

AGROCAMPUS OUEST

CFR Angers CFR Rennes

<p>Année universitaire : 2020- 2021</p> <p>Spécialité :</p> <p>Ingénieur agronome</p> <p>Spécialisation (et option éventuelle) :</p> <p>Sciences halieutiques et aquacoles (REA)</p>	<p>Mémoire de fin d'études</p> <p><input checked="" type="checkbox"/> d'ingénieur d'AGROCAMPUS OUEST (École nationale supérieure des sciences agronomiques, agroalimentaires, horticoles et du paysage), école interne de L'institut Agro (Institut national d'enseignement supérieur pour l'agriculture, l'alimentation et l'environnement)</p> <p><input type="checkbox"/> de master d'AGROCAMPUS OUEST (École nationale supérieure des sciences agronomiques, agroalimentaires, horticoles et du paysage), école interne de L'institut Agro (Institut national d'enseignement supérieur pour l'agriculture, l'alimentation et l'environnement)</p> <p><input type="checkbox"/> de Montpellier SupAgro (étudiant arrivé en M2)</p> <p><input type="checkbox"/> d'un autre établissement (étudiant arrivé en M2)</p>
--	--

Estimation des taux de migration et de mortalité à partir de marques électroniques : Vers un modèle d'évaluation spatialisé des stocks de bar européen ?

Par : Edel LHEUREUX



Soutenu à Rennes le 14 septembre 2021

Devant le jury composé de :

Président : Rivot Etienne

Maître de stage : Woillez Mathieu, Bertignac Michel

Enseignant référent : Gascuel Didier

Autres membres du jury : Bez Nicolas - Chercheur à l'IRD

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

Ce document est soumis aux conditions d'utilisation

«Paternité-Pas d'Utilisation Commerciale-Pas de Modification 4.0 France»

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⁾.

Date et signature du **maître de stage** ⁽²⁾ : 27
(ou de l'étudiant-entrepreneur)

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 à renseigner).

Droits d'auteur

L'auteur⁽³⁾ **Edel** Nom Prénom Lheureux

autorise la diffusion de son travail (immédiatement ou à la fin de la période de confidentialité)

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)

(Facultatif) accepte de placer son mémoire sous licence Creative commons CC-By-NC-Nd (voir Guide du mémoire Chap 1.4 page 6)

Date et signature de l'auteur : 27/01

Autorisation de diffusion par le responsable de spécialisation ou son représentant

L'enseignant juge le mémoire de qualité suffisante pour être diffusé (immédiatement ou à la fin de la période de confidentialité)

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 : 15 Nov. 2024

Remerciements :

Tout d'abord, je tiens à remercier Mathieu Woillez et Michel Bertignac. Merci pour votre accueil, votre aide et votre écoute. Merci pour cette expérience, pour ces discussions passionnantes, et merci pour votre aide lors de ma recherche de thèse.

Merci aussi à ma famille, pour votre soutien et votre intérêt, même si vous ne comprenez pas toujours ce que je fabrique derrière cet ordi. Merci aussi à mes proches, en particulier Louise, Mathys et Amélie, avec qui j'ai pu partager bien des doutes...

Je remercie également tout le labo, pour votre accueil, pour les échanges, pour tout ce que j'ai pu apprendre à votre contact. Spécial remerciement à la petite cellule de survivants de l'été, Brigitte Renée, Tirelipimpon, Jean Guy, Mélina et Jérôme.

Merci aussi aux stagiaires de M1 pour ces pauses sous le soleil hivernal.

Merci à Alan, pour les aventures passées et celles à venir.

Enfin, pour ces 3 années d'école, je tiens à remercier mes promotions, les 169 et la promo halieute 51, ainsi que la promo 167 qui nous a si bien accueilli. Je remercie également les enseignants, en particulier ceux du pôle halieutique, qui ont su s'adapter tant bien que mal malgré la situation inédite. Pour finir, je remercie le Jeong Tong taekwondo Dojang, qui a changé bien des choses.

Sommaire

Liste des abréviations

Liste des figures

Liste des tables

1	Introduction.....	1
1.1	Une espèce à forte importance commerciale.....	1
1.2	Evaluation et historique du stock.....	1
1.3	Une dynamique spatio-temporelle encore mal connue.....	2
1.4	Modèle spatialisé.....	3
1.5	Problématique.....	4
2	Matériel et méthode.....	5
2.1	Les données.....	5
2.1.1	Les campagnes de marquage.....	5
2.1.2	Reconstruction des trajectoires.....	7
2.1.3	Exploration des données.....	8
2.2	Les modèles.....	11
2.2.1	Structure du modèle.....	11
2.2.2	Logiciels.....	16
2.2.3	Traitement des données suivant l'hypothèse de modélisation.....	16
2.3	Méthode d'analyse et évaluation des modèles.....	18
2.4	Analyse de sensibilité.....	19
3	Résultats.....	20
3.1	Analyse comparée des modèles.....	20
3.2	Les taux de migration.....	24
3.2.1	Importance des migrations.....	24
3.3	Les taux de mortalité.....	26
3.3.1	Différence spatiale de F.....	26
3.3.2	Saisonnalité.....	27
3.3.3	Mortalité par pêche professionnelle et récréative.....	27
3.4	Analyse de sensibilité.....	28
4	Discussion.....	29
4.1	Modèle spatialisé : une première tentative.....	29
4.1.1	Des résultats encourageants.....	29

4.1.2	Cohérence des résultats avec les connaissances actuelles	29
4.1.3	Effet de la discrétisation temporelle	30
4.1.4	Modèles sur les données de captures uniquement : quel apport des données de présences ?.....	31
4.1.5	Changement de limite.....	32
4.2	La mortalité par pêche	32
4.2.1	Différences spatiales et saisonnières de la mortalité par pêche et migrations	32
4.2.2	Pêcherie récréative.....	33
4.3	Recommandations et hypothèses.....	34
4.3.1	Remise en cause des hypothèses	34
4.3.2	Limites du jeu de données disponibles	34
4.3.3	Recommandations sur les données.....	35
5	Conclusion :	35
	Bibliographie.....	36
	Sitographie	39
	Annexe I : Script du modèle <i>Fsais_Tsais_Sem_48</i>	
	Annexe II : Répartition journalière des individus marqués pour chaque site	

Liste des abréviations :

AD : Audierne

ADMB : AD model Builder

AIC : Akaike Information Criterion, QAIC : Quasi-AIC

CB : Capbreton

CEFAS : Center for Environment, Fisheries and Aquaculture Science

CIEM : Conseil Internationale pour l'Exploration de la Mer, ou ICES : *International Council For the Exploration of the Sea*

CNPMEM : Comité National des Pêches Maritime et des Elevages Marins

DK : Dunkerque

DPMA : Direction des Pêche Maritime et de l'Aquaculture

DST1 : Data Storage de la campagne 1, site de Ouessant

DST2 : Data Storage de la campagne 2, site de Raz de Sein

DST3 : Data Storage de la campagne 3, site de Ouessant

IO : Ile d'Oléron

LT : La Turballe

MSY : Maximum Sustainable Yield

NO : Noirmoutier

PB : Port en Bessin

PIT : Passive integrated transponder

PO : Pornichet

RMD : Rendement Maximum Durable

SM : Saint Malo

SQ : Saint Quay

SS3 : Stock Synthesis version 3

SV : Saint Vaast

TAC : Taux Admissible de Capture

VMS : Vessel Monitoring System

Liste des figures :

Figure 1 : Trajectoire de l'individu A05392

Figure 2 : Répartition journalière par stocks des individus marqués sur la période 2010-2018.

Figure 3 : Répartition par semestre par stocks des recaptures des individus marqués sur la période 2010-2018.

Figure 4 : Répartition journalière agrégée des individus marqués en septembre

Figure 5 : Répartition journalière agrégée des individus marqués en juin/juillet

Figure 6 : Répartition journalière agrégée des individus marqués en septembre avec limite au Cotentin

Figure 7 : Répartition journalière agrégée des individus marqués en juin/juillet avec limite au Cotentin

Figure 8 : Répartition journalière des individus marqués à Audierne

Figure 9 : Répartition journalière des individus marqués à Capbreton

Figure 10 : Répartition journalière des individus marqués à Dunkerque

Figure 11 : Schématisation du modèle pour 2 campagnes et 2 zones

Figure 12 : Stocks de bars définis par le CIEM et définition des zones nord et sud suivant la limite utilisée

Figure 13 : Profils de vraisemblance des paramètres F et T pour le modèle *Fannuel_Tsais_Sem_48*

Figure 14 : Ajustement aux recaptures pour *Fannuel_Tsais_Sem_48* (gauche) et *Fannuel_Tsais_Trim_48* (droite)

Figure 15 : Ajustement aux présences pour *Fannuel_Tsais_Sem_48* pour 4 campagnes

Figure 16 : Ajustement aux présences pour *Fannuel_Tsais_Trim_48* pour 4 campagnes

Figure 17 : Mortalité par pêche dans le temps d'après le CIEM et les modèles *Fciem_Tsais* et *Fciem_sais_Tsais*

Figure 18 : Comparaison pour chaque individu marqué à Audierne, des positions journalières avec l'assignation à une zone pendant le semestre.

Figure 19 : Comparaison pour chaque individu marqué à Audierne, des positions journalières avec l'assignation à une zone pendant le trimestre.

Liste des tables :

Tableau 1 : Nombre de poissons marqués et nombre de recaptures en aout 2021 par campagnes de marquage

Tableau 2 : Récapitulatif des modèles ajustés

Tableau 3 : Comparaison des différents modèles sur la base des critères QAIC, convergence et nombre de paramètres estimés aux bornes. Les valeurs grisées sont non disponibles.

Tableau 4 : Taux de migration des modèles *Fannuel_Tsais*

Tableau 5 : Taux de migration des modèles *Fsais_Tsais*

Tableau 6 : Taux de migration des modèles *Fciem*

Tableau 7 : Taux de migration des modèles à deux flottilles

Tableau 8 : Matrice de corrélation du modèle *Fannuel_Tsais_Sem_48*

Tableau 9 : Matrice de corrélation du modèle *Fannuel_Tsais_SensibAD*

Tableau 10 : Matrice de corrélation du modèle *Fsais_Tsais_Sem_48*

Tableau 11 : Matrice de corrélation du modèle *Fsais_Tsais_SensibAD*

Tableau 12 : Taux de mortalité pour les modèles *Fannuel_Tsais*

Tableau 13 : Taux de mortalité pour les modèles *Fsais_Tsais*

Tableau 14 : Taux de mortalité pour les modèles *Fannuel_Tsais*

Tableau 15 : Taux de mortalité pour les modèles *Fsais_Tsais*

Tableau 16 : Facteur multiplicatif m des modèles *Fciem_Tsais*

Tableau 17 : Facteur multiplicatif m des modèles *Fciem_sais_Tsais*

1 Introduction

1.1 Une espèce à forte importance commerciale

Le bar européen *Dicentrarchus labrax* est un téléostéen présent en Atlantique nord-est, de la Norvège au Maroc. C'est un prédateur d'eau marine parfois présent en eau saumâtre voire en eau douce (Froese et al., 2019). Cette espèce à haute valeur commerciale (Steinmetz et al., 2008) était la cinquième espèce la plus vendue en valeur dans les halles à marée française en 2019 (Avelin, 2020). Le bar est pêché avec une grande variété d'engins dont les principaux sont les filets, les chaluts ou les palangres. Cette activité varie aussi avec les saisons (ICES, 2020a; ICES, 2020b), avec une pêche plutôt côtière en été et au large sur les zones de frayères en hiver. La France réalise l'essentiel des captures de cette espèce dans le Golfe de Gascogne (ICES, 2020a), tandis que dans la mer Celtique, la Manche et la Mer du Nord, la France, les Pays-Bas et le Royaume-Uni se partagent les captures. Le bar est aussi particulièrement recherché par les pêcheurs récréatifs. Ces derniers captureraient 30% des captures françaises totales de bars sur la façade Manche-Atlantique (Rocklin et al., 2014). On voit donc l'importance de cette espèce pour la pêche, tant professionnelle que récréative. En 2011, une baisse de rendement pour les métiers côtiers est observée en France (ICES, 2011) ce qui pourrait être indicateur d'une baisse d'abondance. A cela s'ajoute des captures importantes et en augmentation pendant la saison de reproduction sur les zones de frayères, en particulier par des chaluts pélagiques. Cela ne représente pas nécessairement une menace pour le stock, mais ces pêcheries sont la source de tensions entre les chalutiers pélagiques et les autres métiers pêchant le bar, dont les pêcheurs récréatifs (Le Goff et al., 2013). Ainsi, devant ces inquiétudes, un premier avis du Conseil International pour l'Exploitation de la Mer (CIEM) est publié en 2011. Devant l'absence de données et les incertitudes sur la situation du stock, le CIEM préconise une baisse des captures et la mise en place d'une évaluation plus complète (ICES, 2011). Les préoccupations concernant cette espèce sont d'autant plus importantes qu'une expansion de la population vers le Nord a été constatée récemment, et pourrait être liée à des températures océaniques plus élevées (ICES, 2011). Le changement climatique pourrait donc entraîner une redistribution de la population et, en conséquence, une diminution dans sa partie la plus méridionale (eaux ibériques et Golfe de Gascogne). A cela s'ajoute un recrutement très variable et sensible à la température (ICES, 2012). Enfin, le bar est aussi une espèce à maturité tardive et à croissance lente, empêchant une reconstitution rapide de la biomasse en cas de baisse importante (ICES, 2020b).

1.2 Evaluation et historique du stock

Depuis 2012, le CIEM considère quatre stocks de bar européen en Atlantique nord-est : le stock Ouest Irlande/Ecosse (6a, 7b et 7j), le stock Celtique, Manche, Mer du Nord (zones 4b, 4c, 7a et 7c-g), le stock Golfe de Gascogne (zones 8a et 8b) et le stock Ibérique (zones 8c et 9a).

Les deux stocks d'intérêt pour cette étude sont le stock Celtique, Manche, Mer du Nord, appelé le stock nord, et celui du Golfe de Gascogne, appelé stock sud. Ils sont séparés par le 48° parallèle nord.

Le bar n'est pas soumis à un TAC/quota européen. Pour le stock nord, de mauvais recrutements et une augmentation de la mortalité par pêche ont fait baisser la biomasse à partir de 2010, jusque sous la biomasse limite de référence B_{lim} en 2015. *D. labrax* est une espèce particulièrement sensible à ces deux facteurs (ICES, 2020b). Le stock était alors surexploité avec une mortalité par pêche supérieure à F_{RMD} . A partir de 2015, la mortalité par pêche est inférieure à F_{RMD} grâce à une série de mesures : interdiction de pêcher au chalut pélagique de janvier à avril, mise en place d'un tonnage maximum de captures par mois pour les pêcheurs professionnels et d'un quota de trois bars par jour pour les pêcheurs récréatifs, et enfin augmentation de la taille minimale de capture à 42 cm (ICES, 2015). Ces mesures ont montré leur efficacité puisque la biomasse est en reconstitution, se situant actuellement au niveau de B_{lim} (ICES, 2020b). Dans le stock sud, la biomasse était en déclin entre les années 2010 et 2015, et la mortalité par pêche au-dessus de la mortalité au rendement durable (F_{RMD}). Des mesures nationales ont été instaurées, avec en France une augmentation de la taille minimale de capture et des maximums de captures à l'année (CNPMM, 2016), ce qui a permis une baisse de la mortalité par pêche, au niveau de F_{RMD} aujourd'hui. La biomasse s'est actuellement stabilisée au-dessus de la biomasse seuil de référence $MSY_{Btrigger}$ (ICES, 2020a). Depuis 2019, les deux stocks sont gérés par le plan de gestion multi annuel des espèces démersales, avec des réglementations qui varient suivant les engins et les saisons (UE, 2019).

