystème. La structure des modèles trophiques développés ici constitue donc un compromis entre efficacité et éléments de réponse aux questions soulevées. La structure des modèles du golfe de Gascogne et de la mer Celtique composés respectivement de 43 et 48 groupes fonctionnels, s'intègre dans l'évolution constatée des modèles Ecopath dans la communauté scientifique, avec des structures de plus en plus complexes et un nombre de boîtes croissant (Colléter *et al.*, 2013b). A titre d'exemple, le modèle « mer du Nord » développé par Mackinson & Daskalov (2007) se compose de 68 groupes fonctionnels et un modèle « mer Celtique » visant à étudier les oiseaux marins en comporte 68 (Lauria, 2012).

Un précédent modèle a été développé par Guénette & Gascuel (2009) puis Bontorcha *et al.* (2014) sur l'ensemble golfe de Gascogne - mer Celtique. Cependant, dans la mise en œuvre de l'approche écosystémique des pêches au niveau européen et dans le contexte de la Directive Cadre Stratégie pour le Milieu Marin (DCSMM), le golfe de Gascogne et la mer Celtique sont considérés comme des écorégions distinctes. De plus, compte tenu de différences significatives en terme d'exploitation (les débarquements ne sont quantitativement et qualitativement pas les mêmes en Gascogne et en Celtique), de composition spécifique des communautés et de processus océanographiques, la première démarche de cette étude a consisté en la construction de deux modèles séparés pour le golfe de Gascogne et la mer Celtique. Cette scission du modèle existant entraîne obligatoirement un ajustement empirique de certains paramètres et notamment de la matrice des régimes alimentaires. En effet, bien que la matrice des diets soit construite à partir des données de littératures existantes, à partir d'écosystèmes les plus similaires possibles, elle constitue sans aucun doute la grande faiblesse et l'élément centrale à améliorer dans l'utilisation future des modèles Ecopath développés ici. Par ailleurs, certains projets comme Eatme, mené par l'IFREMER et visant à collecter et à analyser les contenus stomacaux des principales espèces commerciales, apporteront probablement des informations plus robustes pour la mise en œuvre des modèles trophiques.

La matrice des régimes alimentaires n'est néanmoins pas le seul point faible des modèles développés. La scission du modèle préexistant a obligé l'estimation des biomasses par le logiciel Ecopath pour de nombreux compartiments trophiques (30 sur 43

compartiments dans le modèle Gascogne) et la qualité de ces estimations dépend fortement des paramètres d'entrée comme les ratios P/B et Q/B eux même déterminés par des équations empiriques. Notons par ailleurs que le ratio Q/B, pour les groupes nécessitant son entrée et présents dans les deux systèmes, est considéré identique. Or, comme le stipule l'équation de Palomares and Pauly (1998), ce paramètre dépend de la température du système étudié. Dans cette étude, une température moyenne de 13.9°C est considérée en Gascogne et en Celtique à la fois en 1980 et en 2013. Toutefois, Koutsikopoulos & Le Cann (1996) affirment que la température du golfe est comprise entre 10.5 et 12°C et Lauria (2012) utilise quant à elle une température moyenne de 12.77°C en mer Celtique. Il s'agit donc d'une hypothèse à ne pas négliger et probablement à corriger dans des travaux futurs.

Enfin, les régimes alimentaires, les productivités et les taux de consommation sont issus de mesures à un instant t mais il est probable que les régimes alimentaires des poissons (les carnivores particulièrement) soient davantage basés sur une alimentation opportuniste et flexible dans le temps et dans l'espace (Shin, 2000; Trenkel *et al.*, 2005). Ces paramètres contraignent fortement le modèle d'autant qu'ils évoluent au cours de l'année. Une meilleure connaissance de ces paramètres pourrait aboutir à une amélioration de la qualité des modèles. De même, la mise en œuvre du modèle Ecospace (Walters *et al.*, 1999), nécessiterait certes un travail de synthèse important concernant la distribution spatio-temporelle des espèces mais permettrait de s'affranchir de l'hypothèse d'un comportement spatialement homogène sur les zones d'étude. Enfin, l'utilisation du modèle Ecospace pourrait permettre, sous hypothèse de disponibilité des données, une meilleure définition de la répartition spatiale de l'effort de pêche dans les deux écosystèmes et en somme réduire les incertitudes structurelles associées à la construction des modèles Ecopath (Pauly *et al.*, 2000).

Dans ce travail, les données de captures et de biomasses sont issues au maximum des groupes de travaux du CIEM. Toutefois, l'existence de séries chronologiques incomplètes, de limites de répartition de stocks dépassant les zones d'études et d'allocation des captures à l'échelle de subdivisions implique une correction des statistiques existantes. Cette correction, sans réelle rigueur statistique, au prorata des captures ou au prorata des surfaces CIEM, peut être la source de biais non négligeables se répercutant sur l'intégralité des résultats. Cette approche s'appuie sur l'hypothèse que l'évolution des captures et des biomasses, de certaines espèces comme le chinchard, le maquereau ou la sardine, sont identiques, ce qui constitue une hypothèse forte. Néanmoins, en dépit de biais dus à des différences de schémas d'exploitation ou à des demandes de marché particulières, les captures des espèces commerciales reflètent généralement les ordres de grandeur relatifs des populations (Klyashtorin, 1998; Pauly *et al.*, 1998). En outre, la mise en œuvre de ce type de correction ne constitue pas un cas isolé et est relativement caractéristique des estimations de biomasse et de captures dans les démarches Ecopath (Ainsworth *et al.*, 2001; Bentorcha *et al.*, 2014; Guénette & Gascuel, 2009; Sánchez & Olaso, 2004).

Un des objectifs majeurs de ce travail porte sur un meilleur ajustement du modèle dynamique Ecosim grâce à l'ajout d'une année supplémentaire de biomasse et de captures dans les séries chronologiques, l'amélioration de la définition des régimes alimentaires par une définition plus fine de certains compartiments benthiques (les invertébrés principalement) et la distinction des deux écosystèmes. Cependant, la mise en œuvre de cette démarche ne conduit qu'à une amélioration limitée de l'ajustement. Le modèle souffre toujours, à la fois d'un manque de contrastes et d'informations dans les séries chronologiques et à la fois d'un manque de données sur l'évolution de l'effort de pêche dans les deux écosystèmes. La période étudiée ne correspond pas à la période où les deux écosystèmes ont subi les plus grands changements tant en termes de captures que de biomasses. En effet, Guénette & Gascuel (2012) ont montré, sur l'ensemble golfe de Gascogne/mer Celtique, que les changements d'abondances (et de captures) ont eu lieu majoritairement après la seconde guerre mondiale, entre 1950 et 1970. La période qui s'en suit est caractérisée par une relative stabilité des captures. Dans l'ajustement du modèle

Ecosim du golfe de Gascogne, la pression de pêche n'explique qu'environ 10 % de la variabilité totale des données. Ce qui est somme toute relativement faible par rapport à d'autres écosystèmes exploités dans le monde. A titre d'exemple, Taylor *et al.* (2008) montrent que la pêche explique 22 % de la dynamique observée du courant nord du Humboldt et Neira *et al.* (2014) estiment que les activités de pêche expliquent 21 % de la variabilité observée du courant sud du Humboldt. Cependant, dans la présente étude, le manque de séries chronologiques de mortalité par pêche (F) constitue un frein important dans l'ajustement et la compréhension de l'influence de la pêche dans la dynamique des systèmes. Une perspective d'amélioration pourrait être l'estimation de séries d'efforts de pêche pour les groupes ne faisant pas l'objet d'une évaluation.

En dépit de ces imperfections, les modèles de réseau trophique développés fournissent un bon aperçu de la structure et du fonctionnement trophique du golfe de Gascogne et de la mer Celtique. En outre, ce type d'approche permet de mettre en lumière les informations manquantes dans la mise en œuvre efficace d'une gestion écosystémique (la connaissance des régimes alimentaires sur les zones étudiées, le suivi de l'effort de pêche, etc) et une mise en cohérence de l'ensemble des données disponibles (captures, biomasses). De plus, bien que des améliorations soient encore possibles, l'utilisation du modèle Ecosim, pour comprendre les évolutions observées et tester des scénarii de gestion, permet un travail préliminaire intéressant et informatif.

4.2. Fonctionnement trophique et état des écosystèmes

L'analyse du fonctionnement trophique du golfe de Gascogne et de la mer Celtique met en avant l'importance à la fois des bas niveaux trophiques (phytoplanctons et zooplanctons) et également des hauts niveaux trophiques (grands requins, requins/raies, odontocètes, merlu, etc) dans le contrôle des deux écosystèmes. Dans la partie supérieure des réseaux, les apex prédateurs exercent un contrôle top-down, plus ou moins marqué, sur les niveaux trophiques intermédiaires (les pélagiques de type maquereau, chinchard, sardine, hareng et sprat en mer Celtique) tandis qu'à la base des réseaux, les producteurs primaires et secondaires influencent, par des mécanismes de type bottom-up, non seulement les niveaux intermédiaires mais également les niveaux trophiques plus élevés. Cette étude contraste donc les affirmations d'une régulation majoritairement bottom-up du golfe de Gascogne, mise en avant par Lassalle *et al.* (2011, 2012). De plus, Ainsworth *et al.* (2001), dans la mise en œuvre du modèle Ecopath appliqué au golfe de Gascogne en 1970 et 1998, montrent le rôle structurant majeur des producteurs primaires et du « petit zooplancton » mais également des grands requins et des mammifères marins comme les odontocètes. En outre, la détermination des compartiments clés dans un écosystème est étroitement liée à la structure des modèles et aux choix méthodologiques faits. Dans ce travail, les compartiments à la base des réseaux trophiques, le phytoplancton, le zooplancton et les invertébrés benthiques, ont été particulièrement développés et le régime alimentaire des consommateurs secondaires a été adapté, sans certitude prononcée, à cette évolution structurelle. A défaut d'informations fiables sur la diète, il serait hasardeux de se prononcer avec certitude sur l'existence d'un contrôle plus bottom-up que top-down dans les deux systèmes. De plus, l'analyse des indices *KS* révèle des différences notables, en lien avec le niveau de biomasse que représente un compartiment trophique au sein de l'écosystème, dans la détermination des compartiments clés. Dans ce sens, l'indice *KS* développé par Valls *et al.* (2015) tend à identifier des groupes clés différents et probablement plus réalistes, de ceux déterminés par les indices de Libralato *et al.* (2006) et Power *et al.* (1996).

Enfin, ajoutons qu'il n'existe pas un seul type de contrôle sur les plateaux continentaux, il s'agit davantage de phases successives de régulation, en fonction du temps et de l'espace et en lien avec l'état d'exploitation d'un système (Hunt and McKinnell, 2006). En effet, en 2013 comme en 1980, les deux systèmes ont subi une exploitation importante et la biomasse des niveaux trophiques supérieurs, des apex prédateurs, est largement inférieure à celle pouvant exister dans une situation « vierge ». Par conséquent, il est probable que la pêche a entraîné une réduction du contrôle top-down et une accentuation du

mécanisme bottom-up. Des analyses rétrospectives, bien avant l'année 1980, pourraient confirmer ce point.

Dans l'ensemble, ce travail montre une amélioration, bien que partielle, de l'état de d'exploitation des deux écosystèmes. Les mesures de gestion, mises en œuvre à l'échelle européenne à partir de la fin des années 1990 (approche de précaution, (ICES, 1999)), associées à des effets environnementaux favorables au recrutement, ont permis dans une certaine mesure la reconstitution de plusieurs stocks parmi les hauts niveaux trophiques : le merlu en est très probablement le meilleur exemple. Néanmoins, l'impact de la pêche reste fort à l'échelle écosystémique et les progressions, vers une exploitation durable, mineures. En effet, cette étude ne montre qu'une faible augmentation des biomasses, entre 1980 et 2013, pour les niveaux trophiques supérieurs à 4.3 (+17%) associée à une réduction de la mortalité par pêche plus faible qu'envisagée au premier abord (-10 %). Rappelons qu'en 2013, la production primaire requise par la pêche dans le golfe de Gascogne représente 23.7 %. Cette forte valeur de PPR, sans grand changement par rapport à 1980, corrobore l'hypothèse que la pêche utilise encore une grande proportion de la capacité productive du plateau continental. De plus, ce résultat est comparable à des écosystèmes similaires et intensément exploités où la PPR est comprise entre 24.2 et 35.3 % (Pauly & Christensen, 1995). En mer Celtique, la PPR pour soutenir la production s'établit à 8.25 % en 2013. Cette valeur relativement faible peut être due à une surestimation de la production primaire, une sous-estimation des captures et/ou à la surexploitation qui aurait engendré une biomasse halieutique trop faible pour utiliser la production primaire disponible.

Dans le golfe de Gascogne, écosystème où les hauts niveaux trophiques sont encore surexploités, l'évolution du niveau trophique moyen des captures ne met pas en évidence le phénomène de *Fishing Down Marine Food Web* (Pauly *et al.*, 1998) au cours de la période 1980-2013. A l'inverse, le MTL_C en mer Celtique est passé de 3.81 en 1980 à 3.64 en 2006 (au rythme d'environ $-0.01TL \text{ an}^{-1}$) avant de remonter à 3.72 en 2013. La diminution du MTL_C est cependant moins importante que celle estimée par Pinnegar *et al.* (2002) ($-0.03 TL \text{ an}^{-1}$) et plus proche de celle évaluée par Pauly *et al.* (1998) à l'échelle de l'Atlantique nord-est ($-0.02 TL \text{ an}^{-1}$). Toutefois, l'évolution du niveau trophique moyen des captures ne semble pas uniquement liée à la réduction des biomasses des espèces de hauts niveaux trophiques mais également d'un changement de stratégie de l'exploitation de l'écosystème avec une mise en exploitation progressive des niveaux trophiques intermédiaires comme le chinchard et le maquereau. Il s'agit donc d'une association *Fishing Down* et *Fishing Through Marine Food Webs* (Essington *et al.*, 2006).

4.3. Minimiser l'impact de la pêche à l'échelle écosystémique

Avant toute tentative de mises en œuvre de mesures de gestion, la définition de zones dans lesquelles elles s'appliqueront est primordiale. Dans ce travail, le golfe de Gascogne et la mer Celtique, plus précisément leurs plateaux, sont considérés comme deux écosystèmes distincts. Différentes segmentations des eaux européennes en écosystèmes ont été proposées et s'éloignent plus ou moins des délimitations proposées ici. A titre d'exemple, le CIEM, dans ces évaluations, considère le golfe de Gascogne et la côte Ibérique comme une entité homogène : une écorégion. De même, la mer Celtique est associée à la mer d'Irlande, à l'ouest Ecosse et s'étend jusqu'au nord de la mer du Nord. De façon générale, la définition des limites d'un écosystème dépend principalement des échelles spatio-temporelles des processus physiques, chimiques et biologiques en jeu, ainsi que des objectifs d'une étude. Dans le cas présent, la mer Celtique et le golfe de Gascogne se distinguent comme deux entités afin d'approcher des aspects d'écologie, d'exploitation et de gestion.

L'utilisation des spectres trophiques permet de décrire, à travers les profils de captures, le type de sélectivité trophique mis en œuvre par les pêcheries. La variabilité spatiale observée laisse supposer des différences dans les gammes de TL ciblés et dans les potentiels de production entre la mer Celtique et le golfe de Gascogne. Les hauts niveaux

trophiques utilisent davantage de production primaire mais les plus fortes productions halieutiques proviennent des TL intermédiaires. Les niveaux trophiques inférieurs, pour lesquels il existe encore peu d'espèces exploitées, pourraient si la technologie et les marchés le permettaient, offrir des potentiels naturels de production très élevés (biomasses importantes, métabolismes élevés).

L'utilisation du modèle dynamique Ecosim apporte un éclairage sur la situation de l'exploitation dans le golfe de Gascogne. L'écosystème apparaît proche d'une situation d'équilibre mais pas nécessairement l'équilibre souhaité dans l'objectif d'une reconstitution des principales ressources exploitées (European commission, 2008). En effet, le maintien de la pression de pêche 2013 jusqu'en 2030 tend à montrer une réduction de la biomasse pour les TL intermédiaires et une relative stabilité des biomasses pour les plus hauts niveaux trophiques. Il s'agit donc de poursuivre les efforts d'une réduction de la puissance de pêche et des captures en identifiant des scénarii de gestion capables de maintenir les communautés de poissons fourrages (de niveaux trophiques intermédiaires principalement) et de restaurer et conserver les prédateurs supérieurs. Les simulations faites dans ce travail ne sont qu'un premier pas dans la recherche de scénarii de minimisation de l'impact de la pêche. De nombreux autres scénarii doivent pouvoir être simulés et testés. Par exemple, une mortalité par pêche fixée à 80 % et 60 % de la mortalité naturelle pour les démersaux et les pélagiques respectivement. (Patterson, 1992; Walters and Martell, 2004). Bien entendu, la seule vision des indicateurs de biomasses et de captures ne suffit pas à atteindre un bon état écologique et une exploitation raisonnée et raisonnable des écosystèmes marins. L'utilisation d'indicateurs tels que le FIB, le MTL_B ou encore le API doit impérativement être associée tant la diversité et la complexité des interactions entre compartiments écosystémiques est importante (Cury *et al.*, 2005; Jennings, 2005; Lynam & Mackinson, 2015). L'atteinte du bon état « d'exploitation » se révèle être un compromis entre la maximisation des indicateurs de bon état et la minimisation des indicateurs de pression. De plus, bien que cela ne soit pas dans les objectifs de la présente étude, la gestion des pêches selon une approche écosystémique se doit de considérer les variables économiques et sociales du secteur (García & Cochrane, 2005).

Enfin, dans l'optique d'une gestion, non plus par stock, mais davantage par flottille de pêche (Gascuel, 2012; Gascuel *et al.*, 2012), l'identification de flottille ayant les plus forts impacts sur les ressources apparaît un point préliminaire essentiel. L'étude présentée ici met en avant l'impact écologique fort des chalutiers de fonds et des fileyeurs de plus de 15 m dans l'écosystème du golfe de Gascogne. L'impact des chalutiers de fond sur les habitats n'est plus à démontrer (Althaus *et al.*, 2009; De Groot, 1984; Jones, 1992; Palanques *et al.*, 2001; Piłskaln *et al.*, 1998) et les résultats de cette étude confirment que non seulement d'impacter les habitats, les chalutiers de fond, de par leur stratégie de pêche, impactent une grande partie du réseau trophique.

Pour conclure, les modèles trophiques Ecopath with Ecosim, ainsi qu'EcoTroph, ne sont pas vérité absolue et la compréhension du fonctionnement et du devenir des écosystèmes marins exploités passent inévitablement par la multiplicité des modèles écosystémiques comme, par exemple, Osmose (Shin, 2000), Atlantis (Fulton *et al.*, 2011) ou encore ISIS-Fish (Mahévas & Pelletier, 2004). Chacune de ces représentations simplifiées d'un écosystème repose sur des hypothèses propres et indubitablement c'est la comparaison des résultats actuels et des trajectoires futures qui permettra une gestion efficace des ressources (voir Travers *et al.*, 2010). Le présent travail ne constitue donc qu'une partie du travail qu'il reste à accomplir en matière de modélisation écosystémique dans les eaux européennes. Par ailleurs, ces modèles n'ont pas vocation à remplacer les méthodes traditionnelles d'évaluation des stocks mais à les compléter afin de permettre la mise en œuvre effective de l'approche écosystémique des pêches en Europe et dans le monde.

5. Bibliographie

- Ainsworth, C., Feriss, B., Leblond, E., and Guénette, S. 2001. The Bay of Biscay, France: 1998 and 1970 models. *Fisheries Centre Research Report*, 9: 271–313.
- Allen, K. R. 1971. Relation between production and biomass. *Journal of the Fisheries Board of Canada*, 28: 1573–1581.
- Althaus, F., Williams, A., Schlacher, T. A., Kloser, R. J., Green, M. A., Barker, B. A., Bax, N. J., *et al.* 2009. Impacts of bottom trawling on deep-coral ecosystems of seamounts are long-lasting. *Marine Ecology Progress Series*, 397: 279–294.
- Bentorcha, A., Gascuel, D., and Guénette, S. 2014. Using trophic models to assess the impact of fishing on marine ecosystems. Application to the Bay of Biscay and Celtic Sea case study. *Soumis à ICES Journal of Marine Science*.
- Borges, L. 2012. Estimate of time series of discard rates. http://stecf.jrc.ec.europa.eu/c/document_library/get_file?uuid=4a313062-cfd5-476d-92aa-86572ea50b56&groupId=43805. Consulté le 24 mars 2015.
- Borja, A., Uriarte, A., Egana, J., Motos, L., and Valencia, V. 1998. Relationships between anchovy (*Engraulis encrasicolus*) recruitment and environment in the Bay of Biscay (1967–1996). *Fisheries Oceanography*, 7: 375–380.
- Bourdaud, P., Gascuel, D., Bentorcha, A., and Brind'Amour, A. 2015. Trophic indicators and ecosystem-based management targets: a modelling approach. (sous presse).
- Cheung, W. W., Lam, V. W., Sarmiento, J. L., Kearney, K., Watson, R., and Pauly, D. 2009. Projecting global marine biodiversity impacts under climate change scenarios. *Fish and Fisheries*, 10: 235–251.
- Christensen, V. 1995. Ecosystem maturity—towards quantification. *Ecological Modelling*, 77: 3–32.
- Christensen, V., and Pauly, D. 1992. ECOPATH II—a software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics. *Ecological modelling*, 61: 169–185.
- Christensen, V., and Pauly, D. 1993. Trophic models of aquatic ecosystems. *ICLARM Conference Proceedings*, 26. 390 pp.
- Christensen, V., and Walters, C. J. 2004. Ecopath with Ecosim: methods, capabilities and limitations. *Ecological modelling*, 172: 109–139.
- Christensen, V., Walters, C. J., and Pauly, D. 2005. Ecopath with Ecosim: a user's guide. Fisheries Centre, University of British Columbia, Vancouver. November 2005 edition. 154 pp.
- Colléter, M., Guitton, J., and Gascuel, D. 2013a. An introduction to the EcoTroph R Package: analyzing aquatic ecosystem trophic networks. *R Journal*, 5: 98–107.
- Colléter, M., Valls, A., Guitton, J., Lyne, M., Arreguín-Sánchez, F., Christensen, V., Gascuel, D., *et al.* 2013b. EcoBase: a repository solution to gather and communicate information from EWE models. Fisheries Centre, University of British Columbia, Vancouver. 60pp.
- Collie, J. S., and Gislason, H. 2001. Biological reference points for fish stocks in a multispecies context. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58: 2167–2176.
- Coll, M., Akoglu, E., Arreguín-Sánchez, F., Fulton, E. A., Gascuel, D., Heymans, J. J., Libralato, S., *et al.* 2015. Modelling dynamic ecosystems: venturing beyond boundaries with the Ecopath approach. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 25: 413–424.
- Cornou, A. S., Diméet, J., Tétard, A., Gaudou, O., Quinio-Scavinner, M., Fauconnet, L., Dubé, B., *et al.* 2015. Observations à bord des navires de pêche professionnelle. Bilan de l'échantillonnage 2013. Document de travail. 381 pp.
- Costanza, R., and Folke, C. 1997. Valuing ecosystem services with efficiency, fairness, and sustainability as goals. *Nature's services: societal dependence on natural ecosystems*. Island Press, Washington, DC: 49–70.

- Cury, P. M., Shannon, L. J., Roux, J. P., Daskalov, G. M., Jarre, A., Moloney, C. L., and Pauly, D. 2005. Trophodynamic indicators for an ecosystem approach to fisheries. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, 62: 430–442.
- De Groot, S. J. 1984. The impact of bottom trawling on benthic fauna of the North Sea. *Ocean management*, 9: 177–190.
- Essington, T. E., Beaudreau, A. H., and Wiedenmann, J. 2006. Fishing through marine food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103: 3171–3175.
- European Commission. 2008. The role of CFP in implementing an ecosystem approach to marine management. Communication from the Commission to the Council and the European Parliament. COM/2008/0187 final.
- FAO. 2014. The State of world fisheries and aquaculture: opportunities and challenges. Food and Agriculture Organization of the United Nations, FAO. Rome. 243 pp.
- Fulton, E. A., Smith, A. D., and Johnson, C. R. 2003. Effect of complexity on marine ecosystem models. *Marine Ecology Progress Series*, 253: 1–16.
- Fulton, E. A., Link, J. S., Kaplan, I. C., Savina-Rolland, M., Johnson, P., Ainsworth, C., Horne, P., *et al.* 2011. Lessons in modelling and management of marine ecosystems: the Atlantis experience. *Fish and Fisheries*, 12: 171–188.
- Garcia, S. M. 2003. The ecosystem approach to fisheries: issues, terminology, principles, institutional foundations, implementation and outlook. FAO. ed, FAO Fisheries Technical Paper. FAO, Rome.
- Garcia, S. M., and Cochrane, K. L. 2005. Ecosystem approach to fisheries: a review of implementation guidelines. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, 62: 311–318.
- Gasche, L., and Gascuel, D. 2013. EcoTroph: a simple model to assess fishery interactions and their impacts on ecosystems. *ICES Journal of Marine Science*, 70: 498–510.
- Gascuel, D. 2005. The trophic-level based model: a theoretical approach of fishing effects on marine ecosystems. *Ecological modelling*, 189: 315–332.
- Gascuel, D. 2012. Building fleet-based management plans, a pathway to implement an effective EAFM in European Seas. *In* International Council for the Exploration of the Sea, Annual Science Conference, <http://halieutique.agrocampus-ouest.fr/pdf/3792.pdf> (consulté le 20 aout 2015).
- Gascuel, D., Coll, M., Fox, C., Guénette, S., Guitton, J., Kenny, A., Knittweis, L., *et al.* 2014. Fishing impact and environmental status in European seas: a diagnosis from stock assessments and ecosystem indicators. *Fish and Fisheries*. <http://doi.wiley.com/10.1111/faf.12090> (consulté le 16 février 2015).
- Gascuel, D., Guenette, S., and Pauly, D. 2011. The trophic-level-based ecosystem modelling approach: theoretical overview and practical uses. *ICES Journal of Marine Science*, 68: 1403–1416.
- Gascuel, D., Merino, G., Döring, R., Druon, J. N., Goti, L., Guenette, S., Macher, C., *et al.* 2012. Towards the implementation of an integrated ecosystem fleet-based management of European fisheries. *Marine Policy*, 36: 1022–1032.
- Gascuel, D., and Pauly, D. 2009. EcoTroph: modelling marine ecosystem functioning and impact of fishing. *Ecological Modelling*, 220: 2885–2898.
- Gascuel, D., Tremblay-Boyer, L., and Pauly, D. 2009. EcoTroph (ET): a trophic level based software for assessing the impacts of fishing on aquatic ecosystems. *Fisheries Centre Research Reports* 17(1). 82 pp.
- Glémarec, M. 1973. The benthic communities of the European North Atlantic continental shelf. *Oceanography and marine Biology: An Annual review*, 11: 263–289
- Guénette, S., and Gascuel, D. 2009. Impact of fishing and climate on the Celtic Sea and the Bay of Biscay. <http://halieutique.agrocampus-ouest.fr/pdf/3666.pdf> (consulté le 17 février 2015).

- Guénette, S., and Gascuel, D. 2012. Shifting baselines in European fisheries: The case of the Celtic Sea and Bay of Biscay. *Ocean & Coastal Management*, 70: 10–21.
- Halpern, B. S., Walbridge, S., Selkoe, K. A., Kappel, C. V., Micheli, F., D'Agrosa, C., Bruno, J. F., *et al.* 2008. A global map of human impact on marine ecosystems. *Science*, 319: 948–952.
- Hoening, J., M. 1983. Empirical use of longevity data to estimate mortality rates. *Fishery Bulletin*, 82: 898–903.
- Hunt, G. L., and McKinnell, S. 2006. Interplay between top-down, bottom-up, and wasp-waist control in marine ecosystems. *Progress in Oceanography*, 68: 115–124.
- ICES. 1999. Report of the ICES Advisory Committee on Fisheries Management, 1998. ICES Cooperative Research Report. 229 pp.
- Jackson, J. B., Kirby, M. X., Berger, W. H., Bjorndal, K. A., Botsford, L. W., Bourque, B. J., Bradbury, R. H., *et al.* 2001. Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *science*, 293: 629–637.
- Jennings, S. 2005. Indicators to support an ecosystem approach to fisheries. *Fish and Fisheries*, 6: 212–232.
- Jones, J. B. 1992. Environmental impact of trawling on the seabed: a review. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 26: 59–67.
- Kaiser, M. J., Collie, J. S., Hall, S. J., Jennings, S., and Poiner, I. R. 2002. Modification of marine habitats by trawling activities: prognosis and solutions. *Fish and Fisheries*, 3: 114–136.
- Klyashtorin, L. B. 1998. Long-term climate change and main commercial fish production in the Atlantic and Pacific. *Fisheries Research*, 37: 115–125.
- Koutsikopoulos, C., and Le Cann, B. 1996. Physical processes and hydrological structures related to the Bay of Biscay anchovy. *Scientia Marina*, 60: 9–19.
- Lassalle, G., Gascuel, D., Le Loc'h, F., Lobry, J., Pierce, G. J., Ridoux, V., Santos, M. B., *et al.* 2012. An ecosystem approach for the assessment of fisheries impacts on marine top predators: the Bay of Biscay case study. *ICES Journal of Marine Science*, 69: 925–938.
- Lassalle, G., Lobry, J., Le Loc'h, F., Bustamante, P., Certain, G., Delmas, D., Dupuy, C., *et al.* 2011. Lower trophic levels and detrital biomass control the Bay of Biscay continental shelf food web: implications for ecosystem management. *Progress in Oceanography*, 91: 561–575.
- Lauria, V. 2012. Impacts of climate change and fisheries on the Celtic Sea ecosystem. Ph.D. thesis, Faculty of Science and Technology. Plymouth University. 248 pp.
- Libralato, S., Christensen, V., and Pauly, D. 2006. A method for identifying keystone species in food web models. *ecological modelling*, 195: 153–171.
- Lindeman, R. L. 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology*, 23: 399–417.
- Lynam, C. P., and Mackinson, S. 2015. How will fisheries management measures contribute towards the attainment of Good Environmental Status for the North Sea ecosystem? *Global Ecology and Conservation*, 4: 160–175.
- Mackinson, S., and Daskalov, G. 2007. An ecosystem model of the North Sea to support an ecosystem approach to fisheries management: description and parametrisation. *Science Series Technical Report, Cefas Lowestoft*, 142. 196 pp.
- Mahévas, S., and Pelletier, D. 2004. ISIS-Fish, a generic and spatially explicit simulation tool for evaluating the impact of management measures on fisheries dynamics. *Ecological Modelling*, 171: 65–84.
- Neira, S., Moloney, C., Christensen, V., Cury, P., Shannon, L., and Arancibia, H. 2014. Analysing changes in the southern Humboldt ecosystem for the period 1970–2004 by means of dynamic food web modelling. *Ecological Modelling*, 274: 41–49.
- Odum, E. P. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science* 164: 262–270.