1.3 Une dynamique spatio-temporelle encore mal connue

La limite des stocks a été établie en 2012 alors que les études étaient encore trop peu nombreuses pour justifier pleinement de cette délimitation. Le choix des limites a plus reposé sur des critères pratiques que biologiques, puisque les données pour le stock nord étaient suffisantes pour pouvoir réaliser une évaluation et une gestion, ce qui n'était pas le cas pour le stock sud (IBPNew 2012, 2012). La bonne délimitation des stocks est pourtant un élément essentiel à une bonne gestion. Effectivement, si les unités de gestion et/ou d'évaluation ne correspondent pas à la réelle structure de la population, la perception du stock peut être biaisée (Berger et al., 2021). C'est en particulier le cas lorsque les mouvements entre différentes sous-populations ne sont pas pris en compte. Ces biais peuvent entraîner une surestimation ou une sous-estimation de la biomasse et de la mortalité par pêche, avec des conséquences économiques et écologiques, comme le risque d'épuisement local de l'espèce (Kell et al., 2004; Berger et al., 2021).

Le bar est directement concerné par ce risque de biais puisque c'est une espèce migratrice à l'âge adulte (Pawson et al., 1987; Woillez et al., 2016; Doyle et al., 2017; Drogou et al., 2018; De Pontual et al., 2019). En hiver, les bars adultes rejoignent leur aire de reproduction, puis retournent sur leur aire d'alimentation en été (Pawson et al., 1987; Doyle et al., 2017; De Pontual et al., 2019). Les individus semblent fidèles à leur aire d'alimentation (Doyle et al., 2017) tout comme à leur aire de reproduction (De Pontual et al., 2019). Afin de mieux comprendre les dynamiques de population du bar en Atlantique nord-est, des travaux sur la génétique et sur la reconstruction de trajectoires à partir de données de marque archive (voir ci-dessous) ont été menés et suggèrent que la limite entre le stock Celtique, Manche, Mer du Nord et le stock Golfe de Gascogne, fixée au 48° parallèle, ne correspondrait pas à la réelle structure de la population. Cette limite se situerait plutôt au niveau de la pointe du Cotentin en été (Robinet et al., 2020; de Pontual et Woillez pers. comm.).

Les données de marquage-recapture utilisées ici proviennent du projet BARGIP, ce sont des marques archives qui enregistrent la température et la pression pendant une durée maximale de 2 ans, durée de la batterie (De Pontual et al., 2017). Grâce à ces données, les trajectoires ont pu être reconstruites à l'aide d'un modèle de géolocalisation (Wuillez et al., 2016). Elles ont donc permis d'apporter des informations à l'échelle individuelle sur les comportements de cette espèce (De Pontual et al., 2017; De Pontual et al., 2019). Cependant, il s'agit ici de mieux comprendre les dynamiques spatio-temporelles à l'échelle de la population grâce aux données de marquage-recapture, qui peuvent être utilisées à cette fin (Hilborn, 1990).

1.4 Modèle spatialisé

Les données de marquage-recapture sont couramment utilisées pour estimer des taux de migration comme par exemple pour la sole *Solea solea* (Lecomte et al., 2020) ou la plie *Pleuronectes platessa* (Pawson, 1995; Hunter et al., 2004).

Cependant, ces campagnes de marquage-recapture sur des espèces marines exploitées ne produisent généralement que deux observations : la première lors du marquage et la deuxième lors de la recapture de l'individu, qui n'est pas relâché par la suite. Cela peut rendre difficile l'estimation de certains paramètres, comme les paramètres de mortalité et de migrations qui peuvent être confondus (Eveson et al., 2012). Le fait que les recaptures dépendent de la pêche peut aussi être problématique : une distribution spatiale hétérogène de l'effort de pêche peut entraîner un biais. Si l'effort de pêche est plus important dans une zone, les recaptures risquent d'être plus importantes à cet endroit. Inversement, d'autres zones ne seront pas échantillonnées (Bolle et al., 2005; Whitlock et al., 2012). A cela se rajoute les variations de capturabilité suivant le comportement des individus, comme par exemple lors des migrations (Bolle et al., 2005).

Comme l'a souligné Schwarz et al., (1993), l'estimation des paramètres de mortalité et de mouvement peut être améliorée grâce à des observations supplémentaires entre le marquage et la recapture finale. Cela est fait pour certaines espèces diadromes. C'est par exemple le cas pour le saumon Atlantique *Salmo salar*, grâce à des marques dites « PIT » (*Passive integrated transponder*). Les poissons marqués sont détectés lors de leur passage près d'une antenne (Buoro et al., 2010; Horton et al., 2011). Dans le cas du saumon, cela est simple car les voies de migrations sont connues et restreintes au cours d'eau étudié. Pour des espèces marines, des récepteurs acoustiques en mer peuvent être installés près de sites de fréquentation connus, comme cela a été fait sur le bar dans le port de Cork pour étudier leur fidélité au site par télémétrie acoustique (Doyle et al., 2017). Une autre solution est d'utiliser des marques électroniques qui enregistrent certains paramètres qui peuvent permettre ensuite une reconstruction des trajectoires (Eveson et al., 2012; Wuillez et al., 2016). Cela permet une meilleure précision pour l'estimation des paramètres de mouvements (Eveson et al., 2012), ou de mortalité naturelle par exemple (Whitlock et al., 2012). Les trajectoires permettent aussi d'avoir une meilleure vision des zones fréquentées par la population, même si aucun individu n'y avait été marqué initialement. Elles permettent donc de détecter des endroits de présence de l'espèce qui n'auraient pas été observés avec seulement des données de marquage-recapture : un poisson recapturé près de son lieu de marquage peut avoir réalisé des migrations importantes entre temps (Bolle et al., 2005; Eveson et al., 2012) ; d'autant plus si l'espèce est fidèle à certains lieux, comme cela semble être le cas du bar (Doyle et al., 2017). Enfin, les données de

trajectoires évitent d'assigner un individu comme résident dans une zone alors qu'il était en migration au moment du marquage (Eveson et al., 2012).

Ces données peuvent être utilisées dans un modèle d'évaluation spatialisé, c'est-à-dire un modèle qui permet de prendre en compte les dynamiques de distribution des populations de poissons, les dynamiques des pêcheries et notamment la distribution spatio-temporelle de l'effort et de la mortalité par pêche ainsi que les dynamiques de gestions (Whitlock et al., 2012). Elles peuvent aussi justifier ou non la mise en place d'un système d'évaluation spatialisé en mettant en évidence des mouvements qui pourraient influencer la réussite de la gestion (Eveson et al., 2012).

Les stocks de bar européen sont évalués à l'aide du modèle Stock Synthesis version 3 (SS3). Ce choix a été fait en raison de la diversité des données disponibles : SS3 permet d'intégrer des données de différentes natures comme les données de capture par unité d'effort, les données de campagnes scientifiques, de rejets, mais aussi des données sur la croissance. SS3 permet également d'intégrer des données de marquage-recapture ou des informations sur les mouvements des poissons (Methot and Wetzel, 2013), et donc d'utiliser un modèle spatialisé si nécessaire.

1.5 Problématique

Le but de cette étude est d'estimer les taux de migration et de mortalités de *Dicentrarchus labrax* entre le stock nord et le stock sud à partir de reconstructions de trajectoires à l'aide d'un modèle décrivant la dynamique des poissons marqués. Cela permettra de mieux comprendre les dynamiques migratoires de cette espèce au niveau de la population. En particulier, l'objectif est de justifier ou non de la nécessité d'un modèle spatialisé pour l'évaluation, et les conséquences en termes de gestion.

Dans cette étude, plusieurs questions ont été abordées :

Question 1 : Quelle est l'importance des migrations en termes de proportions d'individus ? Peut-on mettre en évidence une saisonnalité dans ces migrations ? Quelles seraient les conséquences, sur les taux de migration d'un déplacement de la limite entre les stocks ? Quelles conclusions en tirer quant à la pertinence de la limite actuelle de stocks ?

Question 2 : La mortalité par pêche varie-t-elle d'une zone et d'une saison à l'autre ? A-t-elle évolué au cours du temps ? Quels sont les poids relatifs de la mortalité par pêche récréative et professionnelle ?

Question 3 : Les données de trajectoires, informatives à l'échelle individuelle, permettent-elles une meilleure estimation de paramètres à l'échelle populationnelle comme des mortalités par pêche et des taux d'échanges ? Ces données permettent-elles d'estimer ces paramètres avec une précision suffisante ?

Ces questions seront traitées grâce à la mise en place de plusieurs versions d'un modèle décrivant la dynamique spatiale de poissons marqués, chacune des versions tentant de répondre à une ou un groupe de questions.

2 Matériel et méthode

2.1 Les données

2.1.1 Les campagnes de marquage

Les données proviennent des campagnes de marquage BARGIP, ainsi que des campagnes de marquage d'une étude pilote réalisée en mer d'Iroise et à Pornichet. Ces campagnes visaient à mieux comprendre la structuration spatiale de la population de bars le long des façades Manche et Atlantique. L'étude pilote a eu lieu sur 3 sites en mer d'Iroise en 2010, 2011 et 2012 en partenariat avec le Parc Naturel Marin d'Iroise, et un site à Pornichet en 2012. Cette étude s'est avérée concluante, conduisant à la réalisation d'une nouvelle série de campagnes de marquage à plus grande échelle dans le cadre du projet BARGIP. Les campagnes BARGIP ont été financées par l'Ifremer, la Direction des Pêches Maritimes et de l'Aquaculture (DPMA) et France Filière Pêche et ont été menées par l'Ifremer. Le Comité National des Pêches Maritimes et des Elevages Marins (CNPME) a aidé lors du marquage en affrétant des navires professionnels. Les campagnes se sont ensuite déroulées de 2014 à 2016 sur 10 sites différents, de Dunkerque à Capbreton. Les campagnes ont duré de 2 à 17 jours entre juin et septembre (Tableau 1) (De Pontual et al., 2017).

Tableau 1 : Nombre de poissons marqués et nombre de recaptures en aout 2021 par campagnes de marquage.

Code de la campagne	Site de marquage	Nombre de poissons marqués	Date de début du marquage	Date de fin du marquage	Nombre de poissons recapturés
DST1	Ouessant	98	07/09/2010	10/09/2010	17
DST2	Raz de Sein	74	01/07/2011	09/07/2011	10
DST3	Ouessant	74	04/09/2012	21/09/2012	13
PO	Pornichet	13	23/07/2012	25/07/2012	5
DK	Dunkerque	150	03/06/2014	13/06/2014	56
SQ	Saint Quay	152	17/06/2014	27/06/2014	63
CB	Capbreton	123	01/09/2014	11/09/2014	58
LT	La Turballe	143	09/09/2014	19/09/2014	66
PB	Port en Bessin	89	01/06/2015	12/06/2015	39
AD	Audierne	179	09/06/2015	19/06/2015	64
SM	Saint Malo	16	09/09/2015	11/09/2015	5
IO	Oléron	132	07/09/2015	16/09/2015	41
SV	Saint Vaast	129	21/06/2016	24/06/2016	36
NO	Noirmoutier	107	31/08/2016	04/09/2016	42

Les marques utilisées sont des marques électroniques de type G5 fabriquées par la société CEFAS Technology Limited. Elles sont insérées dans la cavité abdominale des individus par chirurgie. Elles enregistrent la profondeur jusqu'à 200 m avec une précision de $\pm 1\%$ sur toute la gamme de valeurs et la température entre 0 et 40°C avec une précision de $\pm 0.1^\circ\text{C}$. Différentes fréquences d'acquisition ont été testées durant l'étude pilote, afin de choisir la mieux adaptée pour les campagnes BARGIP. La plupart des marques ont ainsi été configurées pour enregistrer la profondeur et la température toutes les 90 secondes pendant les 680 premiers jours puis toutes les 3 minutes pendant les 50 jours suivants. La durée de la batterie est de 2 ans et la mémoire

de 2MB. Les données peuvent être récupérées jusqu'à 10 ans après le début de l'enregistrement. Les marques flottent, ce qui permet une meilleure récupération de celles-ci dans le cas où elle est libérée : par exemple, si le poisson est mangé par un prédateur, elle peut s'échouer et être retrouvée (De Pontual et al., 2017).

Lors du marquage, un ou deux navires capturaient les poissons, qui étaient ensuite marqués à bord d'un navire « hôpital » équipé pour la chirurgie. Les individus pêchés étaient triés : seuls les poissons en bon état de santé étant marqués et relâchés. Les poissons étaient aussi marqués par un tatouage au bleu Alcyan et une marque externe afin de faciliter le repérage des individus marqués lors de la recapture (De Pontual et al., 2017).

Des campagnes de communication (mailing, affiches de communication, flyers, communiqués de presse) ont été menées sur l'ensemble du littoral français et des pays limitrophes afin de favoriser le retour des poissons marqués et des informations associées aux recaptures. Des récompenses étaient attribuées pour le signalement d'un poisson marqué. Le renvoi d'une marque donnait droit à une récompense de 50 euros, et 100 euros en cas de renvoi du poisson entier avec la marque, la personne déclarant ce retour pouvant être ensuite tirée au sort pour gagner 1000 euros supplémentaires (De Pontual et al., 2017).

Le taux de recapture global est plutôt bon puisqu'il atteignait 39% pour BARGIP en août 2021. Cependant, certaines marques ont été récupérées peu de temps après le marquage, ce qui apporte peu d'informations sur les mouvements des bars concernés (De Pontual et al., 2017).

Les retours de marques sont effectués par plusieurs acteurs, les pêcheurs professionnels principalement mais aussi des pêcheurs récréatifs. Parfois ce sont des personnes plus en aval dans la filière : des mareyeurs, des restaurateurs ou poissonniers voire des consommateurs. Enfin, certaines marques sont récupérées après échouage par des promeneurs les retrouvant sur les plages. Ces marques sont probablement issues d'individus morts naturellement (principalement par prédation). Le CEFAS a aussi participé à la récupération des bars et a renvoyé les informations qu'ils collectaient sur les recaptures à l'Ifremer (De Pontual et al., 2017).

Pour chaque retour, il était demandé de fournir les informations suivantes : lieu de la capture (coordonnées géographiques et/ ou lieu-dit), date de récupération et type de recapture : pêcheurs professionnels, récréatifs, échouage... Quand ces données ne sont pas disponibles, la filière est retracée au mieux afin de savoir où et quand l'individu a été pêché. Cela peut se faire grâce à la récupération d'autres données comme la date d'achat du poisson, le nom du bateau de pêche vendeur, les données VMS du navire de pêche. Les données enregistrées dans la marque peuvent parfois aider à reconstruire l'histoire du poisson. Par exemple, des températures soudainement basses peuvent traduire une mise au réfrigérateur ou au congélateur, tandis que des températures hautes peuvent traduire la prédation par un mammifère marin. De même, si la profondeur présente des signaux de marées, cela peut être signe de la capture dans un filet de fond (De Pontual et al., 2017). Il est cependant parfois impossible de retrouver ces informations, et certaines données restent non renseignées.

2.1.2 Reconstruction des trajectoires

A partir des données enregistrées dans les marques électroniques, la trajectoire des bars marqués est reconstruite (Woillez et al., 2016). Ce sont ces données de trajectoires qui ont été utilisées dans cette étude. Pour chaque individu, un modèle de géolocalisation évalue la probabilité *a posteriori* de la séquence de positions étant donné les données enregistrées par la marque, i.e. la température et la profondeur, depuis le relâché du poisson jusqu'à sa recapture. Ce modèle de géolocalisation est un modèle à espace-état. Il se compose d'un modèle de mouvement, où la position du poisson marqué est la variable d'état (i.e. cachée), et d'un modèle d'observation, où la température et la profondeur sont des variables observées caractérisant la masse d'eau fréquentée par le poisson marqué.

Le modèle de mouvement décrit la dynamique temporelle de la séquence de positions de l'individu. Le modèle est une marche aléatoire Brownienne, qui prédit la position du jour suivant X_{t+1} à partir de la position du jour X_t plus un bruit Gaussien N_t :

$$X_{t+1} = X_t + N_t$$

Ce bruit Gaussien est de moyenne nulle et de variance dépendante d'un coefficient de diffusion D (km²/jour), un paramètre à estimer. Ce paramètre D permet de caractériser la distance moyenne qu'un bar peut parcourir en une journée. Par rapport au modèle original (Woillez et al., 2016), le modèle de mouvement a été adapté et peut désormais, dans les cas où cela est pertinent, comporter un changement comportemental fonction de la présence ou non de signaux de marées sur la profondeur Heerah et al., (2017). Deux coefficients de diffusion $D_{inactif}$ et D_{actif} sont alors estimés.

Le modèle d'observation, lui, consiste à évaluer si les mesures de profondeur et de température enregistrées par la marque sont conformes ou non aux conditions de température et de bathymétrie attendues à la position du jour. Les données de référence utilisées dans cette version du modèle sont le produit « Gebco » pour la bathymétrie et la réanalyse physique NWSHELF_MULTIYEAR_PHY_004_009 produite par le service « Copernicus » à l'aide d'un modèle d'assimilation de l'océan à 7 km pour les températures à différents niveaux de profondeur. Une approche continue a été adoptée pour la vraisemblance des données de profondeur identique à celle de Pedersen et al. (2008), alors que pour la vraisemblance des données de température, l'écart entre les températures moyennes observées à différents niveaux de profondeur et leurs données de référence est considéré comme suivant des erreurs gaussiennes et sans biais.

A partir des probabilités journalières *a posteriori* de la position du poisson marqué, différentes trajectoires peuvent être dérivées (Fig. 1). La première, la trajectoire modale, est la trajectoire qui relie les points de l'espace où la probabilité journalière *a posteriori* est la plus forte. La deuxième, la trajectoire moyenne, est la trajectoire qui relie les positions moyennes des probabilités journalières *a posteriori*. Enfin, la troisième, la trajectoire de Viterbi, est la trajectoire dont la séquence des positions est la plus probable. C'est la seule des trois techniques qui prend en compte non pas seulement la distribution de probabilité de présence *a posteriori* mais aussi les probabilités de déplacement entre les pas de temps. Ce sont les données de trajectoires les plus probables qui sont utilisées dans cette étude.

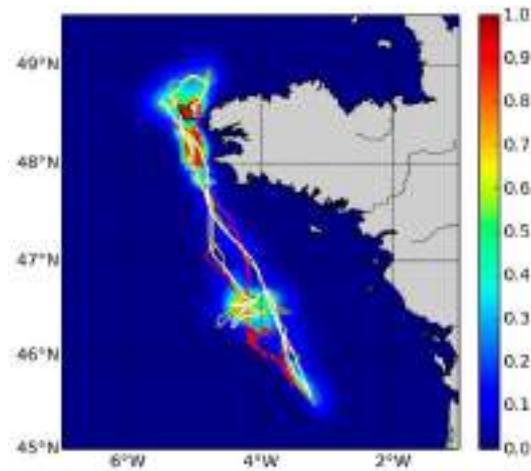


Fig. 1 : Trajectoire de l'individu A05392 avec, en blanc, la trajectoire moyenne, en jaune, la trajectoire modale et en rouge, la trajectoire la plus probable. Le dégradé de couleurs représente la probabilité *a posteriori* de présence cumulée dans le temps (extrait de Woillez et al., 2016).

Si le modèle original a montré une bonne robustesse à l'analyse de sensibilité, il n'existe pas de données pour confirmer les mouvements reconstruits, ce qui est une faiblesse du jeu de données (Woillez et al., 2016).

Le but ici est d'étudier les mouvements entre les stocks de bars, or ces trajectoires individuelles permettent de savoir où se situent les individus en question chaque jour par rapport à une limite et de leur attribuer une zone, nord ou sud. Comme cette étude travaille à l'échelle de la population, ces informations individuelles ont été assemblées et discrétisées. La partie suivante est une présentation de ces nouvelles données synthétisées.

2.1.3 Exploration des données

L'étude préliminaire qui suit permet de mieux appréhender les informations contenues dans les données à l'échelle de la population et permet de justifier les choix de modèles qui ont pu être testés par la suite.

La figure 2 montre la répartition journalière des individus dont on a les données de trajectoires sur la période entière. Les pics en 2014, 2015 et 2016 sont les campagnes de BARGIP, où un plus grand nombre d'individus a été marqué. Le nombre d'individus diminue au cours du temps à cause de la mortalité naturelle, celle liée aux recaptures et à cause des fins de batterie des marques.

La figure 3 montre le nombre de recaptures par semestre, on observe de même des pics sur la période 2014-2017, mais peu de marquages et de recaptures pour l'étude pilote et après 2018.

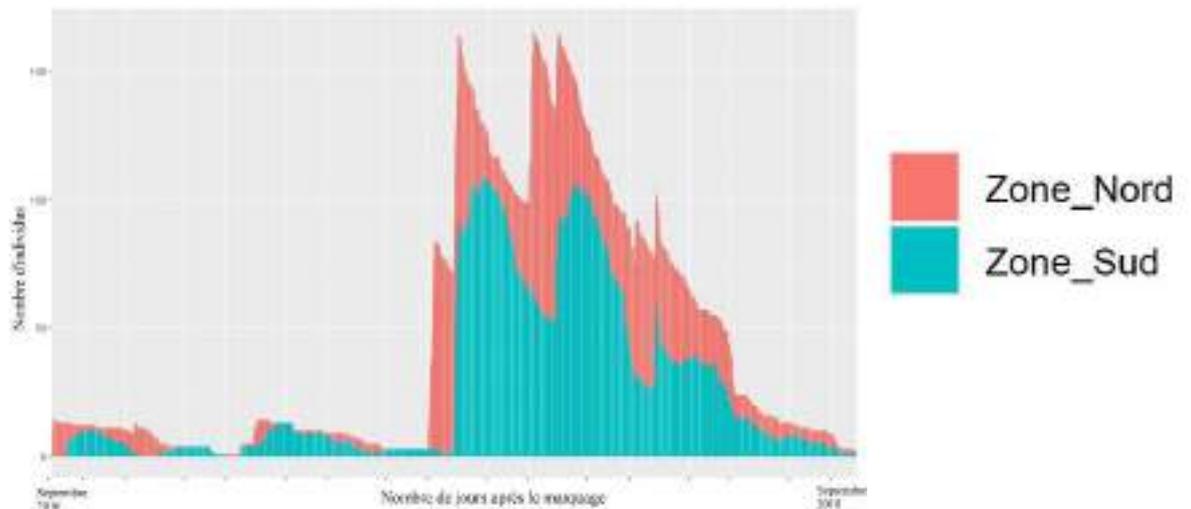


Fig. 2 : Répartition journalière par stocks des individus marqués sur la période 2010-2018.

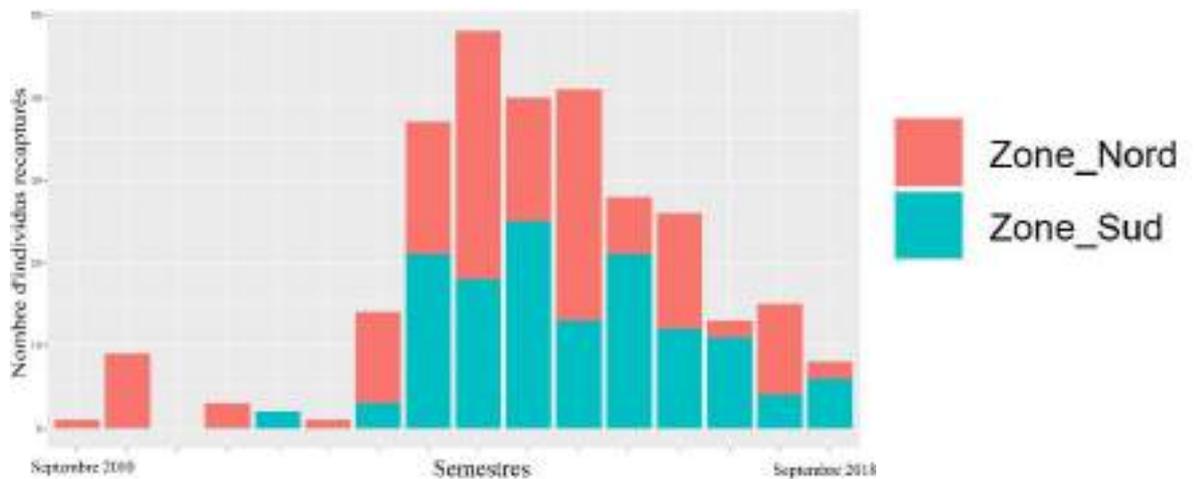


Fig. 3 : Répartition journalière par stocks des recaptures des individus marqués sur la période 2010-2018.

La répartition journalière des individus après marquage (Fig. 4, 5, 6 et 7) semble présenter une cyclicité, en particulier pour les individus marqués en juin-juillet (Fig. 5), principalement marqués dans le nord (Tableau 1). Il semble que plus d'individus soient en zone sud en hiver qu'en été. En revanche, cet effet est moins marqué lorsque la limite entre zone sud et nord est placée entre les zones du CIEM 7.d. et 7.e., en particulier pour les individus marqués en septembre. Dans ce cas, les campagnes ont été réalisées à l'ouest de la pointe du Cotentin dans la zone 7.e. et les bars marqués ne migrent pas en Manche est.

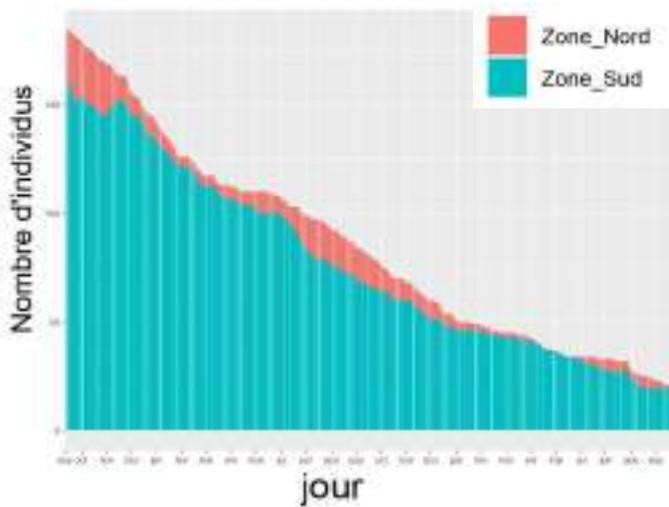


Fig. 4 : Répartition journalière agrégée des individus marqués en septembre

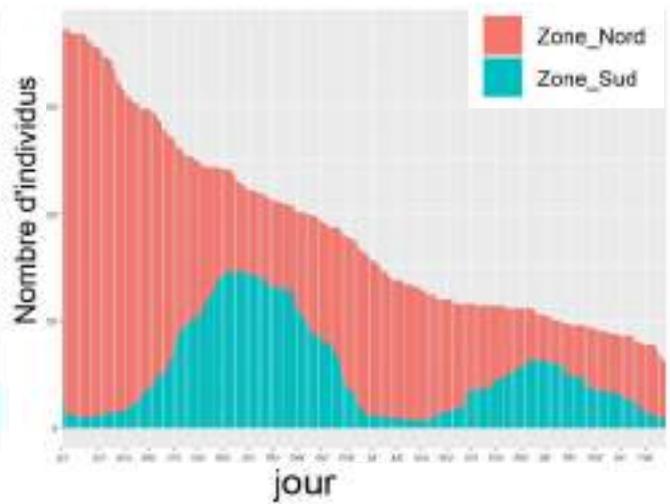


Fig. 5 : Répartition journalière agrégée des individus marqués en juin/juillet

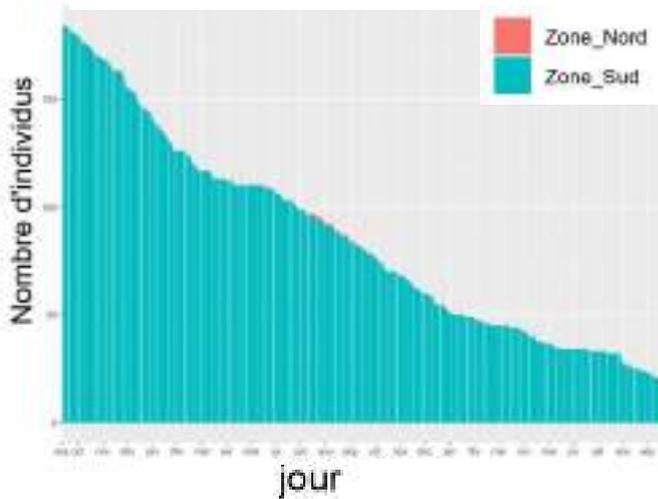


Fig. 6 : Répartition journalière agrégée des individus marqués en septembre avec limite au Cotentin

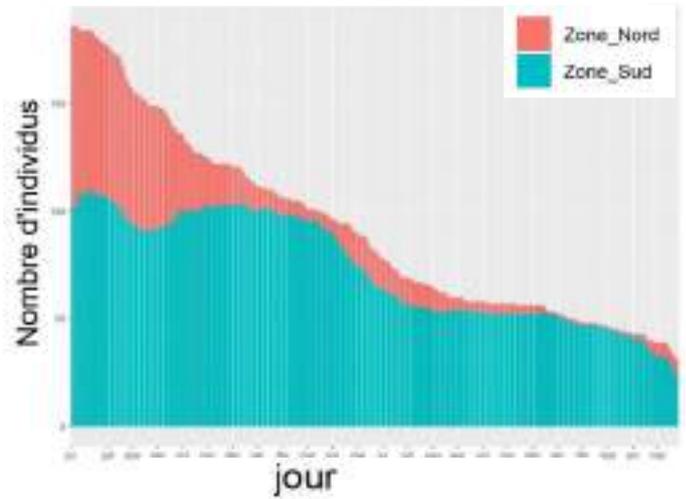


Fig. 7 : Répartition journalière agrégée des individus marqués en juin/juillet avec limite au Cotentin

Les mêmes graphiques de répartition agrégées par site de marquage permettent de différencier trois types de sites.