- Olsen, E. M., Heino, M., Lilly, G. R., Morgan, M. J., Brattey, J., Ernande, B., and Dieckmann, U. 2004. Maturation trends indicative of rapid evolution preceded the collapse of northern cod. *Nature*, 428: 932–935.
- Palanques, A., Guillén, J., and Puig, P. 2001. Impact of bottom trawling on water turbidity and muddy sediment of an unfished continental shelf. *Limnology and Oceanography*, 46: 1100–1110.
- Palomares, M. L. D., and Pauly, D. 1998. Predicting food consumption of fish populations as functions of mortality, food type, morphometrics, temperature and salinity. *Marine and freshwater research*, 49: 447–453.
- Patterson, K. 1992. Fisheries for small pelagic species: an empirical approach to management targets. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 2: 321–338.
- Pauly, D. 1980. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *Journal du Conseil*, 39: 175–192.
- Pauly, D., and Christensen, V. 1995. Primary production required to sustain global fisheries. *Nature*, 374: 255–257.
- Pauly, D., Christensen, V., Dalsgaard, J., Froese, R., and Torres, F. 1998. Fishing down marine food webs. *Science*, 279: 860–863.
- Pauly, D., Christensen, V., and Walters, C. 2000. Ecopath, Ecosim, and Ecospace as tools for evaluating ecosystem impact of fisheries. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, 57: 697–706.
- Pauly, D., and Watson, R. 2005. Background and interpretation of the ‘Marine Trophic Index’ as a measure of biodiversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 360: 415–423.
- Pauly, D., Watson, R., and Alder, J. 2005. Global trends in world fisheries: impacts on marine ecosystems and food security. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 360: 5–12.
- Pereira, H. M., Leadley, P. W., Proença, V., Alkemade, R., Scharlemann, J. P., Fernandez-Manjarrés, J. F., Araújo, M. B., *et al.* 2010. Scenarios for global biodiversity in the 21st century. *Science*, 330: 1496–1501.
- Pilskaln, C. H., Churchill, J. H., and Mayer, L. M. 1998. Resuspension of sediment by bottom trawling in the Gulf of Maine and potential geochemical consequences. *Conservation Biology*, 12: 1223–1229.
- Pingree, R. D., and Le Cann, B. 1989. Celtic and Armorican slope and shelf residual currents. *Progress in Oceanography*, 23: 303–338.
- Pingree, R. D., Mardell, G. T., and Cartwright, D. E. 1981. Slope turbulence, internal waves and phytoplankton growth at the Celtic Sea shelf-break [and discussion]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 302: 663–682.
- Pinnegar, J. K., Jennings, S., O’Brien, C. M., and Polunin, N. V. C. 2002. Long-term changes in the trophic level of the Celtic Sea fish community and fish market price distribution. *Journal of applied ecology*, 39: 377–390.
- Plagányi, É. E. 2007. Models for an ecosystem approach to fisheries. *FAO Fisheries Technical Paper No. 477*. FAO, Rome. 108 pp.
- Planque, B., Lazure, P., and Jégou, A.-M. 2004. Detecting hydrological landscapes over the Bay of Biscay continental shelf in spring. *Climate research*, 28: 41–52.
- Polovina, J. J. 1984. An overview of the ECOPATH model. *ICLARM Fishbyte*, 2: 5–7.
- Power, M. E., Tilman, D., Estes, J. A., Menge, B. A., Bond, W. J., Mills, L. S., Daily, G., *et al.* 1996. Challenges in the quest for keystones. *BioScience*: 609–620.
- Rochette, S., Rivot, E., Morin, J., Mackinson, S., Riou, P., and Le Pape, O. 2010. Effect of nursery habitat degradation on flatfish population: Application to Solea solea in the Eastern Channel (Western Europe). *Journal of sea Research*, 64: 34–44.

- Sánchez, F., and Olaso, I. 2004. Effects of fisheries on the Cantabrian Sea shelf ecosystem. *Ecological Modelling*, 172: 151–174.
- Shin, Y.-J. 2000. Interactions trophiques et dynamiques des populations dans les écosystèmes marins exploités. Approche par modélisation individus-centrée. Ph.D. thesis, Paris-7, Paris. 250 pp.
- Strathmann, R. R. 1967. Estimating the organic carbon content of phytoplankton from cell volume or plasma volume. *Limnology and oceanography*, 12: 411–418.
- Taylor, M. H., Tam, J., Blaskovic, V., Espinoza, P., Ballón, R. M., Wosnitza-Mendo, C., Argüelles, J., *et al.* 2008. Trophic modeling of the Northern Humboldt Current Ecosystem, Part II: Elucidating ecosystem dynamics from 1995 to 2004 with a focus on the impact of ENSO. *Progress in Oceanography*, 79: 366–378.
- Travers, M., Watermeyer, K., Shannon, L. J., and Shin, Y.-J. 2010. Changes in food web structure under scenarios of overfishing in the southern Benguela: comparison of the Ecosim and OSMOSE modelling approaches. *Journal of Marine Systems*, 79: 101–111.
- Tremblay-Boyer, L., Gascuel, D., Watson, R., Christensen, V., and Pauly, D. 2011. Modelling the effects of fishing on the biomass of the world's oceans from 1950 to 2006. *Marine Ecology Progress Series*, 442: 169–185.
- Trenkel, V., Pinnegar, J., Dawson, W., Buit, M. Du, and Tidd, A. 2005. Spatial and temporal structure of predator-prey relationships in the Celtic Sea fish community. *Marine Ecology Progress Series*, 299: 257–268.
- Ulanowicz, R. E. 1986. *Growth and development: Ecosystem phenomenology*. Springer-Verlag, New-York, USA. 203 pp.
- Ulanowicz, R. E., and Puccia, C. J. 1990. Mixed trophic impacts in ecosystems. *Coenoses*, 5: 7–16.
- Valls, A., Coll, M., and Christensen, V. 2015. Keystone species: toward an operational concept for marine biodiversity conservation. *Ecological Monographs*, 85: 29–47.
- Varela, M. 1996. Phytoplankton ecology in the Bay of Biscay. *Scientia Marina*, 60: 45–53.
- Walters, C., Christensen, V., and 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., Christensen, V., Martell, S. J., and Kitchell, J. F. 2005. Possible ecosystem impacts of applying MSY policies from single-species assessment. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, 62: 558–568.
- Walters, C. J., and Martell, S. J. 2004. *Fisheries ecology and management*. Princeton University Press. 428 pp.
- Walters, C., Pauly, D., and Christensen, V. 1999. Ecospace: prediction of mesoscale spatial patterns in trophic relationships of exploited ecosystems, with emphasis on the impacts of marine protected areas. *Ecosystems*, 2: 539–554.
- Walters, C., Pauly, D., Christensen, V., and Kitchell, J. F. 2000. Representing density dependent consequences of life history strategies in aquatic ecosystems: EcoSim II. *Ecosystems*, 3: 70–83.
- Watson, R., and Pauly, D. 2001. Systematic distortions in world fisheries catch trends. *Nature*, 414: 534–536.
- Worm, B., Barbier, E. B., Beaumont, N., Duffy, J. E., Folke, C., Halpern, B. S., Jackson, J. B., *et al.* 2006. Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services. *science*, 314: 787–790.

6. Annexes

Annexe I Liste des principales espèces (par groupes fonctionnels) considérées dans le modèle « mer Celtique ». Modèle « golfe de Gascogne » : La morue et l'églefin sont intégrés dans les grands démersaux. Le Sanglier est intégré dans les moyens démersaux. Le sprat et le hareng sont intégrés dans les moyens pélagiques.

Groupe trophique	FAO_code	Latin	Nom
Plunge and pursuit divers seabirds		Phalacrocorax carbo	Great cormorant
		Phalacrocorax aristotelis	European shag
		Cepphus grille	Black guillemot
		Puffinus puffinus	Manx shearwater
		Hydrobates pelagicus	European storm petrel
		Alca torda	Razorbill
		Fratercula arctica	Atlantic puffin
	Uria aalge	Common murre	
Surface feeders seabirds		Morus bassanus	Northern gannet
		Fulmarus glacialis	Northern fulmar
		Larus fuscus	Lesser black-backed gull
		Larus ridibundus	Black-headed gull
		Larus maritimus	great black-backed gull
		Larus argentatus	Herring gull
	Rissa tridactyla	Kittiwakes	
Baleen whales		Balaenoptera acutorostrata	Minke whale
		Megaptera novaengliae	Humpback whale
		Balaenoptera borealis	Sei whale
		Balaenoptera physalus	Fin whale
		Balaenoptera musculus	Blue whale
Toothed cetaceans		Phocoena phocoena	Harbour porpoise
		Delphinus delphis	Common dolphin
		Stenella coeruleoalba	Striped dolphin
		Tursiops truncatus	Bottlenose dolphin
		Grampus griseus	Risso's dolphin
		Lagenorhynchus albirostris	White-beaked dolphin
		Lagenorhynchus acutus	Atlantic White-sided dolphin
		Lagenorhynchus spp	
		Pseudorca crassidens	False Killer Whale
		Globicephala melas	Long-finned Pilot Whale
		Globicephala macrorhynchus	Short-finned Pilot Whale
		Orcinus orca	Killer Whale (Orca)
		Grey seal	Halichoerus grypus
		Harbour seal	Phoca vitulina
		Mesoplodon europaeus	Gervais beaked whale
		Mesoplodon mirus	True's beaked whale
		Kogia breviceps	pygmy sperm whale
	Kogia simus	dwarf sperm whale	
Sharks L	ALV	Alopias vulpinus	Thresher
	BSH	Prionace glauca	Blue shark
	GAG	Galeorhinus galeus	Tope shark
	POR	Lamna nasus	Porbeagle
	SMA	Isurus oxyrinchus	Shortfin mako
	SYT	Scyliorhinus stellaris	Nursehound
	THR	Alopias spp	Thresher sharks nei
Sharks/Rays	CFB	Centroscyllium fabricii	Black dogfish
	CYO	Centroscymnus coelolepis	Portuguese dogfish
	CYP	Centroscymnus crepidater	Longnose velvet dogfish
	DGS	Squalus acanthias	Picked dogfish
	ETR	Etmopterus princeps	Great lanternshark
	GUP	Centrophorus granulosus	Gulper shark
	GUQ	Centrophorus squamosus	Leafscale gulper shark
	JDP	Dasyatis pastinaca	Common stingray
	MYL	Myliobatis aquila	Common eagle ray
	RJB	Raja batis	Blue skate
	RJC	Raja clavata	Thornback ray
	RJE	Raja microocellata	Small-eyed ray
	RJM	Raja montagui	Spotted ray
	RJO	Raja oxyrinchus	Longnosed skate
	RJU	Raja undulata	Undulate ray
SDS	Mustelus asterias	Starry smooth-hound	

	SMD	<i>Mustelus mustelus</i>	Smooth-hound
	SYC	<i>Scyliorhinus canicula</i>	Small-spotted catshark
	SYR	<i>Scymnodon ringens</i>	Knifetooth dogfish
	DCA	<i>Deania calcea</i>	Birdbeak dogfish
	RJI	<i>Raja circularis</i>	Sandy ray
	RJN	<i>Raja naevus</i>	Cuckoo ray
	QUB	<i>Squalus blainville</i>	Longnose spurdog
	RAJ	Rajidae	Rays and skates nei
	SDV	<i>Mustelus spp</i>	Smooth-hounds nei
	SHL	<i>Etmopterus spp</i>	Lanternsharks nei
	SKA	<i>Raja spp</i>	Raja rays nei
	SMD	<i>Mustelus mustelus</i>	Smooth-hound
	SRX	Rajiformes	Rays, stingrays, mantas nei
	STI	<i>Dasyatis spp</i>	Stingrays nei
Anglerfish	ANK	<i>Lophius budegassa</i>	Blackbellied angler
	MNZ	<i>Lophius spp</i>	Monkfishes nei
	MON	<i>Lophius piscatorius</i>	Angler(=Monk)
Sea Bass	BSS	<i>Dicentrarchus labrax</i>	European seabass
Cod	COD	<i>gadus morhua</i>	Atlantic cod
Blue whiting	WHB	<i>Micromesistius poutassou</i>	Blue whiting(=Poutassou)
Hake	HKE	<i>Merluccius merluccius</i>	European hake
Whiting	WHG	<i>Merlangius merlangus</i>	Whiting
Megrim	LEZ	<i>Lepidorhombus spp</i>	Megrims nei
	MEG	<i>Lepidorhombus whiffiagonis</i>	Megrim
Boarfish	BOC	<i>Capros aper</i>	Boarfish
	BOR	Caproidae	Boarfishes nei
Plaice	PLE	<i>Pleuronectes platessa</i>	European plaice
Haddock	HAD	<i>Melanogrammus aeglefinus</i>	Haddock
	AMB	<i>Seriola dumerili</i>	Greater amberjack
	BLI	<i>Molva dypterygia</i>	Blue ling
	BLL	<i>Scophthalmus rhombus</i>	Brill
	COE	<i>Conger conger</i>	European conger
	CAA	<i>Anarhichas lupus</i>	Atlantic wolffish
	FOR	<i>Phycis phycis</i>	Forkbeard
	JOD	<i>Zeus faber</i>	John dory
	LIN	<i>Molva molva</i>	Ling
	MGR	<i>Argyrosomus regius</i>	Meagre
	MMH	<i>Muraena helena</i>	Mediterranean moray
	POK	<i>Pollachius virens</i>	Saithe(=Pollock)
	POL	<i>Pollachius pollachius</i>	Pollack
	RPG	<i>Pagrus pagrus</i>	Red porgy
	SBG	<i>Sparus aurata</i>	Gilthead seabream
	USK	<i>Brosme brosme</i>	Tusk(=Cusk)
	TUR	<i>Psetta maxima</i>	Turbot
	BOG	<i>Boops boops</i>	Bogue
	CBC	<i>Cepola macrophthalma</i>	Red bandfish
	CET	<i>Dicologlossa cuneata</i>	Wedge sole
	CTZ	<i>Chelidonichthys lastoviza</i>	Streaked gurnard
	DAB	<i>Limanda limanda</i>	Common dab
	FLE	<i>Platichthys flesus</i>	European flounder
	GUG	<i>Eutrigla gurnardus</i>	Grey gurnard
	GUU	<i>Chelidonichthys lucerna</i>	Tub gurnard
	LEM	<i>Microstomus kitt</i>	Lemon sole
	MLR	<i>Chelon labrosus</i>	Thicklip grey mullet
	MUR	<i>Mullus surmuletus</i>	Surmullet
	PAC	<i>Pagellus erythrinus</i>	Common pandora
	SBA	<i>Pagellus acarne</i>	Axillary seabream
	GUR	<i>Aspitrigla cuculus</i>	Red gurnard
	SOS	<i>Solea lascaris</i>	Sand sole
	USB	<i>Labrus bergylta</i>	Ballan wrasse
	WEG	<i>Trachinus draco</i>	Greater weever
	WIT	<i>Glyptocephalus cynoglossus</i>	Witch flounder
	NZA	<i>Nezumia aequalis</i>	Common Atlantic grenadier
	SSB	<i>Lithognathus mormyrus</i>	Sand steenbras
	SWA	<i>Diplodus sargus</i>	White seabream
	GUM	<i>Chelidonichthys obscurus</i>	Longfin gurnard
	LDB	<i>Lepidorhombus boscii</i>	Four-spot megrim
Demersal S	MUT	<i>Mullus barbatus</i>	Red mullet
	SAN	<i>Ammodytes spp</i>	Sandeels(=Sandlances) nei
	MUX	<i>Mullus spp</i>	Surmullets(=Red mullets) nei
	GPA	Gobiidae	Gobies nei
Horse Mackerel	HOM	<i>Trachurus trachurus</i>	Atlantic horse mackerel
Mackerel	MAC	<i>Scomber scombrus</i>	Atlantic mackerel
Sardine	PIL	<i>Sardina pilchardus</i>	European pilchard(=Sardine)