Tout d'abord, les sites proches de la limite, Audierne (AD), Ouessant (DST1, DST3), raz de Sein (DST2) et Saint Quay (SQ) présentent de forts mouvements cycliques, avec des individus en zone nord en été et des mouvements vers le Sud à partir de septembre/octobre pour Audierne, novembre pour les autres sites et des retours vers mai/juin (Fig. 8 et annexe).

Les sites de la zone sud, Capbreton (CB), Ile d'Oléron (IO), Noirmoutier (NO), La Turballe (LT), Pornichet (PO), présentent des individus qui restent principalement dans le sud. Les migrations dans le Nord sont rares et pourraient être des erreurs de reconstructions de trajectoires (Fig. 9 et annexe).

Les individus marqués dans la zone nord, Port en Bessin (PB), Saint Malo (SM), Dunkerque (DK) et Saint Vaast (SV), présentent quelques mouvements vers le Sud, cycliques, en particulier en hiver, mais cela représente très peu d'individus (Fig 9. et annexe).

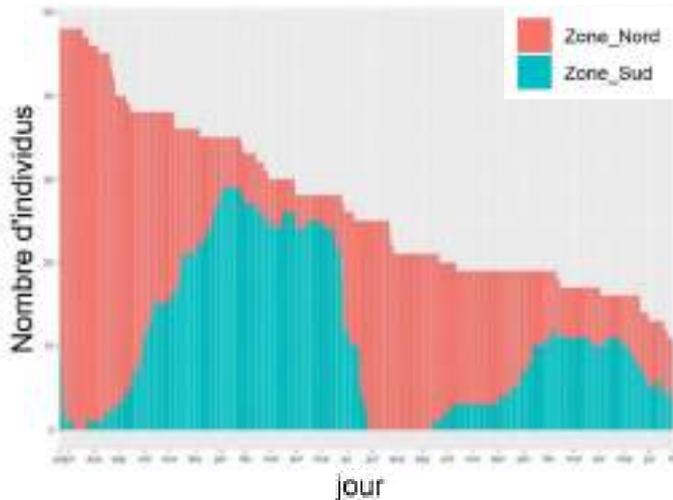


Fig 8 : Répartition journalière des individus marqués à Audierne

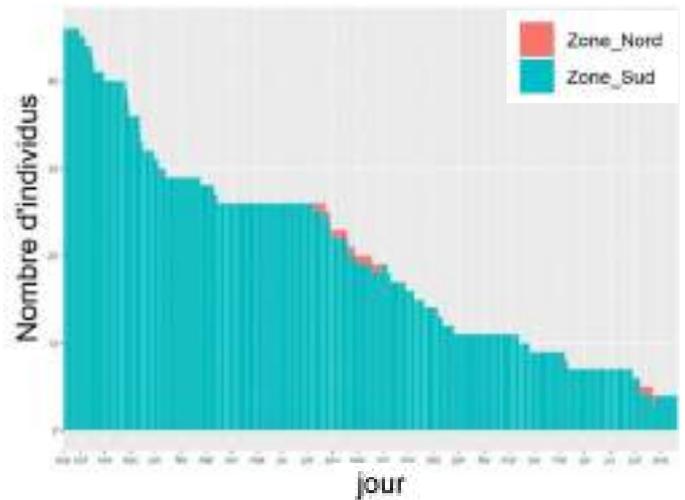


Fig 9 : Répartition journalière des individus marqués à Capbreton

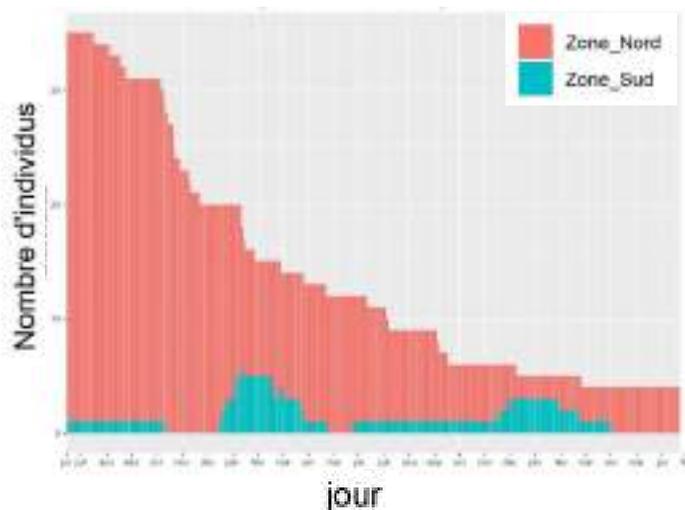


Fig 10 : Répartition journalière des individus marqués à Dunkerque

Lorsque la limite est fixée à la pointe du Cotentin, les mouvements deviennent inexistant ou faibles pour les individus marqués sous cette limite (SQ). En revanche, les mouvements existent pour les individus de DK, SV et PB, avec des individus qui vont vers le Sud en particulier en hiver.

2.2 Les modèles

2.2.1 Structure du modèle

2.2.1.1 Principes généraux

Ce modèle est fondé sur un modèle développé par Kleiber et al (1987). C'est un modèle de dynamique de population à temps discret qui exprime d'une part le nombre de poissons marqués N au temps $t+1$ comme suit :

$$N_{t+1} = N_t \times e^{-(F+M)}$$

Avec $e^{-(F+M)}$ la survie, F étant la mortalité par pêche et M la mortalité naturelle, et d'autre part la probabilité de recapture des poissons marqués suivant l'équation :

$$p(\text{capture})_{t+1} = Y_t \times (1 - e^{-(F+M)}) \times \frac{F}{F + M}$$

Avec Y_t le nombre de survivants au temps t divisé par le nombre d'individus marqués.

Une des hypothèses de modélisation la plus importante de ce type de modèle est que l'échantillon de poissons marqués est représentatif de l'ensemble de la population (Schwarz et al., 1993). Cela implique un bon échantillonnage (taille, répartition, hétérogénéité des individus...) mais aussi que le marquage n'influe ni sur la survie ni sur le comportement et que les poissons marqués se sont mélangés à l'ensemble de la population de bars.

Ces équations peuvent ensuite être adaptées afin d'intégrer plus de complexité dans les modèles et de mieux correspondre à chaque expérience de marquage-recapture. Tout d'abord, elles peuvent être adaptées afin de prendre en compte plusieurs cohortes ou campagnes de marquage (Polacheck et al., 2006). Ensuite, pour prendre en compte les mouvements de populations entre différentes zones, ces équations peuvent être spatialisées (Hilborn, 1990; Eveson et al., 2009). Pour cela un taux de transfert T est introduit dans les équations du modèle et correspond à la proportion des individus présents dans une zone qui migrent dans une autre zone entre chaque pas de temps. Dans ce cas, la mortalité par pêche F et la mortalité naturelle M peuvent également varier d'une zone à l'autre. On considère deux zones, zn et zs , et c une campagne c'est-à-dire un ensemble de poissons marqués et relâchés au même pas de temps et dans une même zone. On notera ces ensembles de poissons marqués $R_{0,c}^{zn}$ pour la zone nord et $R_{0,c}^{zs}$ pour la zone sud. On peut alors exprimer le nombre de survivants de la campagne c au pas de temps $t + 1$ présents dans la zone zn ($N_{t+1,c}^{zn}$) en fonction des survivants de cette campagne au pas de temps précédent présents dans les zones zn et zs ($N_{t,c}^{zn}$ et $N_{t,c}^{zs}$) à l'aide de l'équation suivante :

$$N_{t+1,c}^{zn} = N_{t,c}^{zn} \times e^{-(F^{zn}+M^{zn})} \times (1 - T^{zn \rightarrow zs}) + N_{t,c}^{zs} \times e^{-(F^{zs}+M^{zs})} \times T^{zs \rightarrow zn}$$

Le taux de transfert $T^{zn \rightarrow zs}$ modélise les échanges de la zone nord vers la zone sud et $T^{zs \rightarrow zn}$ les échanges de la zone sud vers la zone nord entre chaque pas de temps (Fig. 11). Des survivants de chaque campagne sont présents dans les deux zones à chaque pas de temps, on a donc pour la même campagne le nombre de survivants au temps $t + 1$ dans la zone nord qui s'écrit :

$$N_{t+1,c}^{zs} = N_{t,c}^{zs} \times e^{-(F^{zs}+M^{zs})} \times (1 - T^{zs \rightarrow zn}) + N_{t,c}^{zn} \times e^{-(F^{zn}+M^{zn})} \times T^{zn \rightarrow zs}$$

Et ainsi de suite pour chaque campagne.

L'équation de capture pour la zone zn devient :

$$p(\text{capture})_{t+1,c}^{zn} = Y_{t,c}^{zn} \times (1 - e^{-(F^{zn}+M^{zn})}) \times \frac{F^{zn}}{F^{zn} + M^{zn}}$$

Il s'agit donc un modèle fondé sur un processus markovien, sans mémoire, le nombre de survivants présents dans une zone au temps $t + 1$ dépendant seulement du nombre de survivants et de leur répartition au temps t . Les migrations précédentes n'influencent pas les suivantes.

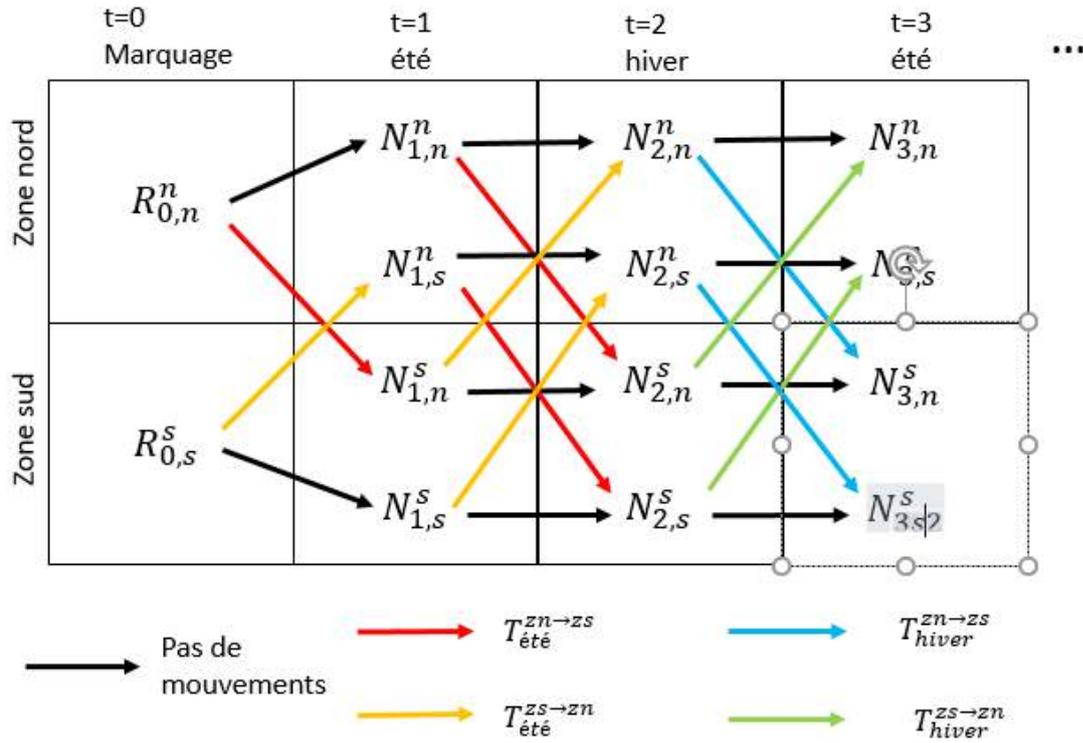


Fig. 11 : Schématisation du modèle pour 2 campagnes et 2 zones

Les marques électroniques permettent de connaître la localisation (zone de présence) des individus en plus des données de recapture. On dispose donc, pour chaque campagne de marquage, de deux sources d'information et de deux jeux de données associés : le nombre de poissons recapturés par zone à chaque pas de temps et la zone de présence des poissons marqués et recapturés entre le marquage et la recapture. L'ajustement des différents modèles développés dans cette étude à l'ensemble des données disponibles est basé sur l'utilisation d'une fonction de vraisemblance. De ce fait, deux fonctions de vraisemblance associées à chaque source d'information (recapture et présence dans une zone à un moment donnée) ont été développées dans ce but (Whitlock et al., 2012), toutes deux basées sur une loi multinomiale. La loi de distribution utilisée pour calculer la vraisemblance associée aux données de recapture est calculée de la manière suivante :

$$L(C_c | \theta) = \frac{R_{1,c}^{z_c!}}{\prod_{z_i,t} C_{c,t}^{z_i!}} \times \prod_{z_i,t} p(\text{capture})_{t+1,c}^{z_i}$$

Avec $\theta = F^{z_i}, M^{z_i}, T^{z_i}$; z_i les zones zn et zs , t les pas de temps, $R_{1,c}^{z_c}$ le nombre d'individus marqués dans la campagne c dans la zone z_c où a eu lieu la campagne, $C_{c,t}^{z_i}$ le nombre de recaptures dans la zone z_i de la campagne c au temps t .

La loi de distribution associée aux données de présence devient une loi binomiale car le nombre de zones pris en compte dans le modèle est égal 2. On a la probabilité de présence qui s'exprime comme un ratio des survivants dans la zone zn sur le nombre total de survivants :

$$p(\text{présence})_{t+1,c}^{zn} = \frac{N_{t,c}^{zn}}{N_{t,c}^{zn} + N_{t,c}^{zs}}$$

On obtient une vraisemblance qui vaut :

$$L(N_c|\theta) = \frac{(N_{t,c}^{zn} + N_{t,c}^{zs})!}{N_{t,c}^{zn}! N_{t,c}^{zs}!} \times \prod_{z_i,t} p(\text{présence})_{t+1,c}^{z_i}$$

Avec $\theta = F^{z_i}, M^{z_i}, T^{z_i}$

L'utilisation d'une loi multinomiale et d'une loi binomiale suppose que les histoires des individus sont indépendantes les unes des autres (Lebreton et al., 1992). C'est-à-dire que les migrations ou les recaptures d'un poisson n'influencent pas sur les autres. Cela exclu les populations qui ont un comportement de banc.

2.2.1.2 Application au cas d'étude du bar

Le modèle développé dans cette étude (Fig. 11) est donc un modèle de dynamique de population spatialisé à temps discret utilisant différentes campagnes de marquage. Il est basé sur une version initiale du modèle développé sur des données simulées (Bertignac, non publié). Il a été ici adapté à un jeu de données réel : les trajectoires reconstruites à partir des données de marquage électronique de bars du projet BARGIP (cf. section 2.1.1).

Plusieurs modèles ont été développés sur la base de différentes hypothèses structurelles en termes de discrétisation temporelle et de limites entre zones. Afin de disposer de suffisamment de degrés de libertés permettant l'estimation des paramètres, il a été cependant nécessaire de limiter le nombre de paramètres à estimer et donc la complexité du modèle. La prise en compte de ces contraintes ont orienté nos choix de modèles comme suit.

Comme souligné précédemment, le modèle permet d'intégrer plusieurs campagnes de marquage. L'aire de distribution des bars a été discrétisée en deux zones : une zone dite « zone nord » et une zone dite « zone sud » (Fig. 12). De plus, afin d'étudier les migrations saisonnières deux discrétisations temporelles ont été testées : semestrielle et trimestrielle.

Les paramètres F , T et M peuvent potentiellement varier au cours du temps et suivant les zones. Pour l'ensemble des modèles développés, la mortalité naturelle est considérée constante et égale à la valeur utilisé par le CIEM : 0.24 (ICES, 2020a). Dans la plupart des modèles, les paramètres F et T sont estimés pour l'ensemble de la série temporelle, c'est-à-dire qu'ils sont considérés constants d'une année sur l'autre. Cependant, l'analyse préliminaire semble montrer des migrations qui varient suivant les saisons, donc des taux de migration saisonniers pourraient être plus adaptés. Ainsi pour une discrétisation semestrielle, on a deux saisons et deux taux de migration par zone : $T_{été}^{z1 \rightarrow z2}$, $T_{hiver}^{z1 \rightarrow z2}$, $T_{été}^{z2 \rightarrow z1}$, et $T_{hiver}^{z2 \rightarrow z1}$. Pour la mortalité par pêche, deux hypothèses ont été testées : un F constant sur l'année et un F saisonnier.

La mortalité par pêche a grandement varié sur la période étudiée, notamment du fait des mesures prises pour réduire la pression de pêche sur l'espèce (ICES, 2020b; ICES, 2020a). Un F constant sur l'ensemble de la série temporelle, est donc une hypothèse forte. Ainsi, des modèles avec des F variant suivant l'année ont aussi été testés, avec des T constants sur l'année, c'est-à-dire non saisonnier, pour limiter le nombre de paramètres.

Dans le modèle, la mortalité est appliquée au cours chaque intervalle de temps, puis les individus migrent à la fin de cet intervalle. Cependant, juste après le marquage, on a observé pour certaines campagnes que des individus migrent. Pour prendre en compte cette migration

initiale dans le modèle, au début du premier pas de temps et juste après le marquage, le taux de transfert de la zone de marquage et du premier pas de temps leur est assigné, redistribuant la population avant que le taux de mortalité par pêche ne soit appliqué (Fig. 11). Ainsi, trois modèles principaux ont été retenus pour être testés :

- Modèles avec des F annuels et des T saisonniers F_{annuel_Tsais}
- Modèles avec des F saisonniers et des T saisonniers F_{sais_Tsais}
- Modèles avec des F variables suivant les années et des T annuels $F_{var_Tannuel}$

Les modèles $F_{var_Tannuel}$ ont beaucoup de paramètres à estimer (Tableau 2). Afin de réduire ce nombre tout en gardant une mortalité par pêche pouvant varier suivant les années, un autre type de modèle a été évalué. Ce modèle utilise les deux séries de F estimées par le CIEM pour le stock Manche-Mer du Nord et le stock Golfe de Gascogne. Un facteur d'échelle multiplicateur par zone est utilisé ce qui permet de contraindre la mortalité par pêche à suivre les variations interannuelles des F estimées par le CIEM. On a donc :

$$F_{t,z} = m_z \times F_{t,z}^{CIEM}$$

Deux versions ont été testées, la première avec un m par zone, le modèle F_{ciem_Tsais} et la deuxième avec des m saisonniers par zone, $F_{ciem_sais_Tsais}$.

Lors des recaptures des poissons marqués, des informations sont collectées sur l'activité des pêcheurs. Il est donc possible de séparer les recaptures de la pêche professionnelle de celles de la pêche récréative. La pêche récréative étant importante sur l'espèce mais difficilement quantifiable (Rocklin et al., 2014), un modèle estimant des mortalités par pêche professionnelle par zone d'une part et des mortalités par pêche récréative par zone d'autres part présente un grand intérêt. Cette analyse a été réalisée sur la base des deux modèles F_{annuel_Tsais} et F_{sais_Tsais} . Les modèles modifiés intégrant une séparation entre les mortalités par pêche de la pêche récréative et celles de la pêche professionnelle sont notés respectivement $F_{annuel_Tsais_2flott}$ et $F_{sais_Tsais_2flott}$.

Comme souligné dans l'introduction, des études génétiques récentes, dont l'une a exploité les données du projet BARGIP (Robinet et al., 2020; Woillez et de Pontual Comm. Pers.), suggèrent la présence d'une discontinuité génétique au niveau de la pointe du Cotentin au sein de la population Atlantique de bars en été, révélant l'existence de deux sous-populations démographiquement indépendantes. Par conséquent, un changement de limite de stocks a été testé : des modèles ont été construits avec une limite de zones au 48° parallèle Nord, en accord avec la limite de stocks du CIEM (Fig. 12) et d'autres avec une limite de zones à la pointe du Cotentin, entre les zones du CIEM 7d et 7e. L'ensemble de ces modèles a été testé en semestriel et une partie en trimestriel (Tableau 2).

Un paramètre sur le taux de déclaration des recaptures est souvent intégré à ce type de modèle (Polacheck et al., 2006). Cependant, afin de ne pas augmenter la complexité du modèle et n'ayant pas d'information permettant d'estimer ce paramètre, l'hypothèse d'un taux de déclaration des individus pêchés de 100%, dans les deux zones, a été retenue.

Tableau 2 : Récapitulatif des modèles ajustés

Campagnes	Limite nord-sud	Durée des pas de temps	Modèles	Nombre de paramètres
Désagrégées	Limite au 48° parallèle	Semestriel	<i>Fannuel_Tsais_Sem_48</i>	6
			<i>Fsais_Tsais_Sem_48</i>	8
			<i>Fvar_Tannuel_Sem_48</i>	48
			<i>Fciem_Tsais_Sem_48</i>	6
			<i>Fciem_sais_Tsais_Sem_48</i>	8
		Trimestriel	<i>Fannuel_Tsais_Trim_48</i>	10
	<i>Fsais_Tsais_Trim_48</i>	16		
	<i>Fvar_Tannuel_Trim_48</i>	44		
	Limite à la Pointe du Cotentin	Semestriel	<i>Fannuel_Tsais_Sem_Cot</i>	6
			<i>Fsais_Tsais_Sem_Cot</i>	8
			<i>Fvar_Tannuel_Sem_Cot</i>	48
		Trimestriel	<i>Fannuel_Tsais_Trim_Cot</i>	10
<i>Fsais_Tsais_Trim_Cot</i>			16	
<i>Fvar_Tannuel_Trim_Cot</i>			44	
Agrégées	Limite au 48° parallèle	Semestriel	<i>Fannuel_Tsais_2flott</i>	8
			<i>Fsais_Tsais_2flott</i>	12

2.2.2 Logiciels

Les différents modèles ont été développés avec le logiciel AD model Builder (ADMB) (Fournier et al., 2012). Ce logiciel permet d'ajuster des modèles non linéaires de manière rapide et précise. Il utilise une méthode de différenciation automatique pour le calcul du gradient de la fonction de vraisemblance.

Le logiciel RStudio (RStudio Team, 2021) a été utilisé pour le traitement des données et l'exploitation des sorties d'ADMB.

2.2.3 Traitement des données suivant l'hypothèse de modélisation

2.2.3.1 Discretisation temporelle

Pour le modèle semestriel, les dates limites du 1^{er} avril au 1^{er} octobre ont été choisies pour la saison dite « été », du 1^{er} octobre au 1^{er} avril de l'année suivante pour la saison dite « hiver ». Ce choix repose sur les connaissances d'experts des cycles de migrations des bars du Golfe de Gascogne (Drogou et al., 2018). Les bars commenceraient leur migration vers les lieux de reproduction en octobre et reviendraient dans leur zone d'alimentation en mars. Cette hypothèse est cohérente avec des études conduites dans les eaux britanniques qui ont montré que les bars étaient sur leur zone d'alimentation de mai à octobre et sur leur zone de ponte de novembre à avril (Pawson et al., 2007). Le léger décalage de dates pourrait s'expliquer en partie par l'effet de la température de l'eau sur la saisonnalité des migrations (Pawson et al., 1987).

Pour le découpage en trimestres, les dates ont été également choisies suivant les connaissances sur le cycle de vie du bar (Drogou et al., 2018), du 1^{er} janvier au 31 mars pour l'hiver, du 1^{er} avril au 30 juin pour le printemps, du 1^{er} juillet au 30 septembre pour l'été et enfin du 1^{er} octobre au 31 décembre pour l'automne.

2.2.3.2 Discrétisation spatiale

Dans le modèle de base, l'aire de distribution du bar est discrétisée en deux zones avec une limite fixée au 48° parallèle, en accord avec les limites de stock du CIEM. Un modèle alternatif considère une limite fixée au niveau de la pointe du Cotentin : entre les zones du CIEM 7d et 7e (Fig. 12).

Sur chaque pas de temps, pour chaque individu, la zone où il a passé le plus de jours lui est assignée. Cela donne une zone fréquentée par l'individu durant le pas de temps et donc peut masquer des migrations de courtes durées intervenues au cours de ce pas de temps. Cet effet est potentiellement plus important dans le cas d'une discrétisation semestrielle. Pour chaque campagne, une matrice du nombre d'individus présents dans chaque zone à chaque pas de temps est alors produite. Il est important de noter que ces matrices ne comportent que les individus dont la marque a été récupérée et dont la trajectoire a pu être reconstruite. Cela implique l'hypothèse que ces trajectoires représentent celles de tous les individus marqués. Si le poisson a été recapturé, la zone dans laquelle a eu lieu cette capture n'est pas forcément la même que celle dans laquelle il a passé le plus de temps. Pour garder de la cohérence dans les données, la zone de recapture est assignée au poisson pour le dernier pas de temps. Pour le reste des individus (échouage ou recapture inconnue), c'est la zone majoritaire qui est assignée pour le dernier pas de temps.

Le même type de matrice est produite pour les recaptures : une matrice par campagne du nombre de recaptures par pas de temps et par zone. Seules les recaptures par pêche, récréative ou professionnelle, sont gardées. Si la marque a été récupérée par un pêcheur professionnel, un consommateur ou une autre personne de la filière, ce poisson est considéré comme ayant été pêché par un professionnel. Travaillant à l'échelle de la façade Manche Atlantique, avec des zones d'intérêt larges, certaines recaptures dont le lieu exact n'était pas connu ont quand même pu être utilisées si la zone était connue approximativement.

Les campagnes qui ont eu lieu la même année et dans la même zone sont agrégées. De 14 campagnes réelles, on passe à 10 campagnes théoriques avec une limite au 48° parallèle et à 9 campagnes fictives pour une limite à la Pointe du Cotentin.

Pour le modèle séparant les mortalités par pêche professionnelles et récréatives, si l'on garde une structure de modèle séparant les différentes campagnes, le nombre de recaptures par pas de temps, en particulier pour la pêche récréative, devient très faible voire nul dans de nombreuses strates spatio-temporelles, ce qui rend difficile l'estimation des paramètres du modèle. Dans ce cas, nous avons donc agrégé les données dans le temps, comme si tous les individus avaient été marqués la même année et dans une campagne unique pour la zone nord et une autre pour la zone sud. Ceci permet d'avoir un nombre suffisant de recaptures par pas de temps et par zone et facilite l'estimation des paramètres. Un jeu de données de recaptures par flottille est créé pour séparer les individus pêchés par un pêcheur professionnel ou un pêcheur récréatif.

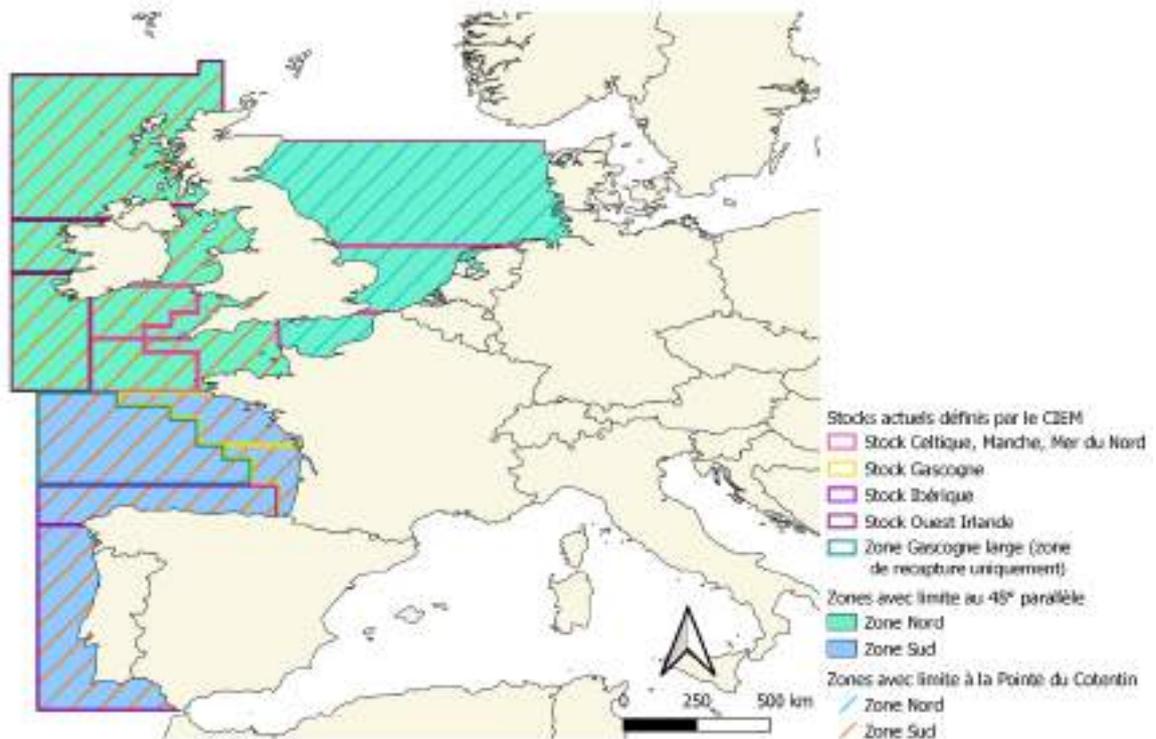


Fig. 12 : Stocks de bars définis par le CIEM et définition des zones nord et sud suivant les limites utilisées. La zone Gascogne large n'est pas prise en compte par le CIEM mais est considérée ici car des recaptures y ont eu lieu.

2.3 Méthode d'analyse et évaluation des modèles

Plusieurs critères ont été utilisés afin de comparer les différents modèles ajustés.

Tout d'abord, on considère qu'un modèle a convergé lorsque l'ensemble des dérivées de la fonction de vraisemblance (i.e. le gradient) est proche de zéro. Le seuil a été arbitrairement fixé à 10^{-4} . On s'assure également que l'estimation des paramètres n'est pas trop proche des bornes et/ou que la matrice hessienne est inversible ce qui peut être l'indication d'une non convergence du modèle. Le tracé des profils de vraisemblance des paramètres permet non seulement d'appréhender la qualité de la convergence du paramètre mais aussi d'obtenir une représentation de sa distribution.