Sprat	SPR	<i>Sprattus sprattus</i>	European sprat
Herring	HER	<i>Clupea harengus</i>	Atlantic herring
Pouts	BIB	<i>Trisopterus luscus</i>	Pouting(=Bib)
	NOP	<i>Trisopterus esmarkii</i>	Norway pout
Pelagic L	POD	<i>Trisopterus minutus</i>	Poor cod
	BLU	<i>Pomatomus saltatrix</i>	Bluefish
	BON	<i>Sarda sarda</i>	Atlantic bonito
	GAR	<i>Belone belone</i>	Garfish
	REG	<i>Sebastes marinus</i>	Golden redfish
	ALB	<i>Thunnus alalunga</i>	Albacore
Pelagic M	BFT	<i>Thunnus thynnus</i>	Atlantic bluefin tuna
	ASD	<i>Alosa alosa</i>	Allis shad
	BRB	<i>Spondyliosoma cantharus</i>	Black seabream
	SAU	<i>Scomberesox saurus</i>	Atlantic saury
	SBR	<i>Pagellus bogaraveo</i>	Blackspot(=red) seabream
	SME	<i>Osmerus eperlanus</i>	European smelt
	TSD	<i>Alosa fallax</i>	Twaite shad
	HMM	<i>Trachurus mediterraneus</i>	Mediterranean horse mackerel
	JAX	<i>Trachurus spp</i>	Jack and horse mackerels nei
	ANE	<i>Engraulis encrasicolus</i>	European anchovy
Cephalopods	CEP	Cephalopoda	Cephalopods nei
	CTC	<i>Sepia officinalis</i>	Common cuttlefish
	EOI	<i>Eledone cirrosa</i>	Horned octopus
	IAR	<i>Sepia orbignyana</i>	Pink cuttlefish
	OCC	<i>Octopus vulgaris</i>	Common octopus
	OCT	Octopodidae	Octopuses, etc. nei
	OCZ	<i>Octopus spp</i>	Octopuses nei
	OUL	<i>Alloteuthis subulata</i>	European common squid
	SQC	<i>Loligo spp</i>	Common squids nei
	SQE	<i>Todarodes sagittatus</i>	European flying squid
	SQM	<i>Illex coindetii</i>	Broadtail shortfin squid
	SQR	<i>Loligo vulgaris</i>	European squid
	SQZ	Loliginidae	Inshore squids nei
	SQI	<i>Illex illecebrosus</i>	Northern shortfin squid
	SQA	<i>Illex argentinus</i>	Argentine shortfin squid
	SQU	Loliginidae, Ommastrephidae	Various squids nei
	SQL	<i>Loligo pealeii</i>	Longfin squid
SQS	<i>Martialia hyadesi</i>	Sevenstar flying squid	
Norway lobster	NEP	<i>Nephrops norvegicus</i>	Norway lobster
Lobsters/Crabs	LBE	<i>Homarus gammarus</i>	European lobster
	PSL	<i>Palinurus mauritanicus</i>	Pink spiny lobster
	SCR	<i>Maja squinado</i>	Spinous spider crab
	CRE	<i>Cancer pagurus</i>	Edible crab
Shrimps	ARI	Aristeidae	Aristeid shrimps nei
	CNZ	<i>Crangon spp</i>	Crangon shrimps nei
	CPR	<i>Palaemon serratus</i>	Common prawn
	CSH	<i>Crangon crangon</i>	Common shrimp
	DPS	<i>Parapenaeus longirostris</i>	Deep-water rose shrimp
	PAL	Palaemonidae	Palaemonid shrimps nei
	PAN	<i>Pandalus spp</i>	Pandalus shrimps nei
	PEN	<i>Penaeus spp</i>	Penaeus shrimps nei
	PEZ	Penaeidae	Penaeid shrimps nei
	PNV	<i>Penaeus vannamei</i>	Whiteleg shrimp
TGS	<i>Penaeus kerathurus</i>	Caramote prawn	
PIQ	<i>Palaemon longirostris</i>	Delta prawn	
Carnivorous and necrophagous benthic invertebrates	STF	Asteroidea	Starfishes nei
	IOD	<i>Liocarcinus depurator</i>	Blue-leg swimcrab
	LOQ	Galatheidae	Craylets, squat lobsters
	WHE	<i>Buccinum undatum</i>	Whelk
Sub-surface deposit feeders invertebrates	CUX	Holothuroidea	Sea cucumbers nei
	PER	<i>Littorina spp</i>	Periwinkles nei
	EQE	<i>Ensis ensis</i>	Pod razor shell
	PEE	<i>Littorina littorea</i>	Common periwinkle
Surface suspension and deposit feeders invertebrates	LPZ	<i>Patella spp</i>	Limpets nei
	CLH	<i>Mercenaria mercenaria</i>	Northern quahog(=Hard clam)
	CLV	Veneridae	Venus clams nei
	CMM	<i>Corbicula manilensis</i>	Manila clam
	CLX	<i>Bivalvia</i>	Clams, etc. nei
	COC	<i>Cerastoderma edule</i>	Common edible cockle
	KLK	<i>Callista chione</i>	Smooth callista
	DON	<i>Donax spp</i>	Donax clams
	GKL	<i>Glycymeris glycymeris</i>	Common European bittersweet
MAT	Mactridae	Mactra surf clams nei	
QSC	<i>Aequipecten opercularis</i>	Queen scallop	

	SCX	Pectinidae	Scallops nei
	TPS	Ruditapes spp	Carpet shells nei
	ULO	Spisula solida	Solid surf clam
	ULV	Spisula ovalis	Oval surf clam
	VEV	Venus verrucosa	Warty venus
	SCE	Pecten maximus	Great Atlantic scallop
	CTS	Venerupis pullastra	Pullet carpet shell
	DOR	Dosinia orbigny	Dosinia clam
	CLS	Mya arenaria	Sand gaper
	VNR	Venerupis rhomboides	Banded carpet shell
	VSC	Chlamys varia	Variegated scallop
<hr/>			
Benthic meiofauna			
	HLT	Haliotis tuberculata	Tuberculate abalone
	URM	Paracentrotus lividus	Stony sea urchin
Suprabenthic invertebrates	URX	Echinoidea	Sea urchins, etc. nei
	URC	Strongylocentrotus spp	Sea urchins nei
	URS	Echinus esculentus	European edible sea urchin
	ABX	Haliotis spp	Abalones nei
<hr/>			
	APL	Plantae aquaticae	Aquatic plants nei
	ASN	Ascophyllum nodosum	North Atlantic rockweed
	IMS	Chondrus crispus	Carrageen (Irish) moss
	LAH	Laminaria hyperborea	North European kelp
Benthic producers	LAZ	Laminariaceae	Kelps nei
	RHP	Palmaria palmata	Dulse
	SWB	Phaeophyceae	Brown seaweeds
	SWR	Rhodophyceae	Red seaweeds
	SWX	Algae	Seaweeds nei
	UVU	Ulva lactuca	Sea lettuce

Annexe IV Résultats du modèle Ecopath 2013 du golfe de Gascogne (les valeurs en gras sont estimées par le modèle)

	Group name	TL	B (t/km ²)	Z (/year)	Production / biomass (/year)	Consumption / biomass (/year)	EE	Production / consumption	Y (t/km ² /year)
1	Plunge and pursuit divers seabirds	4,45	0,002		0,090	57,660	0,00	0,002	
2	Surface feeders seabirds	3,77	0,001		0,090	69,960	0,00	0,001	
3	Baleen whales	3,97	0,065		0,035	4,775	0,393	0,007	
4	Toothed whales	4,66	0,034		0,135	11,998	0,585	0,011	
5	Sharks L	4,81	0,094		0,190	1,900	0,600	0,100	0,009
6	Sharks/rays	4,08	0,264		0,350	3,500	0,800	0,100	0,043
7	Anglerfish	4,49	0,312		0,400	2,400	0,800	0,167	0,077
8	Sea bass	4,45	0,191		0,500	3,754	0,500	0,133	0,042
9	Blue whitting	3,72	0,298		0,367	1,834	0,950	0,200	0,018
10	Hake adulte	4,72	0,691	0,848		2,600	0,853	0,326	0,256
11	Hake juv	4,17	0,197	1,200		6,202	0,701	0,193	0,0128
12	Whitting	4,24	0,167		0,400	4,708	0,950	0,085	0,024
13	Megrim	4,34	0,091		0,400	2,000	0,900	0,200	0,019
14	Sole	3,23	0,189		0,724	3,700	0,730	0,196	0,051
15	Plaice	3,15	0,058		0,442	3,420	0,900	0,129	0,002
16	Demersal L	3,91	0,574		0,344	1,720	0,900	0,200	0,094
17	Demersal M	3,53	1,537		0,430	2,150	0,950	0,200	0,067
18	Demersal S	3,29	0,710		1,090	4,360	0,950	0,250	0,005
19	Horse mackerel	3,68	1,046		0,550	2,200	0,913	0,250	0,174
20	Mackerel	3,85	0,672		0,650	2,600	0,833	0,250	0,111
21	Anchovy	3,64	0,517		1,550	9,130	0,939	0,170	0,116
22	Sardine	3,67	4,648		0,810	6,800	0,846	0,119	0,370
23	Pouts	3,80	0,326		1,400	7,000	0,950	0,200	0,013
24	Pelagic L	4,46	0,113		0,400	4,130	0,900	0,097	0,013
25	Pelagic M	3,60	0,337		0,730	4,920	0,950	0,148	0,039
26	Cephalopods	3,67	0,298		3,120	10,400	0,950	0,300	0,076
27	Norway lobster	3,35	0,133		0,703	3,400	0,800	0,207	0,029
28	Lobsters/Crabs	3,44	0,519		1,200	8,000	0,800	0,150	0,045
29	Shrimps	2,98	1,419		3,000	20,000	0,950	0,150	0,005
30	Carnivorous and necrophagous benthic invertebrates	3,18	8,672		1,885	12,567	0,600	0,150	0,005
31	Subsurface deposit feeders invertebrates	2,45	24,314		1,600	8,000	0,600	0,200	0,000
32	Surface suspension and deposit feeders	2,05	18,808		2,800	14,000	0,800	0,200	0,022
33	Benthic meiofauna	2,10	9,815		10,000	50,000	0,900	0,200	
34	Suprabenthic invertebrates	2,14	0,237		20,000	100,000	0,900	0,200	
35	Macrozooplankton	2,57	1,830		10,500	38,000	0,950	0,276	
36	Mesozooplankton	2,67	6,091		16,450	80,000	0,900	0,206	
37	Microzooplankton	2,18	9,271		45,050	316,000	0,900	0,143	
38	Bacteria	2,00	1,142		500,000	1428,571	0,810	0,350	
39	Phytoplankton L	1,00	12,906		119,000		0,800		
40	Phytoplankton S	1,00	6,742		151,000		0,600		
41	Benthic producers	1,00	0,190		4,500		0,200		0,003
42	Discards	1,00	1,000				0,923		
43	Detritus	1,00	130				0,956		

	Group name	TL	B (t/km ²)	Z (/year)	P/B (/year)	Q/B (/year)	EE	P/Q	Y (t/km ² /year)
1	Plunge and pursuit divers seabirds	4,449	0,002		0,090	57,660	0,000	0,002	
2	Surface feeders seabirds	3,765	0,001		0,090	69,960	0,000	0,001	
3	Baleen whales	3,963	0,065		0,035	4,775	0,459	0,007	
4	Toothed whales	4,677	0,034		0,135	11,998	0,685	0,011	
5	Sharks L	4,794	0,148		0,140	1,400	0,500	0,100	0,008
6	Sharks/rays	4,081	0,298		0,350	3,500	0,600	0,100	0,029
7	Anglerfish	4,485	0,372		0,400	2,400	0,800	0,167	0,083
8	Sea bass	4,432	0,111		0,300	3,754	0,800	0,080	0,017
9	Blue whiting	3,724	0,175		0,468	2,338	0,950	0,200	0,003
10	Hake adulte	4,712	0,553	0,864		2,600	0,905	0,332	0,257
11	Hake juvenile	4,175	0,143	1,200		6,261	0,678	0,192	0,014
12	Whiting	4,251	0,190		0,410	4,708	0,950	0,087	0,035
13	Megrim	4,328	0,054		0,400	2,000	0,900	0,200	0,010
14	Sole	3,230	0,160		0,479	3,700	0,963	0,129	0,036
15	Plaice	3,151	0,076		0,360	3,420	0,800	0,105	0,003
16	Demersal L	3,911	0,495		0,344	1,720	0,900	0,200	0,071
17	Demersal M	3,525	1,399		0,430	2,150	0,950	0,200	0,017
18	Demersal S	3,295	0,670		1,090	4,360	0,950	0,250	0,005
19	Horse mackerel	3,682	1,473		0,380	1,520	0,898	0,250	0,049
20	Mackerel	3,854	0,430		0,500	2,000	0,840	0,250	0,054
21	Anchovy	3,641	0,394		1,788	9,130	0,900	0,196	0,121
22	Sardine	3,672	2,197		1,095	6,800	0,800	0,161	0,075
23	Pouts	3,799	0,333		1,400	7,000	0,950	0,200	0,028
24	Pelagic L	4,460	0,136		0,400	4,130	0,900	0,097	0,017
25	Pelagic M	3,598	0,372		0,730	4,920	0,950	0,148	0,068
26	Cephalopods	3,668	0,264		3,120	10,400	0,950	0,300	0,019
27	Norway lobster	3,351	0,170		0,960	3,400	0,800	0,282	0,077
28	Lobsters/Crabs	3,444	0,530		1,200	8,000	0,800	0,150	0,071
29	Shrimps	2,984	1,357		3,000	20,000	0,950	0,150	0,017
30	Carnivorous and necrophagous benthic invertebrates	3,175	8,201		1,885	12,567	0,600	0,150	0,014
31	Subsurface deposit feeders invertebrates	2,452	23,028		1,600	8,000	0,600	0,200	0,009
32	Surface suspension and deposit feeders	2,050	17,887		2,800	14,000	0,800	0,200	0,052
33	Benthic meiofauna	2,100	9,295		10,000	50,000	0,900	0,200	
34	Suprabenthic invertebrates	2,142	0,220		20,000	100,000	0,900	0,200	
35	Macrozooplankton	2,570	1,719		10,500	38,000	0,931	0,276	
36	Mesozooplankton	2,672	5,922		16,450	80,000	0,721	0,206	
37	Microzooplankton	2,177	8,997		45,050	316,000	0,900	0,143	
38	Bacteria	2,000	1,105		500,000	1428,571	0,809	0,350	
39	Phytoplankton L	1,000	12,489		119,000		0,799		
40	Phytoplankton S	1,000	6,534		151,000		0,600		
41	Benthic producers	1,000	0,178		4,500		0,220		0,003
42	Discards	1,000	1,000				0,967		
43	Detritus	1,000	130,000				0,950		

Annexe IV (suite) Résultats du modèle Ecopath 1980 du golfe de Gascogne
(les valeurs en gras sont estimées par le modèle)

Annexe V Résultats du modèle Ecopath 2013 de la mer Celtique (les valeurs en gras sont estimées par le modèle)

	Group name	TL	B (t/km ²)	Z (/year)	P/B (/year)	Q/B (/year)	EE	P/Q	Y (t/km ² /year)
1	Plunge and pursuit divers seabirds	4,45	0,001		0,153	135,263	0,000	0,001	
2	Surface feeders seabirds	3,75	0,002		0,247	114,465	0,000	0,002	
3	Baleen whales	3,97	0,065		0,035	4,775	0,898	0,007	
4	Toothed whales	4,71	0,033		0,135	11,998	0,899	0,011	
5	Sharks L	4,82	0,109		0,150	1,800	0,500	0,083	0,002
6	Sharks/rays	4,12	0,432		0,350	3,500	0,650	0,100	0,037
7	Anglerfish	4,54	0,456		0,400	2,400	0,800	0,167	0,094
8	Sea bass	4,41	0,032		0,411	3,754	0,959	0,109	0,008
9	Cod ad	4,29	0,072	0,584		3,788	0,968	0,154	0,027
10	Cod juvenile	4,03	0,010	0,876		9,141	0,975	0,096	0,0001
11	Blue whitting	3,75	0,502		0,367	1,835	0,950	0,200	0,021
12	Hake adulte	4,56	0,310	0,771		2,520	0,945	0,306	0,115
13	Hake juvenile	4,19	0,074	1,200		6,202	0,954	0,193	0,007
14	Haddock	3,57	0,321		0,380	3,331	0,974	0,114	0,058
15	Whitting	4,23	0,691		0,290	4,708	0,961	0,062	0,053
16	Megrim	4,34	0,311		0,400	2,000	0,900	0,200	0,064
17	Sole	3,23	0,040		0,492	3,700	0,951	0,133	0,009
18	Boarfish	3,64	2,137		0,695	6,621	0,969	0,105	0,224
19	Plaice	3,15	0,050		0,800	3,420	0,897	0,234	0,015
20	Demersal L	3,97	0,657		0,344	1,720	0,850	0,200	0,061
21	Demersal M	3,55	1,717		0,500	2,500	0,950	0,200	0,039
22	Demersal S	3,31	1,263		1,100	4,400	0,950	0,250	0,004
23	Horse Mackerel	3,72	1,489		0,600	2,400	0,957	0,250	0,248
24	Mackerel	3,78	0,445		0,560	2,240	0,955	0,250	0,073
25	Sprat	3,66	0,671		1,030	4,120	0,950	0,250	0,023
26	Herring	3,66	0,704		0,780	4,590	0,968	0,170	0,069
27	Sardine	3,67	0,500		0,840	6,800	0,978	0,124	0,050
28	Pouts	3,79	0,708		1,400	7,000	0,950	0,200	0,011
29	Pelagic L	4,41	0,212		0,400	4,130	0,900	0,097	0,018
30	Pelagic M	3,59	0,641		0,730	4,920	0,950	0,148	0,076
31	Cephalopods	3,69	0,388		3,120	10,400	0,950	0,300	0,046
32	Norway lobster	3,32	0,130		0,700	3,400	0,800	0,206	0,020
33	Lobsters/Crabs	3,44	0,677		1,200	8,000	0,800	0,150	0,075
34	Shrimps	2,98	3,028		3,000	20,000	0,950	0,150	0,001
35	Carnivorous and necrophagous invertebrates	3,18	13,875		1,885	12,567	0,700	0,150	0,072
36	Sub-surface deposit feeders invertebrates	2,45	34,496		1,600	8,000	0,700	0,200	0,001
37	Surface suspension and deposit feeders	2,05	33,108		2,800	14,000	0,800	0,200	0,112
38	Benthic meiofauna	2,10	14,632		10,000	50,000	0,900	0,200	
39	Suprabenthic invertebrates	2,14	0,353		20,000	100,000	0,900	0,200	
40	Macrozooplankton	2,57	3,323		10,500	38,000	0,950	0,276	
41	Mesozooplankton	2,67	5,841		16,450	80,000	0,900	0,206	
42	Microzooplankton	2,18	9,354		45,050	316,000	0,900	0,143	
43	Bacteria	2,00	1,255		500,000	1428,571	0,810	0,350	
44	Phytoplankton L	1,00	14,676		119,000		0,800		
45	Phytoplankton S	1,00	7,282		151,000		0,600		
46	Benthic producers	1,00	0,335		4,500		0,200		0,078
47	Discards	1,00	1						
48	Detritus	1,00	325,7				0,981		

	Group name	Trophic level	B (t/km ²)	Z (/year)	P/B (/year)	Q/B (/year)	EE	P/Q	Y (t/km ² /year)
1	Plunge and pursuit divers seabirds	4,59	0,001		0,153	135,263	0,000	0,001	
2	Surface feeders seabirds	4,11	0,002		0,247	114,465	0,000	0,002	
3	Baleen whales	4,01	0,065		0,035	4,775	0,299	0,007	
4	Toothed whales	4,69	0,033		0,135	11,998	0,494	0,011	
5	Sharks L	4,80	0,055		0,150	1,800	0,500	0,083	0,001
6	Sharks/rays	4,10	0,452		0,350	3,500	0,800	0,100	0,059
7	Anglerfish	4,49	0,606		0,400	2,400	0,800	0,167	0,144
8	Sea bass	4,52	0,038		0,230	3,754	0,900	0,061	0,004
9	Cod ad	4,29	0,063	0,670		4,081	0,968	0,164	0,029
10	Cod juvenile	4,01	0,012	0,900		9,141	0,954	0,098	0,002
11	Blue whiting	3,74	0,349		0,470	2,350	0,950	0,200	0,001
12	Hake adulte	4,48	0,146	0,771		2,520	0,951	0,306	0,068
13	Hake juvenile	4,15	0,035	1,200		6,202	0,741	0,193	0,004
14	Haddock	3,53	0,325		0,400	3,331	0,950	0,120	0,012
15	Whiting	4,13	0,481		0,430	4,708	0,950	0,091	0,044
16	Megrim	4,35	0,254		0,400	2,000	0,900	0,200	0,044
17	Sole	3,23	0,057		0,460	3,700	0,905	0,124	0,012
18	Boarfish	3,64	0,029		0,590	6,621	0,400	0,089	
19	Plaice	3,15	0,045		0,800	3,420	0,881	0,234	0,012
20	Demersal L	3,92	0,691		0,344	1,720	0,850	0,200	0,062
21	Demersal M	3,53	1,610		0,500	2,500	0,950	0,200	0,019
22	Demersal S	3,31	1,222		1,100	4,400	0,950	0,250	0,002
23	Horse Mackerel	3,73	3,343		0,270	1,080	0,955	0,250	0,112
24	Mackerel	3,77	3,774		0,280	1,120	0,967	0,250	0,473
25	Sprat	3,66	0,608		1,030	4,120	0,950	0,250	0,035
26	Herring	3,66	0,242		0,750	4,590	0,967	0,163	0,057
27	Sardine	3,67	0,419		0,800	6,800	0,950	0,118	0,019
28	Pouts	3,79	0,576		1,400	7,000	0,950	0,200	0,016
29	Pelagic L	4,35	0,076		0,400	4,130	0,900	0,097	0,000
30	Pelagic M	3,59	0,399		0,730	4,920	0,950	0,148	0,004
31	Cephalopods	3,69	0,391		3,120	10,400	0,950	0,300	0,005
32	Norway lobster	3,32	0,147		0,700	3,400	0,800	0,206	0,020
33	Lobsters/Crabs	3,44	0,630		1,200	8,000	0,800	0,150	0,057
34	Shrimps	2,98	2,013		3,000	20,000	0,950	0,150	0,001
35	Carnivorous and necrophagous invertebrates	3,18	9,263		1,885	12,567	0,700	0,150	0,017
36	Sub-surface deposit feeders invertebrates	2,45	22,786		1,600	8,000	0,700	0,200	0,005
37	Surface suspension and deposit feeders	2,05	22,488		2,800	14,000	0,800	0,200	0,049
38	Benthic meiofauna	2,10	9,699		10,000	50,000	0,900	0,200	
39	Suprabenthic invertebrates	2,14	0,254		20,000	100,000	0,900	0,200	
40	Macrozooplankton	2,57	3,206		10,500	38,000	0,626	0,276	
41	Mesozooplankton	2,67	5,625		16,450	80,000	0,810	0,206	
42	Microzooplankton	2,18	9,008		45,050	316,000	0,899	0,143	
43	Bacteria	2,00	1,205		500,000	1428,571	0,751	0,350	
44	Phytoplankton L	1,00	14,098		119,000		0,748		
45	Phytoplankton S	1,00	7,00305		151		0,578		
46	Benthic producers	1,00	0,3221584		4,5		0,178		0,049
47	Discards	1,00	1						
48	Detritus	1,00	325,7				0,910		

Annexe V (suite) Résultats du modèle Ecopath 1980 de la mer Celtique (les valeurs en gras sont estimées par le modèle)

Annexe VI Coefficients de vulnérabilité du modèle Ecosim "golfe de Gascogne", déterminés d'après l'ajustement sur les séries chronologiques

Prey \ predator	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
1 Plunge and pursuit divers seabirds															
2 Surface feeders seabirds															
3 Baleen whales				2.540707E+09											
4 Toothed whales				2.540707E+09											
5 Sharks L				2.540707E+09											
6 Sharks/rays				2.540707E+09			1.829011								
7 Anglerfish			1.000001	2.540707E+09	1.000001										
8 Sea bass			1.000001												
9 Blue whitting			1.000001				1.829011		1.16003	4.45224	1654060	1.040002			
10 Hake adulte				2.540707E+09			1.829011			4.45224					
11 Hake juvenile			1.000001				1.829011			4.45224	1654060				
12 Whitting										4.45224					
13 Megrim				2.540707E+09											
14 Sole			1.000001			1.000001	1.829011					1.040002	1.332642		
15 Plaice						1.000001						1.040002			
16 Demersal L			1.000001	2.540707E+09			1.829011				1654060	1.040002	1.332642		
17 Demersal M	8157232		1.000001	2.540707E+09	1.000001	1.829011			1.16003	4.45224	1654060	1.040002	1.332642		
18 Demersal S			1.351849E+07	1.000001	2.540707E+09	1.000001	1.829011		1.16003	4.45224	1654060	1.040002	1.332642		
19 Horse mackerel	8157232	1.00002		1.000001	2.540707E+09		1.829011			4.45224	1654060	1.040002			
20 Mackerel	8157232	1.00002	1.351849E+07	1.000001	2.540707E+09			1.000001		4.45224		1.040002	1.332642		
21 Anchovy	8157232	1.00002	1.351849E+07	1.000001	2.540707E+09			1.000001		4.45224	1654060				
22 Sardine	8157232	1.00002		1.000001	2.540707E+09	1.000001	1.829011	1.000001		4.45224	1654060	1.040002			
23 Pouts				1.000001	2.540707E+09	1.000001	1.829011	1.000001		4.45224	1654060	1.040002			
24 Pelagic L				1.000001	2.540707E+09										
25 Pelagic M	8157232	1.00002	1.351849E+07	1.000001	2.540707E+09	1.000001		1.000001				1.040002			
26 Cephalopods			1.351849E+07	1.000001	2.540707E+09	1.000001	1.829011	1.000001		4.45224		1.040002	1.332642		
27 Norway lobster						1.000001	1.829011								
28 Lobsters/Crabs						1.000001	1.829011	1.000001	1.16003						
29 Shrimps					2.540707E+09	1.000001	1.829011	1.000001	1.16003		1654060		1.332642	1.000001	
30 Carnivorous and necrophagous benthic invertebrates						1.000001	1.829011	1.000001	1.16003	4.45224	1654060				
31 Subsurface deposit feeders invertebrates					2.540707E+09		1.829011	1.000001			1654060	1.040002		1.000001	2.001004
32 Surface suspension and deposit feeders						1.000001			1.16003			1.040002		1.000001	2.001004
33 Benthic meiofauna															
34 Suprabenthic invertebrates										4.45224	1654060				
35 Macrozooplankton		1.00002	1.351849E+07			1.000001	1.829011		1.16003	4.45224	1654060	1.040002			
36 Mesozooplankton			1.351849E+07			1.000001			1.16003	4.45224	1654060	1.040002			
37 Microzooplankton															
38 Bacteria															
39 Phytoplankton L															
40 Phytoplankton S															
41 Benthic producers															
42 Discards	8157232	1.00002													
43 Detritus					2.540707E+09	1.000001						1.040002			

Annexe VI (suite) Coefficients de vulnérabilité du modèle Ecosim "golfe de Gascogne", déterminés d'après l'ajustement sur les séries chronologiques

Prey \ predator	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38			
1																										
2																										
3																										
4																										
5																										
6																										
7																										
8																										
9	1.1112																									
10																										
11																										
12	1.1112								1.040																	
13	1.1112																									
14	1.1112							1.0000																		
15	1.1112																									
16	1.1112																									
17	1.1112								1.040																	
18	1.1112			1.2574	1.0660			1.0000	1.040	1.0000	1.0000	1.000														
19	1.1112								1.040																	
20	1.1112																									
21	1.1112				1.0660				1.040																	
22	1.1112			1.2574	1.0660			1.0000	1.040	1.0000	1.0000															
23																										
24									1.040																	
25									1.040																	
26	1.1112			1.2574	1.0660			1.0000	1.040		1.0000															
27	1.1112																									
28	1.1112		1.0000	1.2574				1.0000				1.000	1.0434													
29	1.1112	1.0066	1.0000	1.2574				1.0000	1.040	1.0000	1.0000	1.000	1.0434	1.5839												
30	1.1112	1.0066	1.0000	1.2574				1.0000	1.040		1.0000	1.000	1.0434	1.5839	23095											
31	1.1112		1.0000	1.2574				1.0000		1.0000	1.0000	1.000	1.0434		23095											
32	1.1112	1.0066	1.0000	1.2574				1.0000	1.040	1.0000	1.0000	1.000	1.0434	1.5839	23095											
33														1.5839	23095	1.0001										
34										1.0000					23095											
35	1.1112	1.0066	1.0000	1.2574	1.0660	2.7437		1.0000		1.0000	1.0000	1.000	1.0434	1.5839	23095											
36	1.1112	1.0066	1.0000	1.2574	1.0660	2.7437	1.6223	1.0000	1.040	1.0000			1.0434	1.5839	23095					1.0000	1.0000	16.571				
37																					1.0000	1.0000	16.571	1.0000		
38																1.0001	9.3974	1.0000						1.0000		
39			1.0000								1.000						9.3974	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	16.571	1.0000			
40																	9.3974	1.0000					1.0000	1.0000		
41									1.040				1.0434												1.0000	1.0000
42		1.0066									1.000	1.0434			23095											
43	1.1112	1.0066									1.000	1.0434	1.5839	23095	1.0001	9.3974	1.0000					16.571	1.0000	1.0000		