Ensuite, l'AIC est un outil qui permet de comparer et sélectionner des modèles ajustés aux mêmes données : il permet de faire la balance entre complexité du modèle et ajustement aux données. Cependant, les données de marquage-recapture sont souvent sur-dispersées par rapport à la loi de distribution utilisée (Lebreton et al., 1992). Cela peut biaiser l'AIC et amener à sélectionner un modèle sur-paramétré (Anderson et al., 1994; Richards, 2008). Une solution consiste à corriger l'AIC pour pallier cette erreur.

Lebreton et al. (1992) propose d'utiliser le quasi-AIC (QAIC). Pour cela, il faut réaliser un test d'ajustement (*goodness of fit*) qui permet ensuite de calculer le facteur d'inflation de la variance \hat{c} . Le test d'ajustement consiste en un test du χ^2 :

$$\chi^2 = \sum_{i=0}^n \frac{(O_i - \hat{E}_i)^2}{\hat{E}_i}$$

Ce facteur \hat{c} , s'il est trop élevé, indique de la surdispersion et peut être utilisé pour corriger l'AIC, devenant QAIC. Le QAIC a montré son efficacité (Richards, 2008) et a été utilisé pour de nombreux modèles de marquage-recapture (Cowen et al., 2009; Lecomte et al., 2020).

$$QAIC(M) = \frac{-2}{\hat{c}} \times \ln(L(\theta)) + 2K$$

Avec M le modèle, \hat{c} le facteur d'inflation de la variance, K le nombre de paramètres, et $L(\theta)$ la vraisemblance du modèle.

Beaucoup de littérature existe sur des modèles de marquage-recapture classiques comme celui de Cormack-Jolly-Sebe (Anderson et al., 1994), et cela a permis le développement de nombreux logiciels pour réaliser ces tests d'ajustement et calculer la surdispersion. Cependant, il s'agit ici d'un modèle différent puisqu'il prend en entrée des données de recapture et des données de présence (trajectoires). Des tests du χ^2 ont été réalisés sur les données de recapture d'une part et sur les données de présence d'autre part. Le tableau de contingence des recaptures contient le nombre de recaptures estimé par cohorte par zone à chaque pas de temps et le nombre d'individus non recapturés total comparé aux nombres observés réellement. Pour les présences, la loi binomiale sur chaque pas de temps impose un test par pas de temps. Ce test n'a pas pu être fait sur les pas de temps et les campagnes où aucun individu n'est présent (estimation et observation égales à 0). Une fois ces tests réalisés, le facteur \hat{c} global est calculé en faisant la somme des χ^2 sur la somme des degrés de liberté (Anderson et al., 1994; Choquet et al., 2009), ce qui permet ensuite de calculer le QAIC.

Cependant, le test du χ^2 nécessite un certain nombre de données (Dufour et al., 2014), qui n'est pas toujours atteint ici. Ainsi, cette procédure n'est pas entièrement satisfaisante pour cette étude, mais a tout de même été utilisée faute de temps et d'autres outils à disposition.

Comme le QAIC permet de comparer seulement les modèles ajustés aux mêmes données, il ne permet pas de comparer les modèles trimestriels/semestriels ou ceux dont la limite des zones nord et sud est différente.

La valeur des paramètres est aussi un indicateur. Par exemple on sait qu'une mortalité F estimée à 0 est peu probable puisque la pêche ne s'est pas brusquement arrêtée au cours d'un trimestre ou semestre de la période étudiée. Ainsi les estimations sont soumises à une analyse critique au vu des connaissances sur l'espèce ainsi que de l'analyse exploratoire des données.

La qualité d'ajustement est également évaluée graphiquement en comparant les valeurs estimées par les modèles aux observations.

2.4 Analyse de sensibilité

Différentes analyses de sensibilité ont été réalisées afin d'étudier la robustesse du modèle.

Tout d'abord, les premières campagnes DST1, DST2 et DST3 ainsi que la campagne AD se trouvent proche de la limite du 48° parallèle. Or, l'effet de bord (et les biais qu'il peut entraîner) est un phénomène reconnu dans les modèles de marquage-recapture, en particulier dans un contexte de migrations des individus (Tanaka, 1980). Les individus proches de la frontière peuvent traverser la frontière régulièrement sans que cela soit une réelle migration et cela pourrait amener à surestimer certains mouvements (Lecomte et al., 2020). Audierne (AD) étant le site où le plus d'individus a été marqué, cet effet pourrait être non négligeable. C'est pourquoi

les modèles *Fannuel_Tsais* et *Fsais_Tsais*, en semestriels et en trimestriels, ont été testés sur des jeux de données ne comportant pas les individus des sites DST1, DST2, DST3 et AD : *Fannuel_Tsais_Sem_48_SensibLimite*, *Fannuel_Tsais_Trim_48_SensibLimite*, *Fsais_Tsais_Sem_48_SensibLimite*, *Fsais_Tsais_Trim_48_SensibLimite*.

De même, l'assignation à la campagne nord ou sud dépend des premières positions du poisson, or les poissons relâchés à Audierne se trouvaient juste sous le 48° parallèle. Ils sont donc considérés dans la campagne sud, alors que les experts considéraient plutôt ces individus comme faisant partis du stock nord (De Pontual et al., 2017). Les modèles *Fannuel_Tsais_Sem_48* et *Fsais_Tsais_Sem_48*, sont appliqués sur des jeux de données où les individus d'Audierne sont considérés dans la campagne nord : *Fannuel_Tsais_Sem_48_SensibAD*, *Fsais_Tsais_Sem_48_SensibAD*.

Enfin, afin d'évaluer ce qu'apportent à l'ajustement de certains modèles les données de trajectoires, *Fsais_Tsais_Sem_48* et *Fannuel_Tsais_Sem_48* avec seulement les données de recaptures ont été testés : *Fsais_Tsais_Sem_48_CR* et *Fannuel_Tsais_Sem_48_CR*.

3 Résultats

3.1 Analyse comparée des modèles

Tableau 3 : Comparaison des différents modèles sur la base des critères QAIC, convergence et nombre de paramètres estimés aux bornes. Les valeurs grisées sont non disponibles.

Modèles	Limite nord-sud	Durée des pas de temps	Nombre de paramètres à estimer	Vraisemblance	QAIC	Convergence	Paramètres aux bornes
<i>Fannuel_Tsais_Sem_48</i>	48°	Semestriel	6	1990	7125	Oui	T_{hiver}^{Zn}
<i>Fsais_Tsais_Sem_48</i>			8	1969	7506	Oui	$T_{hiver}^{Zn}, T_{hiver}^{Zs}$
<i>Fvar_Tannuel_Sem_48</i>			48	1893	9368	Oui	18 F à la borne 0 sur 44 valeurs à estimer
<i>Fciem_Tsais</i>			6	1993		Oui	$T_{hiver}^{Zn}, T_{hiver}^{Zs}$
<i>Fciem_sais_Tsais</i>			8	1972		Oui	$T_{hiver}^{Zn}, T_{hiver}^{Zs}$
<i>Fannuel_Tsais_Trim_48</i>		Trimestriel	10	2454	20611	Oui	$T_{aut}^{Zn}, T_{hiver}^{Zn}, T_{été}^{Zs}, T_{aut}^{Zs}, T_{hiver}^{Zs}$
<i>Fsais_Tsais_Trim_48</i>			16	2431	21682	Oui	$T_{aut}^{Zn}, T_{hiver}^{Zn}, T_{été}^{Zs}, T_{aut}^{Zs}, T_{hiver}^{Zs}$
<i>Fvar_Tannuel_Trim_48</i>			44			Non	Modèle qui n'a pas convergé
<i>Fannuel_Tsais_Sem_Cot</i>	Cotentin	Semestriel	6	1936	2777	Oui	$T_{été}^{Zn}, T_{hiver}^{Zn}$
<i>Fsais_Tsais_Sem_Cot</i>			8	1921	2822	Oui	$T_{été}^{Zn}, T_{hiver}^{Zn}$
<i>Fvar_Tannuel_Sem_Cot</i>			48	1821	2921	Oui	22 F à la borne 0 sur 44 valeurs à estimer
<i>Fannuel_Tsais_Trim_Cot</i>		Trimestriel	10	2056	6884	Oui	$T_{hiver}^{Zn}, T_{été}^{Zs}, T_{aut}^{Zs}$
<i>Fsais_Tsais_Trim_Cot</i>			16	2043	6881	Oui	$T_{hiver}^{Zn}, T_{été}^{Zs}, T_{aut}^{Zs}$
<i>Fvar_Tannuel_Trim_Cot</i>			44			Non	Modèle qui n'a pas convergé
<i>Fannuel_Tsais_2flott</i>	48°	Semestriel	8	2115		Oui	??, $T_{hiver}^{Zn}, T_{hiver}^{Zs}$
<i>Fsais_Tsais_2flott</i>			12	2099		Oui	??, $T_{hiver}^{Zn}, T_{hiver}^{Zs}$

Au sein de chacune des catégories de modèles, les modèles permettant des variations interannuelles de la mortalité par pêche (*Fvar_Tannuel*) obtiennent les QAIC les plus élevés

(Tableau 3), indiquant qu'ils sont trop complexes. Aucune convergence n'a été obtenue dans deux cas (modèles trimestriels avec les deux limites nord-sud évaluées) et, dans les cas où les modèles ont convergé ($Fvar_Tannuel_Sem_48$ et $Fvar_Tannuel_Sem_Cot$), plusieurs paramètres de mortalité par pêche sont estimés à leur borne inférieure ($F=0$). Cela correspond aux semestres pour lesquels aucun poisson marqué n'a été recapturé. Le modèle utilise alors la flexibilité permise par les variations interannuelles des F pour s'ajuster au mieux aux observations. Considérant que de tels modèles, sans contraintes sur les variations interannuelles de F sont peu réalistes, ils n'ont pas été conservés.

Pour les autres modèles, les valeurs de QAIC sont généralement plus faibles pour les modèles dans lesquels la mortalité par pêche est constante dans chacune des zones ($Fannuel_Tsais$). Cela n'est cependant pas le cas lorsque la limite nord-sud est située à la pointe du Cotentin et que les pas de temps sont trimestriels (modèles $Fannuel_Tsais_Trim_Cot$ et $Fsais_Tsais_Trim_Cot$) où le modèle avec des mortalités par pêche saisonnières a un QAIC légèrement plus élevé (respectivement 6884 et 6881). Dans ce cas la différence de QAIC est cependant assez faible.

En dehors des modèles permettant des variations interannuelles de la mortalité par pêche mentionnés précédemment, aucun problème de convergence n'a été observé, les gradients finaux étant tous proches de 0 et la matrice hessienne étant inversible.

Si l'ensemble des paramètres F est estimé dans l'intervalle des valeurs permises¹]0,1[(Fig. 13a), cela n'a pas été le cas pour tous les paramètres de migration T dont un nombre important a convergé vers une des bornes. C'est par exemple le cas des paramètres T_{hiver}^{Zn} pour tous les modèles pour lesquels la limite se situe au 48° parallèle et T_{hiver}^{Zs} , pour tous les modèles $Fsais_Tsais$ et certains $Fannuel_Tsais$, avec la limite au 48° : ils ont convergé vers la borne inférieure comme le montrent les profils de vraisemblance présentés à la figure 13b.

Ces valeurs proches des bornes du paramètre semblent traduire l'absence de mouvement observé entre deux zones. Il pourrait être envisageable dans ce cas de fixer la valeur du paramètre à 0, ce qui a été fait pour $Fannuel_Tsais_Sem_48$ sans que cela ait vraiment de conséquences sur les résultats.

Pour deux modèles cependant ($Fannuel_Tsais_Sem_Cot$ et $Fsais_Tsais_Sem_Cot$) les valeurs des taux de migration ont convergé vers la borne supérieure ($T=1$) indiquant un transfert de l'ensemble des poissons d'une zone à l'autre ce qui semble peu réaliste d'un point de vue écologique.

Comme illustré à la figure 14, l'ajustement aux observations (recaptures) est variable suivant le modèle et le niveau d'agrégation des données, avec les modèles trimestriels qui sous-estiment les recaptures. Les ajustements pour les présences sont équivalents pour les deux discrétisations, peut-être légèrement meilleurs pour les modèles trimestriels.

¹ Admodel builder permet d'encadrer le domaine des valeurs possibles pour chaque paramètre.

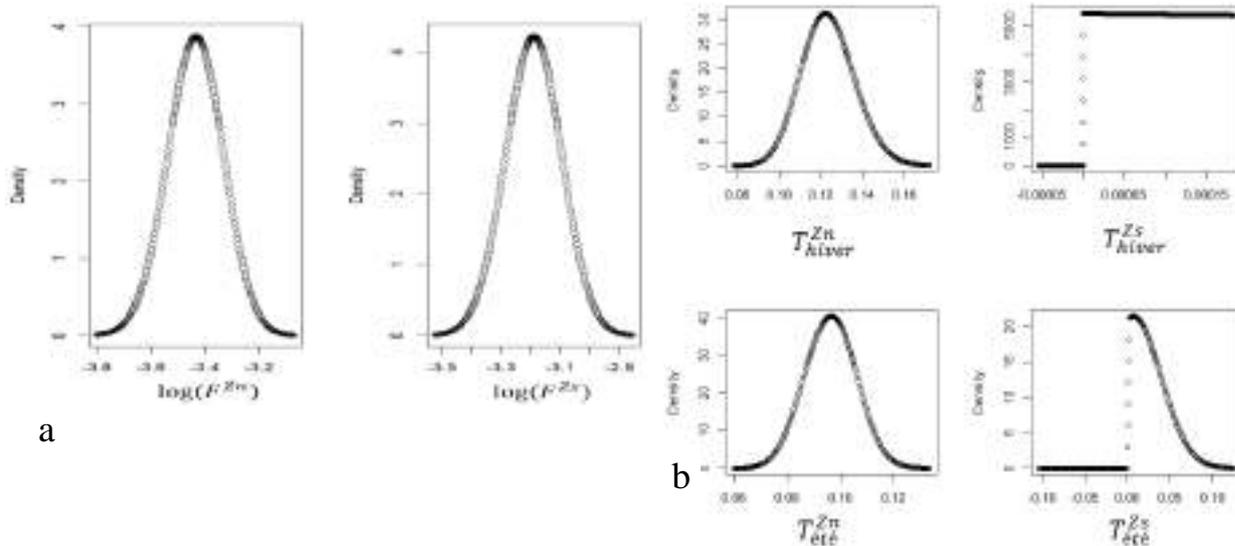


Fig. 13 : Profils de vraisemblance des paramètres F et T pour le modèle *Fannuel_Tsais_Sem_48*