Annexe VII Coefficients de vulnérabilité du modèle Ecosim "mer Celtique", déterminés d'après l'ajustement sur les séries chronologiques

Prey \ predator	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	
1 Plunge and pursuit divers seabirds																					
2 Surface feeders seabirds																					
3 Baleen whales					1,7420																
4 Toothed whales					1,7420																
5 Sharks L				2,5418	1,7420																
6 Sharks/rays				2,5418	1,7420	2,5485	1,0829		1,058												
7 Anglerfish				2,5418	1,7420	2,5485			1,058											1,8686	
8 Sea bass					1,7420		1,0829														
9 Cod ad				2,5418	1,7420		1,0829					5,5055								1,8686	
10 Cod juvenile						2,5485	1,0829		1,058	13,150		5,5055	2,0348							1,8686	
11 Blue whiting				2,5418	1,7420	2,5485	1,0829		1,058		4,2446	5,5055	2,0348		4,0256						
12 Hake adulte				2,5418	1,7420	2,5485	1,0829					5,5055								1,8686	
13 Hake juvenile				2,5418		2,5485	1,0829			13,150		5,5055	2,0348								
14 Haddock					1,7420	2,5485						5,5055			4,0256					1,8686	
15 Whiting				2,5418	1,7420	2,5485	1,0829	1,0009	1,058	13,150		5,5055	2,0348							1,8686	
16 Megrim					1,7420	2,5485	1,0829		1,058			5,5055								1,8686	
17 Sole				2,5418		2,5485	1,0829		1,058			5,5055				2,5015				1,8686	
18 Boarfish							1,0829					5,5055									
19 Plaice				2,5418		2,5485	1,0829		1,058			5,5055								1,8686	
20 Demersal L				2,5418	1,7420	2,5485	1,0829		1,058	13,150			2,0348		4,0256	2,5015				1,8686	
21 Demersal M	2,2007			2,5418	1,7420	2,5485	1,0829		1,058	13,150	4,2446	5,5055	2,0348	38,406	4,0256	2,5015				1,8686	
22 Demersal S			7,5102	2,5418	1,7420	2,5485	1,0829		1,058	13,150	4,2446	5,5055	2,0348	38,406	4,0256	2,5015				1,8686	
23 Horse Mackerel	2,2007	2,1448		2,5418	1,7420	2,5485	1,0829	1,0009	1,058			5,5055	2,0348		4,0256						
24 Mackerel	2,2007	2,1448	7,5102	2,5418	1,7420	2,5485	1,0829	1,0009	1,058			5,5055			4,0256	2,5015					
25 Sprat		2,1448		2,5418	1,7420	2,5485	1,0829		1,058	13,150		5,5055		38,406	4,0256	2,5015					
26 Herring	2,2007	2,1448	7,5102	2,5418	1,7420	2,5485	1,0829	1,0009	1,058	13,150	4,2446	5,5055			4,0256						
27 Sardine	2,2007	2,1448		2,5418	1,7420	2,5485	1,0829	1,0009	1,058			5,5055	2,0348	38,406	4,0256					1,8686	
28 Pouts				2,5418	1,7420	2,5485	1,0829	1,0009	1,058	13,150		5,5055	2,0348		4,0256						
29 Pelagic L				2,5418	1,7420	2,5485						5,5055									
30 Pelagic M	2,2007	2,1448	7,5102	2,5418	1,7420	2,5485		1,0009				5,5055	2,0348		4,0256					1,8686	
31 Cephalopods			7,5102	2,5418	1,7420	2,5485	1,0829	1,0009	1,058	13,150		5,5055		38,406	4,0256	2,5015				1,8686	
32 Norway lobster						2,5485	1,0829														1,8686
33 Lobsters/Crabs					1,7420	2,5485	1,0829	1,0009	1,058		4,2446										1,8686
34 Shrimps					1,7420	2,5485	1,0829	1,0009	1,058	13,150	4,2446	5,5055	2,0348	38,406		2,5015	1,7851	1,0310		1,8686	
35 Carnivorous and necrophagous invertebrates						2,5485	1,0829	1,0009	1,058		4,2446	5,5055	2,0348	38,406	4,0256	2,5015		1,0310		1,8686	
36 Sub-surface deposit feeders invertebrates					1,7420		1,0829	1,0009	1,058			5,5055	2,0348	38,406	4,0256			1,7851	1,0310	1,6067	1,8686
37 Surface suspension and deposit feeders						2,5485			1,058		4,2446			38,406	4,0256			1,7851	1,0310	1,6067	1,8686
38 Benthic meiofauna																					
39 Suprabenthic invertebrates										13,150		5,5055	2,0348								
40 Macrozooplankton		2,1448	7,5102	2,5418	1,7420	2,5485	1,0829	1,0009	1,058	13,150	4,2446	5,5055	2,0348	38,406	4,0256			1,0310		1,8686	
41 Mesozooplankton			7,5102			2,5485		1,0009	1,058	13,150	4,2446	5,5055	2,0348	38,406	4,0256			1,0310		1,8686	
42 Microzooplankton													2,0348		4,0256						
43 Bacteria																					
44 Phytoplankton L																					
45 Phytoplankton S																					
46 Benthic producers																					
47 Discards	2,2007	2,1448																			
48 Detritus					1,7420	2,5485								38,406	4,0256						

Annexe VII (suite) Coefficients de vulnérabilité du modèle Ecosim "mer Celtique", déterminés d'après l'ajustement sur les séries chronologiques

Prey \ predator	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	
1																								
2																								
3																								
4																								
5																								
6																								
7																								
8																								
9																								
10																								
11				1,1753																				
12																								
13																								
14									2,0003															
15									2,0003															
16				1,1753																				
17																								
18									2,0003															
19								2,719	0															
20									0															
21									2,0003															
22		4,4332	1,2446	1,1753		2,4264		2,719	2,0003	2,1843	4,7688													
23			1,2446						2,0003															
24									2,0003															
25			1,2446	1,1753		2,4264		2,719	2,0003		4,7688													
26			1,2446	1,1753		2,4264		2,719	2,0003															
27			1,2446	1,1753					2,0003	2,1843	4,7688													
28			1,2446						2,0003															
29									2,0003															
30			1,2446						2,0003		4,7688													
31			1,2446	1,1753		2,4264		2,719	2,0003	2,1843	4,7688													
32																								
33		4,4332	1,2446					2,719				2,2717	5,6891											
34	2,0536	4,4332	1,2446			2,4264		2,719	2,0003	2,1843	4,7688	2,2717	5,6891	2,2002										
35	2,0536	4,4332	1,2446					2,719	2,0003		4,7688	2,2717	5,6891	2,2002	5,1458									
36	2,0536	4,4332	1,2446					2,719		2,1843	4,7688	2,2717	5,6891		5,1458									
37	2,0536	4,4332	1,2446					2,719	2,0003	2,1843	4,7688	2,2717	5,6891	2,2002	5,1458									
38											4,7688			2,2002	5,1458	2,2605								
39						2,4264					4,7688				5,1458									
40	2,0536	4,4332	1,2446	1,1753	2,4982	2,4264		2,719	2,0003	2,1843	4,7688	2,2717	5,6891	2,2002	5,1458									
41	2,0536	4,4332	1,2446	1,1753	2,4982	2,4264	1,7628	2,719	2,0003	2,1843	4,7688	2,2717	5,6891	2,2002	5,1458					1,7467	1,1865	1,4426		
42				1,1753	0	2,4264															1,7467	1,1865	1,4426	1,2727
43																2,2605	2,0114	13,9172					1,2727	
44		4,4332										2,2717						2,0114	13,9172	1,7467	1,1865	1,4426	1,2727	
45																		2,0114	13,9172				1,2727	1,9213
46									2,0003				5,6891											
47												2,2717	5,6891		5,1458									
48												2,2717	5,6891	2,2002	5,1458	2,2605	2,0114	13,9172				1,4426	1,2727	1,9213

Annexe VIII Revue et interprétation des principaux indicateurs écologiques calculés par le logiciel Ecopath.

Le programme Ecopath permet d'approcher des concepts issus de l'écologie théorique développés par Ulanowicz (1986). Le fonctionnement trophique d'un écosystème, son stade de développement et sa maturité (*sensu* Christensen, 1995; Odum, 1969) peuvent ainsi être évalués par le calcul d'indicateurs écologiques. Ce paragraphe vise à en décrire quelques uns parmi les plus utiles.

Le flux totale (Total System Throughput en anglais, TST), calculé comme la somme de tous les flux de consommation, exports, respiration, import et flux vers les détritiques, fournit une représentation de l'ensemble de l'écosystème en termes de flux (Ulanowicz, 1986; Christensen & Pauly, 1993). Il en dérive plusieurs indicateurs caractérisant le niveau de maturité d'un système : les ratios **Production Primaire totale / Respiration totale du système** (TPP/TR), **Production Primaire Totale / Biomasse Totale** (TPP/TB) et **Biomasse Totale / TST** (TB/TST). Enfin, **l'efficacité de transfert** (TE) est définie comme la fraction du flux total à chaque niveau trophique qui est soit exportée (dû aux captures par exemple), soit transférée aux autres niveaux trophiques à travers l'activité de consommation. Notons que la TE moyenne est ici calculée comme une moyenne géométrique des TE entre les niveaux trophique 2 et 4 (Christensen *et al.*, 2005).

L'indice de recyclage, qui quantifie le recyclage de l'énergie, est matérialisé par **l'indice de Finn** (FCI pour Finn's Cycling Index) (Finn, 1976). Il permet de caractériser la maturité d'un système et éventuellement, de façon inverse, son niveau de stress. Ainsi, les systèmes matures sont supposés avoir un degré de recyclage plus élevés les rendant plus stables et moins dépendants aux entrées de nutriments. Dans le même sens, il est possible de calculer le pourcentage de recyclage sans le compartiment détritique via le **Predatory Cycling Index** (PCI) (Christensen, 1995). Le **Finn's Mean Path Length** (MPL), quant à lui, mesure le nombre moyen de compartiments que l'énergie traverse avant de sortir du réseau trophique d'un écosystème.

L'ascendance (A) est une mesure dérivée de la thermodynamique et de la théorie de l'information. Elle mesure l'échange d'information (autrement dit de flux) au sein d'un système et renseigne sur le degré de développement et de maturité de celui-ci. La limite supérieure pour la valeur de A est appelée **capacité de développement** (C) et la différence entre C et A représente **la marge de développement** du système (O, soit system overhead en anglais). La marge de développement d'un système peut être reliée avec la stabilité de celui-ci et sa capacité de réaction face à une perturbation inattendue. Ecologiquement et de manière simplifiée, A, C et O sont donc liées à la stabilité, la résilience et maturité d'un écosystème (Heymans *et al.*, 2012; Odum, 1969; Ulanowicz, 1980, 2012).

Pour compléter l'analyse, **l'indice de connectivité** (CI) et **l'indice d'omnivorie du système** (SOI), corrélées avec la maturité, la résilience et la complexité d'un écosystème, sont calculés (Christensen, 1995). CI représente le ratio entre le nombre de liens réalisés entre compartiments et le nombre de liens possibles dans le système. Par conséquent, la valeur prise par CI est largement influencée par le nombre de groupes composant un système. L'indice d'omnivorie totale est donc une bonne alternative, voire un indice complémentaire indispensable à une interprétation correcte. Cet indice est basé sur la moyenne des indices d'omnivorie (OI), eux-mêmes calculés comme la variance entre les niveaux trophiques des différentes proies d'un prédateur donné (spécialiste ou opportuniste) (Christensen & Pauly, 1992). Une valeur faible de OI souligne la linéarité de la structure trophique tandis qu'une valeur élevée montre une structure en réseau (Odum, 1969; Salthé, 2003).

Annexe IX Principaux indicateurs écosystémiques issus des modèles Ecopath 1980 et 2013
« mer Celtique ».

Statistiques et indicateurs	Celtique 1980	Celtique 2013	Unités
<i>Indices écosystémiques théoriques</i>			
Total biomass (excluding detritus) (TB)	123.521	157.41	tonne km ⁻² an ⁻¹
Total system throughput (TST)	12 802	13 876	tonne km ⁻² an ⁻¹
Sum of all consumption (TQ)	6 346	7 153	tonne km ⁻² an ⁻¹
Sum of all exports (TE)	343	75.54	tonne km ⁻² an ⁻¹
Sum of all respiratory flows (TR)	2 394	2 773	tonne km ⁻² an ⁻¹
Sum of all flows into detritus (TFD)	3 719	3 875	tonne km ⁻² an ⁻¹
Sum of all production (TP)	4 104	4 376	tonne km ⁻² an ⁻¹
Calculated total net primary production	2 737	2 848	tonne km ⁻² an ⁻¹
Total primary production/total respiration (TPP/TR)	1.143	1.027	
Net system production (TPP-TR)	342.170	74.885	tonne km ⁻² an ⁻¹
Total primary production/total biomass (TPP/TB)	22.155	18.090	
Total biomass/total throughput (TB/TST)	0.010	0.011	
Mean transfer efficiency (TTE)	13.38	14.27	%
Connectance Index (CI)	0.230	0.233	
System Omnivory Index (OI)	0.238	0.238	
<i>Indices d'état de la pêche</i>			
Total catches	1.590	2.028	tonne km ⁻² an ⁻¹
Mean trophic level of the catch (TLc)	3.723	3.61	
Gross efficiency of the fishery	0.001	0.001	
Primary production required to sustain the fishery (considering PP + detritus)	3.739	8.25	%
<i>Indices de recyclage</i>			
Predatory cycling index	2.644	2.444	%
Throughput cycled (excluding detritus)	141.8	149.7	tonne km ⁻² an ⁻¹
Finn's cycling index	28.61	29.03	%
Finn's mean path length (MPL)	4.677	4.872	
<i>Information Indices</i>			
Ascendency (A)	20.38	20.09	%
Overhead (O)	79.62	79.90	%
Capacity (C)	59 778	66 521	Flowbits

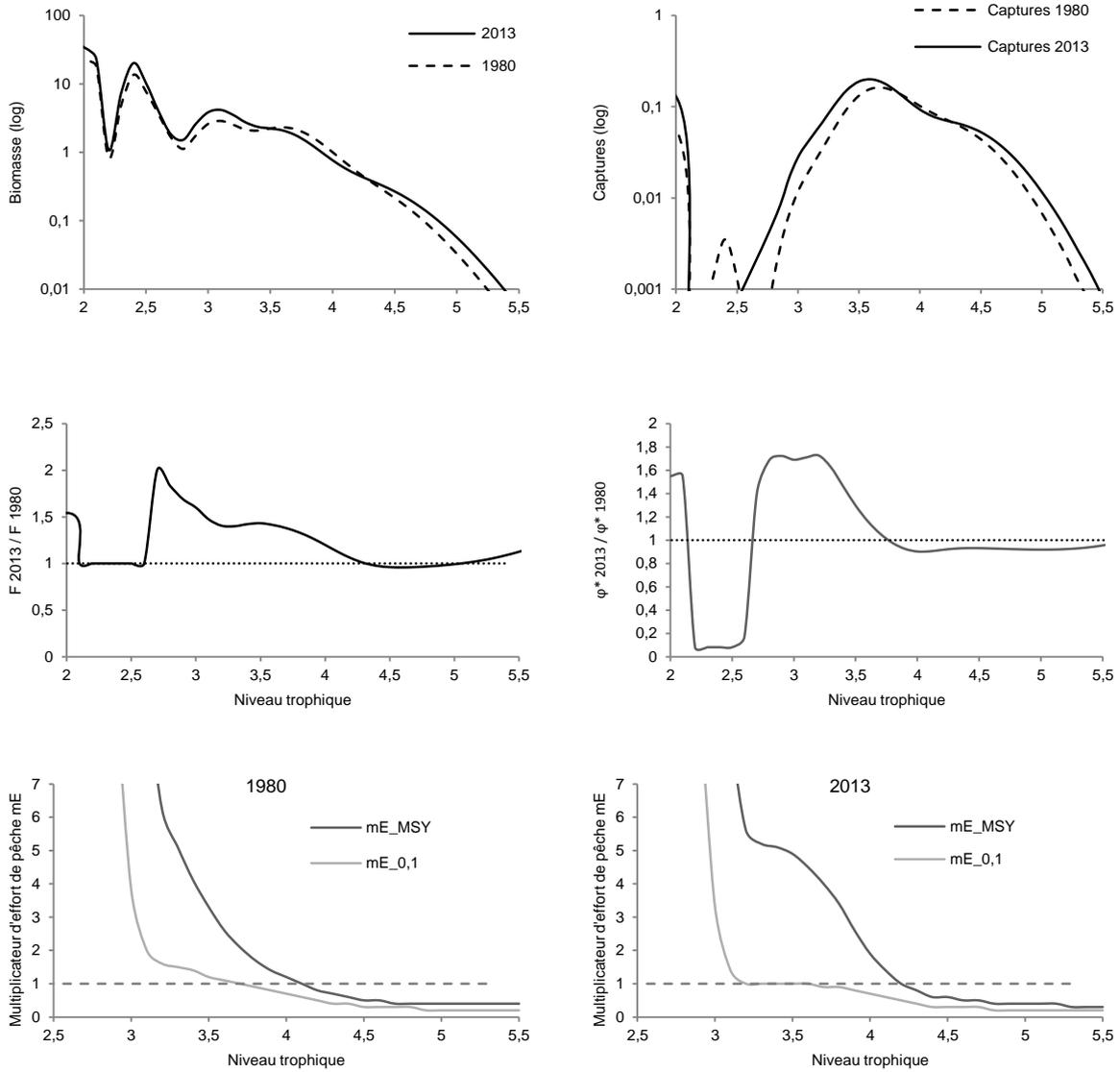
Annexe X Paramètres d'accessibilité S_t définis dans les modèles EcoTroph « golfe de Gascogne » et « mer Celtique ».

Nom du groupe	Accessibilité S_t
Sharks L	0,7
Sharks/rays	0,8
Anglerfish	0,8
Sea bass	0,9
Blue whitting	0,7
Cod adulte	0,8
Cod juv	0,7
Hake adulte	0,8
Hake juv	0,7
Haddock	0,8
Whitting	0,8
Megrim	0,8
Boarfish	0,1
Sole	0,8
Plaice	0,8
Demersal L	0,3
Demersal M	0,2
Demersal S	0,05
Horse mackerel	0,4
Mackerel	0,4
Anchovy	0,7
Sardine	0,7
Sprat	0,7
Herring	0,7
Pouts	0,8
Pelagic L	0,5
Pelagic M	0,1
Cephalopods	0,1
Norway lobster	0,6
Lobsters/Crabs	0,2
Shrimps	0,05
Carnivorous and necrophagous benthic invertebrates	0,005
Subsurface deposit feeders invertebrates	0,001
Surface suspension and deposit feeders	0,003
Benthic producers	0,07

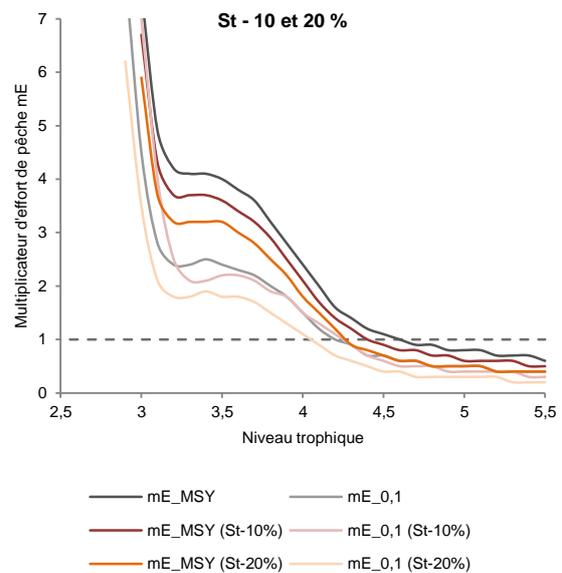
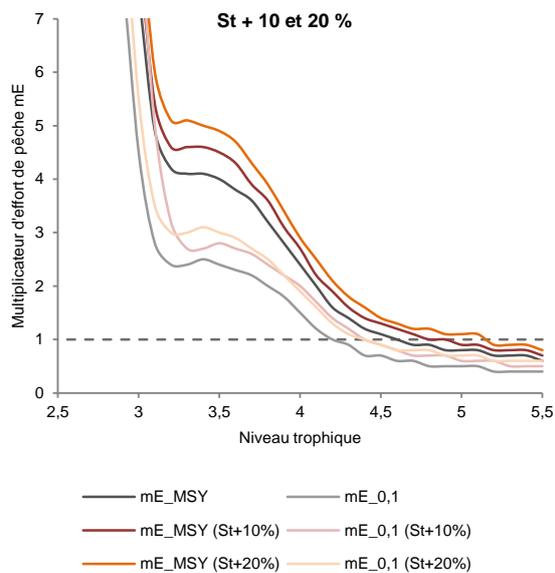
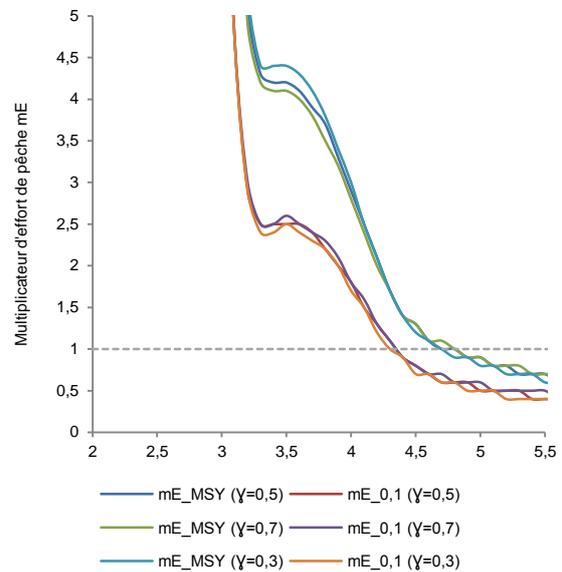
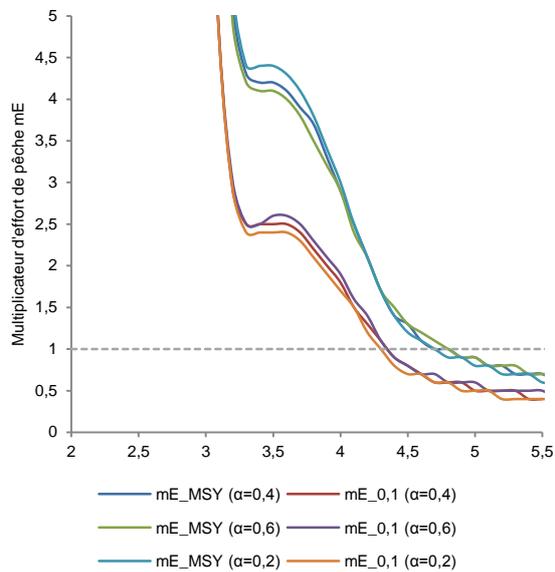
Annexe XI Multiplicateur de mortalité par pêche, par compartiment fonctionnel, pour chaque simulation de suppression de flottille.

	Blue whiting	Hake	Horse Mackerel	Mackerel	Anchovy	Sardine	Sole	Megrim	Norway lobster	Anglerfish	Carnivorous and necrophagous benthic invertebrates	Cephalopods	Demersal L	Demersal M	Demersal S	Lobsters/Crabs	Pelagic L	Pelagic M	Plaice	Pouts	Sea bass	Sharks L	Sharks/rays	Shrimps	Whiting
Sans chalutiers langoustiniers	0,750	0,907	0,993	0,993	1,000	1,000	0,900	0,913	0,029	0,877	0,000	0,962	0,977	0,948	1,000	1,000	1,000	1,000	0,953	0,518	0,996	1,000	0,894	1,000	0,943
Sans chalutiers de fonds	0,972	0,793	0,986	0,925	1,000	1,000	0,919	0,318	0,971	0,178	1,000	0,816	0,778	0,816	1,000	0,878	1,000	0,998	0,711	0,733	0,959	1,000	0,230	1,000	0,828
Sans chalutiers pélagiques	1,000	0,998	0,995	0,971	0,580	0,814	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	0,947	1,000	1,000	0,999	1,000	1,000	1,000	0,998
Sans chalutiers pélagiques en boeuf	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	0,039	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
Sans fileyeurs (<15 mètres)	0,998	0,989	0,998	0,987	1,000	0,998	0,808	1,000	1,000	0,957	1,000	0,950	0,720	0,794	1,000	0,739	0,964	0,968	0,691	0,869	0,814	1,000	0,917	1,000	0,819
Sans fileyeurs (>15 mètres)	0,991	0,500	1,000	0,999	1,000	1,000	0,867	0,996	1,000	0,988	1,000	1,000	0,995	1,000	1,000	0,976	1,000	1,000	1,000	0,944	0,990	1,000	0,998	1,000	0,989
Sans ligneurs-Palangriers	0,973	0,950	0,999	0,999	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	0,833	0,987	1,000	1,000	0,997	1,000	1,000	0,940	0,660	1,000	0,961	1,000	0,467
Sans senneurs dannois	0,998	0,995	0,994	0,986	1,000	0,999	0,999	0,999	1,000	1,000	1,000	0,997	1,000	0,997	1,000	1,000	1,000	1,000	0,993	0,998	0,999	1,000	0,999	1,000	0,997
Sans « autres »	0,319	0,868	0,035	0,140	0,420	0,190	0,507	0,774	1,000	1,000	1,000	0,275	0,697	0,458	0,000	0,406	1,000	0,087	0,652	1,000	0,584	0,000	1,000	0,000	0,959

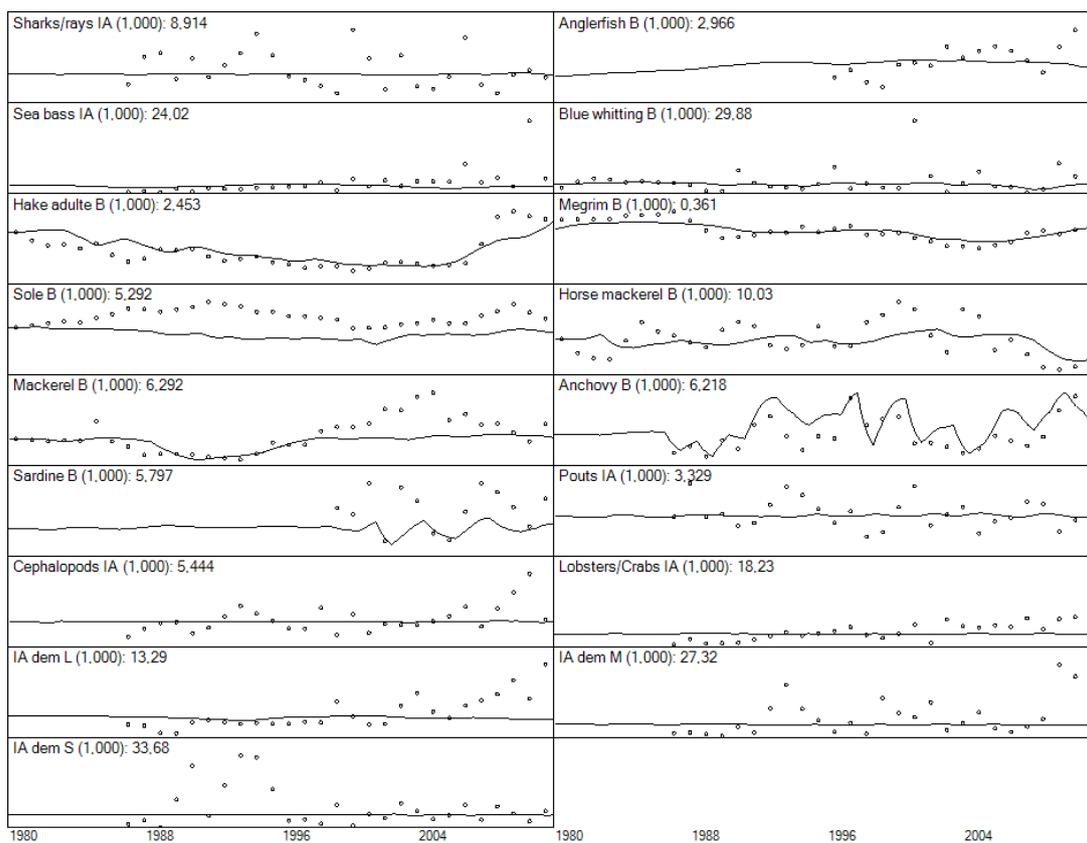
Annexe XII Evolution des spectres de biomasse et de captures entre 1980 et 2013 (haut). Ratio des mortalités par pêche F et des pertes par pêche accessibles φ^* (milieu) en fonction du niveau trophique, pour l'écosystème de mer Celtique. Indicateurs d'état des ressources par classe trophique en 1980 et 2013. $mE_{0.1}$ correspond à un multiplicateur d'effort pour atteindre la pleine exploitation et mE_{MSY} un multiplicateur pour atteindre la surexploitation.