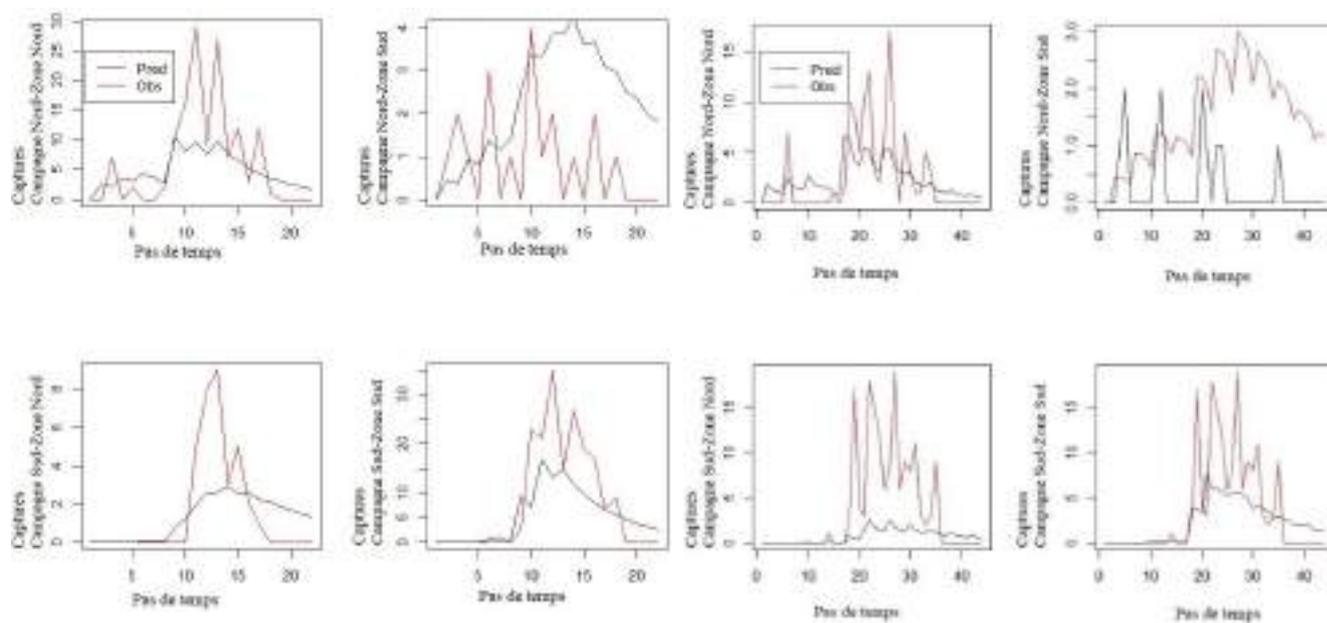


Fig. 14 : Ajustement aux recaptures pour *Fannuel_Tsais_Sem_48* (gauche) et *Fannuel_Tsais_Trim_48* (droite)

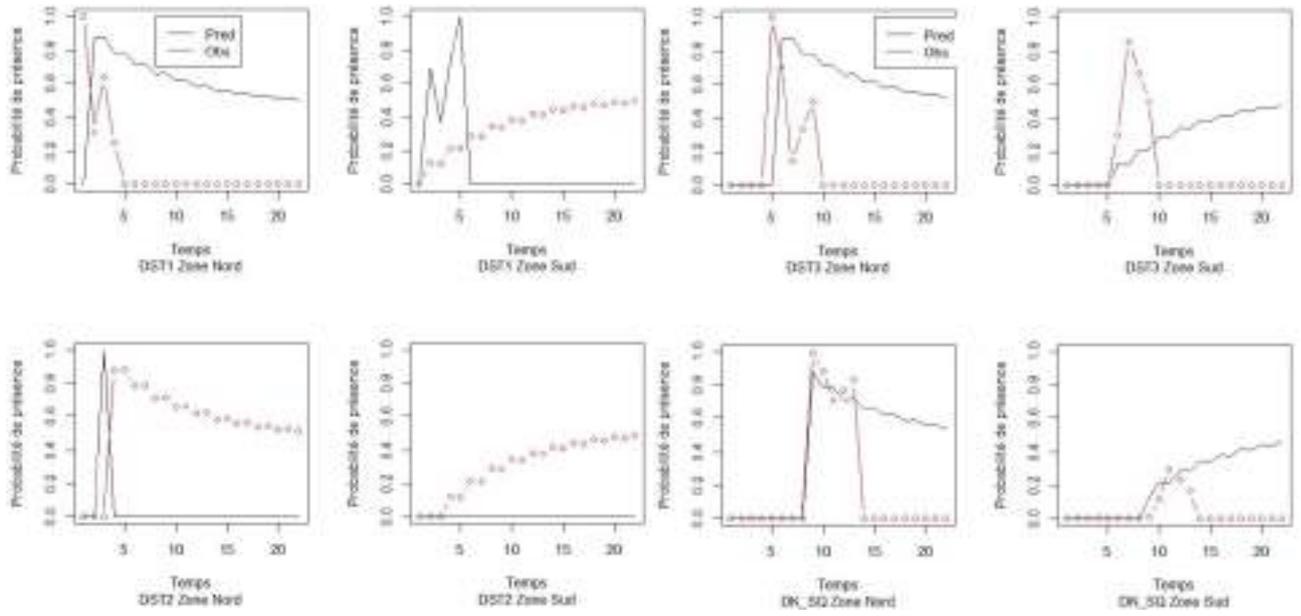


Fig. 15 : Ajustement aux présences pour *Fannuel_Tsais_Sem_48* pour 4 campagnes

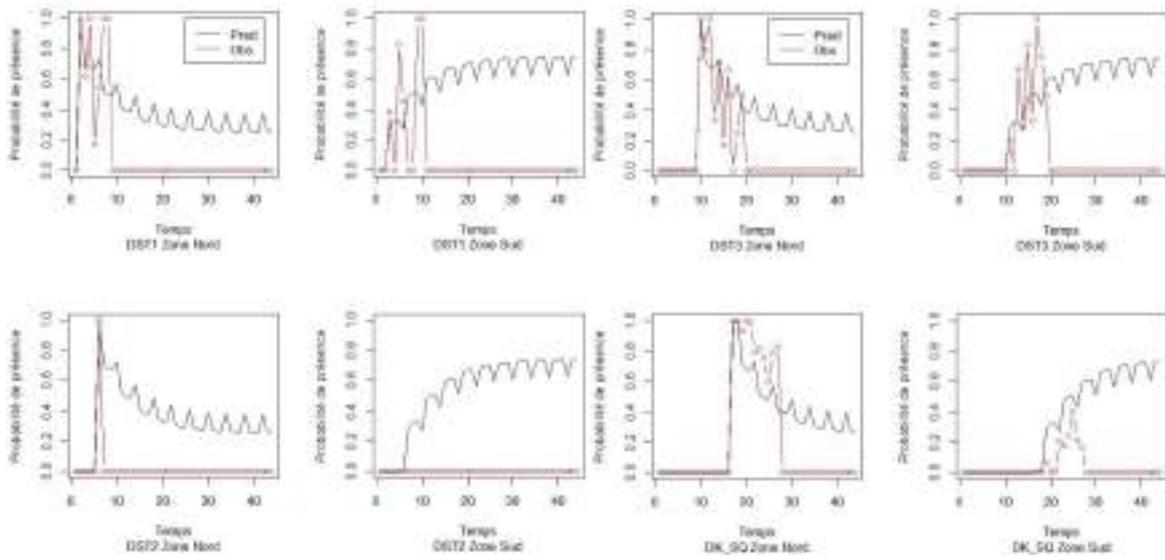


Fig. 16 : Ajustement aux présences pour *Fannuel_Tsais_Trim_48* pour 4 campagnes

3.2 Les taux de migration

3.2.1 Importance des migrations

Tableau 4 : Taux de migration des modèles *Fannuel_Tsais*

Modèle\paramètre			T_{print}^{Zn}	$T_{été}^{Zn}$	T_{aut}^{Zn}	T_{hiver}^{Zn}	T_{print}^{Zs}	$T_{été}^{Zs}$	T_{aut}^{Zs}	T_{hiver}^{Zs}
Limite au 48° parallèle	Semestriel	<i>Fannuel_Tsais_Sem_48</i>		0.122		1.55e-8		0.097		0.007
		<i>Fannuel_Tsais_Sem_48_CR</i>		0.021		8.07e-9		0.125		0.110
		<i>Fannuel_Tsais_Sem_48_SensibLimite</i>		0.080		1.18e-8		0.011		0.002
		<i>Fannuel_Tsais_Sem_48_SensibAD</i>		0.138		1.16e-8		0.011		0.006
	Trimestriel	<i>Fannuel_Tsais_Trim_48</i>	0.003	0.288	0.044	8.50e-9	0.161	2.31e-9	3.35e-9	9.10e-9
		<i>Fannuel_Tsais_Trim_48_SensibLimite</i>	0.002	0.226	0.028	1.12e-8	0.013	0.008	1.88e-8	2.36e-8
Limite à la Pointe du Cotentin	Semestriel	<i>Fannuel_Tsais_Sem_Cot</i>		1		1		0.171		0.154
	Trimestriel	<i>Fannuel_Tsais_Trim_Cot</i>	0.135	0.548	0.348	2.84e-7	0.032	1.74e-8	7.84e-9	0.013

Tableau 5 : Taux de migration des modèles *Fsais_Tsais*

Modèle\paramètre			T_{print}^{Zn}	$T_{été}^{Zn}$	T_{aut}^{Zn}	T_{hiver}^{Zn}	T_{print}^{Zs}	$T_{été}^{Zs}$	T_{aut}^{Zs}	T_{hiver}^{Zs}
Limite au 48° parallèle	Semestriel	<i>Fsais_Tsais_Sem_48</i>		0.118		2.57e-8		0.099		4.97e-8
		<i>Fsais_Tsais_Sem_48_CR</i>		0.015		1.07e-8		0.206		1.21e-7
		<i>Fsais_Tsais_Sem_48_SensibLimite</i>		0.078		1.27e-8		0.012		3.94e-7
		<i>Fsais_Tsais_Sem_48_SensibAD</i>		0.135		1.44e-8		0.012		0.003
	Trimestriel	<i>Fsais_Tsais_Trim_48</i>	0.003	0.247	0.102	8.96e-9	0.160	2.52e-9	3.34e-9	8.34e-9
		<i>Fsais_Tsais_Trim_48_SensibLimite</i>	0.003	0.196	0.071	1.19e-8	0.012	0.010	1.43e-8	1.69e-8
Limite à la Pointe du Cotentin	Semestriel	<i>Fsais_Tsais_Sem_Cot</i>		1		1		0.191		0.110
	Trimestriel	<i>Fsais_Tsais_Trim_Cot</i>	0.136	0.554	0.336	2.49e-7	0.031	1.53e-8	7.10e-9	0.015

Tableau 6 : Taux de migration des modèles *Fciem*

		Modèle\paramètre	$T_{été}^{Zn}$	T_{hiver}^{Zn}	$T_{été}^{Zs}$	T_{hiver}^{Zs}
Limite au 48° parallèle	Semestriel	<i>Fciem_Tsais</i>	0.120	1.32e-8	0.095	0.032
		<i>Fciem_sais_Tsais</i>	0.115	1.82e-8	0.101	0.006

Tableau 7 : Taux de migration des modèles à deux flottilles

Modèle\paramètre			$T_{été}^{Zn}$	T_{hiver}^{Zn}	$T_{été}^{Zs}$	T_{hiver}^{Zs}
Limite au 48° parallèle	Semestriel	<i>Fannuel_Tsais_2flott :</i>	0.117	1.09e-8	0.096	0.008
	Agrégé	<i>Fsais_Tsais_2flott :</i>	0.113	1.26e-8	0.010	7.87e-8

Pour les modèles semestriels pour lesquels la limite entre les deux zones est fixée au 48° parallèle nord (*Fannuel_Tsais_Sem_48* et *Fsais_Tsais_Sem_48* ; Tableaux 4 et 5), les taux de migration de la zone nord vers la zone sud en été $T_{été}^{Zn}$, sont estimés autour de 0.12, c'est-à-dire qu'environ 12% des individus de la zone nord migreraient vers le Sud entre l'été et l'hiver. Le mouvement inverse, c'est à dire $T_{été}^{Zs}$, est estimé à environ 10%. En revanche, on observe peu de mouvements à la saison suivante puisque pour ces deux modèles, T_{hiver}^{Zn} et T_{hiver}^{Zs} sont tous les deux proches de 0, voire estimés à la borne inférieure du paramètre : aucun individu présent dans la zone nord ne migrerait vers le Sud à la fin de l'hiver et réciproquement. Il est à noter que les résultats sont semblables pour les modèles *Fciem_Tsais* et *Fciem_sais_Tsais* (Tableau

6) et pour les modèles *Fannuel_Tsais_2flott* et *Fannuel_Tsais_2flott* (Tableau 7) bien que dans ce dernier cas, le taux de transfert entre la zone sud et la zone nord entre été et hiver soit proche de 0.

Si la plupart des paramètres sont faiblement corrélés (Tableaux 8 et 10), pour le modèle *Fannuel_Tsais_Sem_48*, les taux de transferts $T_{été}^{Zs}$ et T_{hiver}^{Zs} ont une corrélation plus élevée que pour les autres paramètres, à -0.608.

Pour les modèles *Fannuel_Tsais_Trim_48* et *Fsais_Tsais_Trim_48*, les taux de migration de la zone nord vers la zone sud entre l'été et l'automne $T_{été}^{Zn}$ sont estimés entre 0.25 et 0.30 (soit des valeurs plus élevées que pour les modèles semestriels), ils sont plus faibles voire proches de 0 pour les autres saisons. En ce qui concerne les mouvements inverses, seul T_{print}^{Zs} est non nul et estimé dans les deux cas autour de 0.16.

Comme vu précédemment, pour *Fannuel_Tsais_Sem_Cot* comme *Fsais_Tsais_Sem_Cot*, $T_{été}^{Zn}$ et T_{hiver}^{Zn} sont à 1 (Tableaux 4 et 5), ce qui est peu probable dans la réalité. Ces modèles sont donc écartés.

Pour *Fannuel_Tsais_Trim_Cot*, les autres taux de migration depuis la zone nord sont plus élevés que pour le modèle avec la limite normale, en particulier $T_{été}^{Zn}$, marquant des départs assez forts. En revanche, T_{print}^{Zs} est moins élevé et est divisé de moitié, et T_{hiver}^{Zs} est plus élevé mais toujours faible à environ 1% (Tableau 4). Les résultats pour *Fsais_Tsais_Trim_Cot* sont presque identiques. On a donc moins de départs depuis la zone sud, mais plus depuis la zone nord, en particulier en été (Tableau 5).