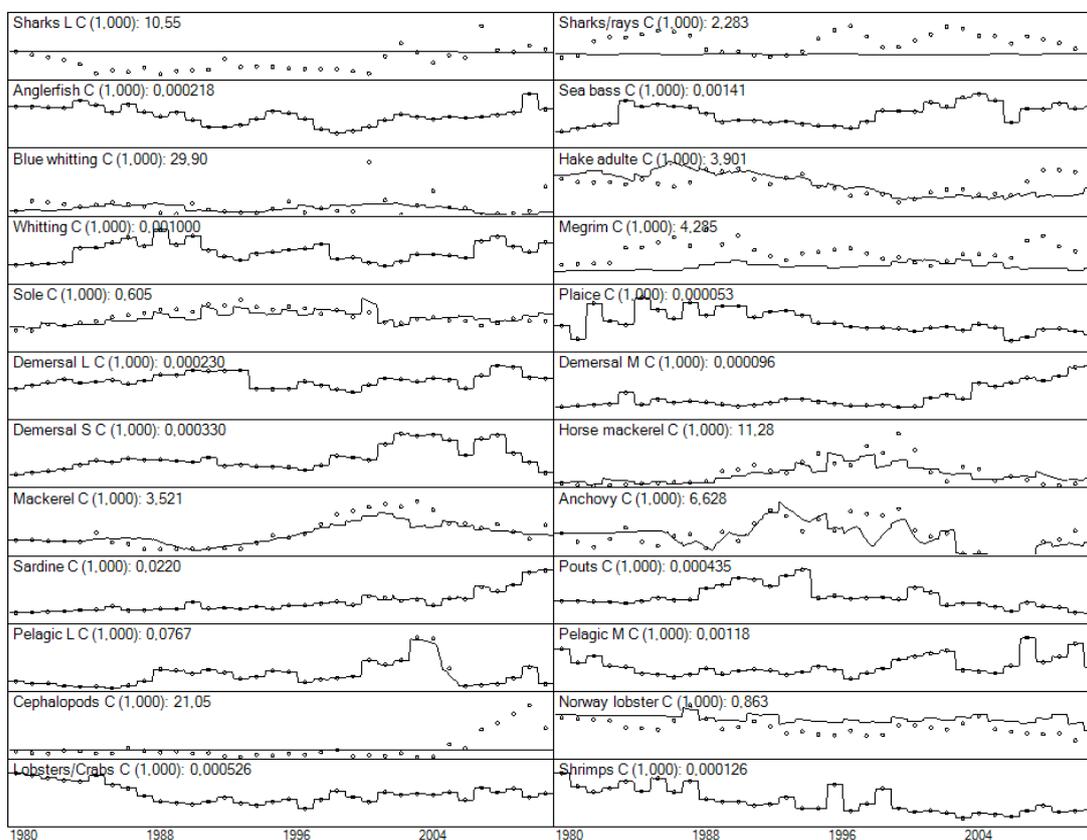
Annexe XIII Analyses de sensibilité conduites sur les paramètres α (contrôle top-down), γ (FormD) et S_t (paramètres d'accessibilité) du modèle EcoTroph. L'analyse explore les résultats d'estimation des indicateurs d'exploitation (E_{MSY} et $E_{0.1}$) du modèle golfe de Gascogne 2013 (1980 n'est pas illustré).



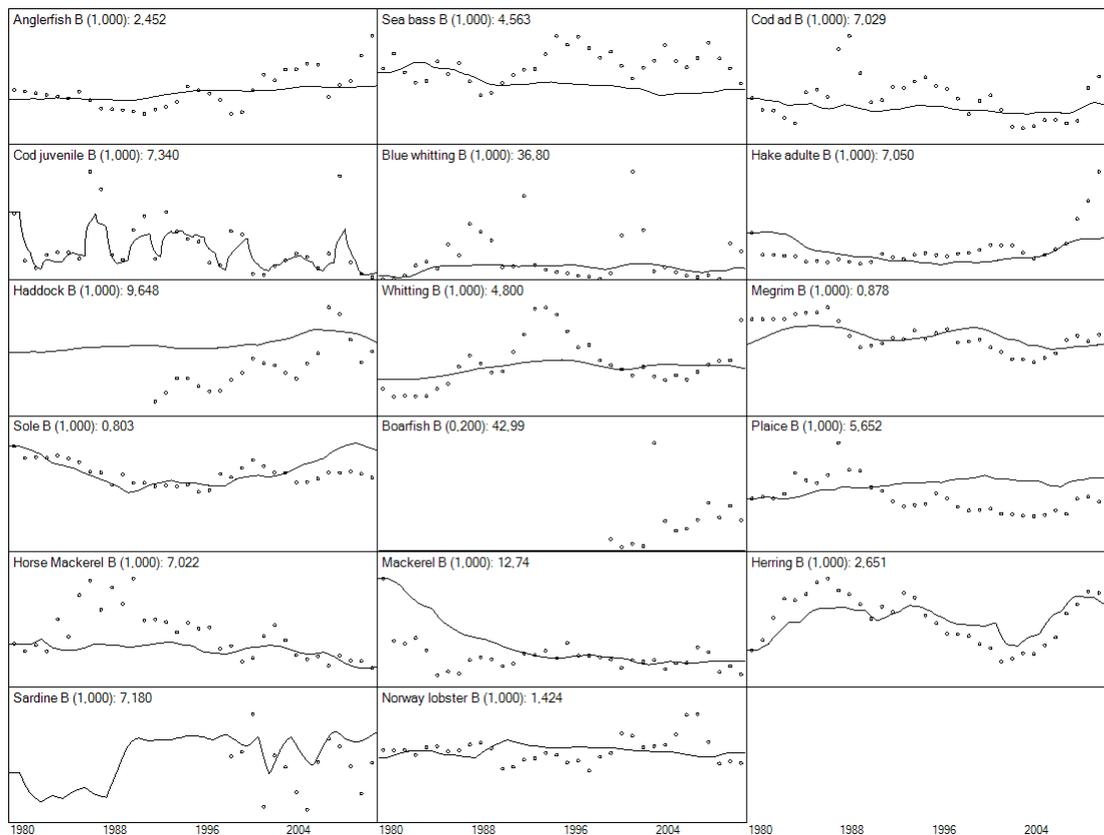
Annexe XIV Ajustement final Ecosim sur les séries chronologiques de biomasse (à partir du modèle Ecosim 1980 du golfe de Gascogne)



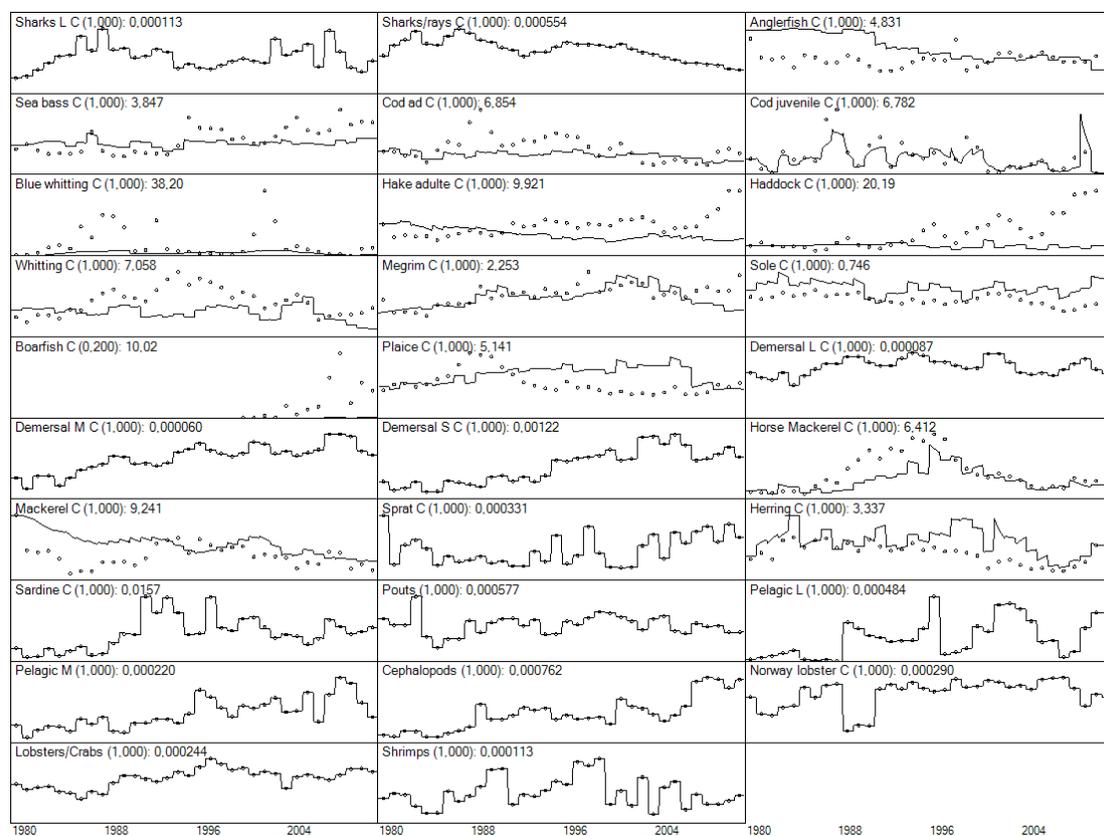
Ajustement final Ecosim sur les séries chronologiques de captures



Annexe XV Ajustement final Ecosim sur les séries chronologiques de biomasse (à partir du modèle Ecosim 1980 de mer celtique)



Ajustement final Ecosim sur les séries chronologiques de captures



Références citées en annexe VIII

- Christensen, V. 1995. Ecosystem maturity—towards quantification. *Ecological Modelling*, 77: 3–32.
- Christensen, V., and Pauly, D. 1992. ECOPATH II—a software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics. *Ecological modelling*, 61: 169–185.
- Christensen, V., and Pauly, D. 1993. Trophic models of aquatic ecosystems. *ICLARM Conference Proceedings*, 26. 390 pp.
- Finn, J. T. 1976. Measures of ecosystem structure and function derived from analysis of flows. *Journal of theoretical Biology*, 56: 363–380.
- Heymans, J. J., Coll, M., Libralato, S., and Christensen, V. 2012. Ecopath theory, modeling, and application to coastal ecosystems. <http://digital.csic.es/handle/10261/78045> (consulté le 28 juillet 2015).
- Odum, E. P. 1969. The strategy of ecosystem development. *Sustainability: Sustainability*, 164: 58.
- Salthe, S. N. 2003. Infodynamics, a developmental framework for ecology/economics. *Conservation Ecology*, 7: 3.
- Ulanowicz, R. E. 1980. An hypothesis on the development of natural communities. *Journal of theoretical Biology*, 85: 223–245.
- Ulanowicz, R. E. 1986. *Growth and development: Ecosystem phenomenology*. Springer-Verlag, New-York, USA. 203 pp.
- Ulanowicz, R. E. 2012. *Growth and development: ecosystems phenomenology*. Springer Science & Business Media.
https://books.google.fr/books?hl=fr&lr=&id=QSLvBwAAQBAJ&oi=fnd&pg=PA1&dq=growth+and+development+ulanowicz&ots=iLrspmV2k&sig=7Eze6Q0W9RWmFRLuxogVf_-A42M
(consulté le 30 juillet 2015).

	<p>Diplôme : Master de l'Institut Supérieur des sciences Agronomiques, Agroalimentaires, Horticoles et du Paysage</p> <p>Spécialité: Ingénierie Environnementale, Sciences Halieutiques et aquacoles</p> <p>Spécialisation / option : Ressources et Ecosystèmes Aquatiques (REA)</p> <p>Enseignant référent : Didier Gascuel</p>
<p>Auteur : Fabien MOULLEC</p> <p>Date de naissance : 7 avril 1988</p>	<p>Organisme d'accueil : Agrocampus Ouest UMR Ecologie et santé des Ecosystèmes</p>
<p>Nb pages : 39 Annexe(s) : 15</p>	<p>Adresse : 65 route de Saint-Brieuc, CS 84215, 35042, Rennes Cedex, France</p>
<p>Année de soutenance : 2015</p>	<p>Maître de stage : Didier Gascuel</p>
<p>Titre français : La modélisation trophique au service de la gestion écosystémique des pêches. Le cas du golfe de Gascogne et de la mer Celtique</p>	
<p>Titre anglais: Trophic modelling to support ecosystem-based fisheries management. The case of the Bay of Biscay and the Celtic Sea.</p>	
<p><u>Résumé :</u> La prise de conscience des limites des approches mono-spécifiques dans la gestion des pêches conduit à adopter une vision heuristique, notamment à travers la mise en oeuvre de modèles trophiques, outils majeurs de l'Approche Ecosystémique des Pêches (AEP). La présente étude mobilise les standards Ecopath with Ecosim et EcoTroph afin : (i) d'analyser le fonctionnement trophique de la mer Celtique et du golfe de Gascogne en 1980 et en 2013, (ii) d'établir un diagnostic concernant l'impact de la pêche à cette échelle, (iii) d'analyser les changements écosystémiques intervenus sur la période 1980-2013 et, (iiii) de simuler différents scénarii de gestion des pêches en évaluant leurs effets sur le réseau trophique. Pour ce faire, des modèles Ecopath 1980 et 2013 sont construits pour chacun des deux écosystèmes et des modèles Ecosim sont ajustés sur les séries chronologiques d'abondance et de captures. Ces modèles mettent en évidence les principales évolutions intervenues, en raison notamment des changements de recrutement des petits pélagiques et d'une diminution de la pression de pêche exercée sur les poissons démersaux. L'analyse du fonctionnement trophique des écosystèmes révèle l'importance de la boucle détritique et l'existence à la fois d'un contrôle bottom-up par les bas niveaux trophiques (phyto et zooplanctons) et également d'un contrôle top-down par les hauts niveaux trophiques comme les grands requins et les odontocètes. Globalement, une amélioration de l'état d'exploitation des écosystèmes est constatée bien que cette amélioration ne semble pas être à la hauteur des enjeux de la Directive Cadre Stratégie pour le Milieu Marin : les hauts niveaux trophiques sont toujours surexploités en 2013. Les scénarii de gestion testés montrent que le maintien de la pression de pêche actuelle (2013) ne permettra pas la reconstitution des biomasses d'ici à 2030. Enfin, l'étude montre que les impacts les plus forts sur le réseau trophique sont dus aux chalutiers de fond ainsi qu'aux fileyeurs de plus de 15 mètres.</p>	
<p><u>Abstract:</u> Awareness about limits of single-species approaches in fisheries management leads to adopt a heuristic view, especially using trophic models, which are essential tools to ensure Ecosystem Approach to Fisheries (EAF). Using the well-known Ecopath with Ecosim and EcoTroph models, this study aim at: (i) analyzing the trophic functioning of the Celtic Sea and the Bay of Biscay for years 1980 and 2013, (ii) making a diagnosis of the fishing impact at this scale, (iii) investigating ecosystem changes over the 1980 to 2013 period and, (iiii) simulating different fishing scenarios to analyze effects on food web. To achieve these objectives, Ecopath models were constructed for each ecosystem, for the two studied years 1980 and 2013, and Ecosim models were fitted to the time series data on biomass and catches. Models reveal that principal evolutions are mainly caused by changes in small pelagics recruitments and the reduction of fishing pressure on demersal fish. The study of the trophic functioning of the ecosystems also indicates the importance of the detrital loop and the existence at the same time of a bottom-up control by lower trophic levels (phyto and zooplanktons) as well as by top-down control through high trophic levels like large sharks and odontocetes. An improvement on the exploitation state at the whole ecosystem scale is established, while this improvement does not seem to be sufficient to achieve the objectives of the Marine Strategy Framework Directive. Indeed, high trophic levels were always overexploited in 2013. The simulations conducted with Ecosim indicated that at current fishing effort, the biomass will be not rebuilt in 2030. Finally, the study states that the stronger impacts on the food web are due to bottom trawlers and gillnetter of more than 15 meters.</p>	
<p>Mots-clés : Approche écosystémique des pêches, Ecopath with Ecosim, EcoTroph, impacts de la pêche, réseau trophique Key Words: Ecosystem Approach to fisheries, Ecopath with Ecosim, EcoTroph, Fishing impacts, food web</p>	