Tableau 8 : Matrice de corrélation du modèle *Fannuel_Tsais_Sem_48*

Paramètres	$T_{été}^{Zn}$	T_{hiver}^{Zn}	$T_{été}^{Zs}$	T_{hiver}^{Zs}	$\log(F^{Zn})$	$\log(F^{Zs})$
$T_{été}^{Zn}$	1					
T_{hiver}^{Zn}	-0.0001	1				
$T_{été}^{Zs}$	-0.0228	0	1			
T_{hiver}^{Zs}	0.1378	0.0001	-0.608	1		
$\log(F^{Zn})$	0.2494	0.0001	0.0036	-0.1918	1	
$\log(F^{Zs})$	-0.2716	-0.0001	-0.0012	0.204	-0.1715	1

Tableau 9 : Matrice de corrélation du modèle *Fannuel_Tsais_SensibAD*

Paramètres	$T_{été}^{Zn}$	T_{hiver}^{Zn}	$T_{été}^{Zs}$	T_{hiver}^{Zs}	$\log(F^{Zn})$	$\log(F^{Zs})$
$T_{été}^{Zn}$	1					
T_{hiver}^{Zn}	-0.0004	1				
$T_{été}^{Zs}$	-0.2474	-0.0001	1			
T_{hiver}^{Zs}	0.2256	0.0001	-0.6321	1		
$\log(F^{Zn})$	0.1707	0.0001	-0.2447	-0.047	1	
$\log(F^{Zs})$	-0.3179	-0.0001	0.4919	0.0425	-0.2851	1

Tableau 10 : Matrice de corrélation du modèle *Fsais_Tsais_Sem_48*

Paramètres	$T_{été}^{Zn}$	T_{hiver}^{Zn}	$T_{été}^{Zs}$	T_{hiver}^{Zs}	$\log(F_{été}^{Zn})$	$\log(F_{hiver}^{Zn})$	$\log(F_{été}^{Zs})$	$\log(F_{hiver}^{Zs})$
$T_{été}^{Zn}$	1							
T_{hiver}^{Zn}	-0.0003	1						
$T_{été}^{Zs}$	0.0732	0.0001	1					
T_{hiver}^{Zs}	0.0001	0	-0.0012	1				
$\log(F_{été}^{Zn})$	0.2307	0.0003	-0.1206	-0.0004	1			
$\log(F_{hiver}^{Zn})$	0.1699	0.0001	-0.0878	-0.0001	0.1075	1		
$\log(F_{été}^{Zs})$	-0.1878	-0.0002	0.0978	0.0003	-0.0707	-0.0504	1	
$\log(F_{hiver}^{Zs})$	-0.2893	-0.0002	0.1489	0.0002	-0.1045	-0.0763	0.1473	1

Tableau 11 : Matrice de corrélation du modèle *Fsais_Tsais_SensibAD*

Paramètres	$T_{été}^{Zn}$	T_{hiver}^{Zn}	$T_{été}^{Zs}$	T_{hiver}^{Zs}	$\log(F_{été}^{Zn})$	$\log(F_{hiver}^{Zn})$	$\log(F_{été}^{Zs})$	$\log(F_{hiver}^{Zs})$
$T_{été}^{Zn}$	1							
T_{hiver}^{Zn}	-0.0008	1						
$T_{été}^{Zs}$	-0.169	0.0001	1					
T_{hiver}^{Zs}	0.0004	0	-0.0016	1				
$\log(F_{été}^{Zn})$	0.1395	0.0001	-0.3229	0.0001	1			
$\log(F_{hiver}^{Zn})$	0.0953	0	-0.2033	0.0001	0.1064	1		
$\log(F_{été}^{Zs})$	-0.2268	-0.0001	0.5553	-0.0002	-0.2031	-0.127	1	
$\log(F_{hiver}^{Zs})$	-0.3287	0	0.7327	-0.0006	-0.2696	-0.1702	0.5059	1

3.3 Les taux de mortalité

3.3.1 Différence spatiale de F

Tableau 12 : Taux de mortalité pour les modèles *Fannuel_Tsais*

Modèle\paramètre		F^{Zn}	F^{Zs}	
Limite au 48° parallèle	Semestriel	<i>Fannuel_Tsais_Sem_48</i>	0.0322	0.0411
		<i>Fannuel_Tsais_Sem_48_CR</i>	0.022	0.072
		<i>Fannuel_Tsais_Sem_48_SensibLimite</i>	0.043	0.046
		<i>Fannuel_Tsais_Sem_48_SensibAD</i>	0.036	0.037
	Trimestriel	<i>Fannuel_Tsais_Trim_48</i>	0.020	0.018
		<i>Fannuel_Tsais_Trim_48_SensibLimite</i>	0.027	0.020
Limite à la Pointe du Cotentin	Semestriel	<i>Fannuel_Tsais_Sem_Cot</i>	0.060	0.030
	Trimestriel	<i>Fannuel_Tsais_Trim_Cot</i>	0.050	0.015

Tableau 13 : Taux de mortalité pour les modèles *Fsais_Tsais*

Modèle\paramètre		F_{print}^{Zn}	$F_{été}^{Zn}$	F_{aut}^{Zn}	F_{hiver}^{Zn}	F_{print}^{Zs}	$F_{été}^{Zs}$	F_{aut}^{Zs}	F_{hiver}^{Zs}	
Limite au 48° parallèle	Semestriel	<i>Fsais_Tsais_Sem_48</i>	0.046		0.017		0.030		0.056	
		<i>Fsais_Tsais_Sem_48_CR</i>	0.031		0.011		0.055		0.131	
		<i>Fsais_Tsais_Sem_48_SensibLimite</i>	0.055		0.026		0.033		0.061	
		<i>Fsais_Tsais_Sem_48_SensibAD</i>	0.049		0.020		0.028		0.048	
	Trimestriel	<i>Fsais_Tsais_Trim_48</i>	0.020	0.030	0.009	0.019	0.013	0.011	0.029	0.013
		<i>Fsais_Tsais_Trim_48_SensibLimite</i>	0.025	0.042	0.021	0.015	0.012	0.020	0.035	0.012
Limite à la Pointe du Cotentin	Semestriel	<i>Fsais_Tsais_Sem_Cot</i>	0.136		0.026		0.026		0.035	
	Trimestriel	<i>Fsais_Tsais_Trim_48</i>	0.030	0.015	0.010	0.019	0.065	0.055	0.021	0.011

Tableau 14 : Taux de mortalité pour les modèles *Fannuel_Tsais*

Agrégé	F_{pro}^{Zn}	F_{pro}^{Zs}	F_{recr}^{Zn}	F_{recr}^{Zs}
Limite au 48° parallèle				
<i>Fannuel_Tsais_2frott</i>	0.032	0.035	0.009	0.012

Tableau 15 : Taux de mortalité pour les modèles *Fsais_Tsais*

Agrégé	$F_{pro,été}^{Zn}$	$F_{pro,hiver}^{Zn}$	$F_{recr,été}^{Zn}$	$F_{recr,hiver}^{Zn}$	$F_{pro,été}^{Zs}$	$F_{pro,hiver}^{Zs}$	$F_{recr,été}^{Zs}$	$F_{recr,hiver}^{Zs}$
Limite au 48° parallèle								
<i>Fsais_Tsais_2frott</i>	0.040	0.020	0.011	0.006	0.020	0.053	0.013	0.009

Tableau 16 : Facteur multiplicatif *m* des modèles *Fciem_Tsais*

Modèle\paramètre		m^{Zn}	m^{Zs}	
Limite au 48° parallèle	Semestriel	<i>Fciem_Tsais</i>	0.365	0.665

Tableau 17 : Facteur multiplicatif m des modèles $Fciem_sais_Tsais$

Modèle\paramètre			$m_{été}^{zn}$	m_{hiver}^{zn}	$m_{été}^{zs}$	m_{hiver}^{zs}
Limite au 48° parallèle	Semestriel	$Fciem_sais_Tsais$	0.533	0.192	0.473	0.892

Les modèles donnent des mortalités plus faibles que celles estimées par le CIEM pour chaque modèle.

D'après le modèle de référence en semestriel $Fannuel_Tsais$, la mortalité par pêche semble différente selon les zones (Tableau 12), mais les intervalles de confiance se recoupent (Figure 13a). En trimestriel, les deux mortalités sont presque égales, mais celle en zone nord est plus forte (Tableau 12).

3.3.2 Saisonnalité

Le modèle $Fsais_Tsais_Sem_48$ montre des différences de mortalités entre les saisons, avec, en zone nord, une mortalité plus forte en été qu'en hiver, et l'effet inverse dans la zone sud. Les intervalles de confiance ne se recoupent pas. C'est encore vrai pour le modèle trimestriel puisque les mortalités au printemps et en été sont plus fortes que celles d'hiver et d'automne en zone nord, le contraire étant observé en zone sud (Tableau 13).

L'utilisation des mortalités par pêches annuelles estimées par le CIEM permet de contraindre les variations interannuelles de F . Dans tous les cas, les estimations de m sont inférieures à 1 (Tableau 16 et 17), ce qui donne des valeurs de mortalités plus faibles que celles estimées par le CIEM (Fig. 17) et est cohérent avec les résultats obtenus avec les modèles à F constants présentés précédemment. Le modèle avec un m saisonnier fait apparaître des mortalités qui varient suivant les semestres, de manière opposée suivant les zones, comme cela est observé pour les modèles à F saisonniers, constants d'une année sur l'autre.

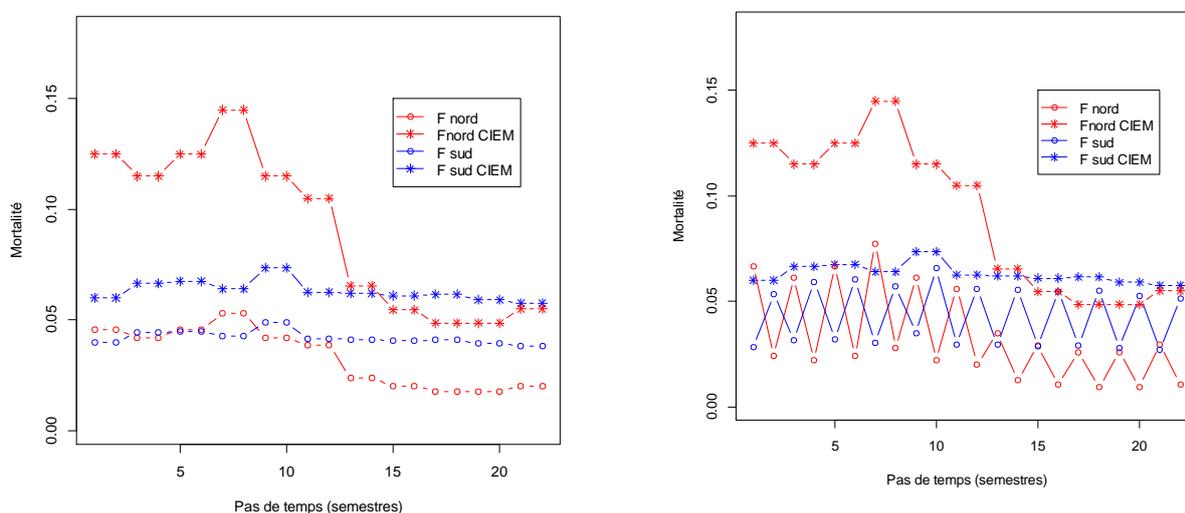


Fig. 17 : Mortalité par pêche dans le temps d'après le CIEM et les modèles $Fciem_Tsais$ et $Fciem_sais_Tsais$

3.3.3 Mortalité par pêche professionnelle et récréative

Les mortalités estimées par les modèles séparant les flottilles professionnelles et récréatives (Tableaux 14 et 15) sont assez cohérentes avec les mortalités estimées par les modèles de base : si l'on somme les mortalités récréatives et professionnelles sur une même zone, on retrouve des

mortalités proches de celles estimées par les modèles de référence. Ces mortalités sont un peu plus fortes pour *Fannuel_Tsais_2flott*.

La mortalité par pêche professionnelle comme la mortalité par pêche récréative est plus forte dans la zone sud que dans la zone nord.

On retrouve les tendances saisonnières déjà observées pour les autres modèles pour la pêche professionnelle. En revanche, pour la pêche récréative, dans les deux zones, elle est plus forte en été qu'en hiver.

3.4 Analyse de sensibilité

Les mortalités par pêche comme les taux de migration estimés par les modèles n'utilisant, lors de l'estimation, que la vraisemblance associée à la recapture (*Fannuel_Tsais_CR* et *Fsais_Tsais_CR*) sont assez différents des valeurs estimées par les modèles qui utilisent les deux composantes de vraisemblance (*Fannuel_Tsais_Sem_48* et *Fsais_Tsais_Sem_48*), en particulier en zone sud. Les valeurs sont plus fortes en zone sud, l'effet apparaissant plus marqué en période hivernale comme l'indique le modèle à F saisonniers. Les taux de migration $T_{été}^{Zn}$ sont estimés à 0.02 et 0.015 respectivement, des valeurs inférieures à celles obtenues pour les modèles de base (environ 0.12). Les estimations des taux de migration de la zone sud $T_{été}^{Zs}$ sont, par contre, plus élevées. L'écart est plus important pour le modèle avec une mortalité par pêche saisonnière (*Fsais_Tsais_CR*) qu'avec celui où la mortalité par pêche est constante (*Fannuel_Tsais_CR*). Le taux de migration T_{hiver}^{Zs} est, comme pour le modèle de base, estimé à la borne inférieure pour le modèle où les paramètres de migration et de mortalité par pêche sont saisonniers. Dans le cas des modèles à mortalité par pêche constante, ces taux de migration sont non nuls dans les deux cas mais supérieurs lorsque seule la vraisemblance associée aux recaptures est prise en compte.

Les ajustements du modèle aux jeux de données sans les sites DST1, DST2, DST3 et AD, conduisent à des estimations assez différentes pour certains taux de migration. Ceux de la zone sud entre l'été et l'hiver $T_{été}^{Zs}$ sont estimés autour de 0.01 contre 0.10 pour les modèles de base en semestriel. Pour les modèles trimestriels, les estimations de T_{print}^{Zs} sont à 0.01 à la place de 0.16. Pour l'ensemble des autres paramètres de migration et de mortalité par pêche, les estimations sont sensiblement les mêmes (Tableaux 3 et 4).

Enfin, affecter les individus marqués à Audierne aux campagnes de la zone nord a, comme pour les modèles où les sites DST1, DST2, DST3 et AD ont été omis, peu d'effet sur les estimations des mortalités par pêche. En ce qui concerne les taux de migration on obtient également une estimation sensiblement plus faible de $T_{été}^{Zs}$ par rapport au modèle de base, de 10 à 1% (Tableaux 3 et 4). Les corrélations entre paramètres augmentent pour la plupart (Tableaux 8, 9, 10 et 11), en particuliers entre les mortalités et les taux $T_{été}^{Zn}$ et $T_{été}^{Zs}$.

On a donc une partie des individus de la zone nord qui migre vers le Golfe de Gascogne entre l'été et l'automne principalement. Les retours ont lieu entre le printemps et l'été. On remarque l'importance des sites DST1, DST2, DST3 et AD dans les mouvements puisque lorsqu'ils sont enlevés, les départs en été de la zone nord sont diminués ainsi que les retours de la zone sud vers la zone nord au printemps qui tombent à 1%. Ainsi, une partie des bars de la zone nord, en particulier ceux proches du 48°parallèle, migre en hiver vers le sud, durant la période de reproduction.

4 Discussion

4.1 Modèle spatialisé : une première tentative

4.1.1 Des résultats encourageants

Cette première tentative d'ajustement d'un modèle spatialisé de poissons marqués à des données de marquages individuels de bars afin d'estimer les taux de migration et de mortalité de la population a permis de comparer plusieurs versions de modèles avec une complexité croissante et de tester plusieurs hypothèses de discrétisation.

Seuls 2 modèles n'ont pas convergé, *Fvar_Tannuel_Trim_Cot* et *Fvar_Tannuel_Trim_48*, des versions avec une complexité importante (44 paramètres chacun). Ces résultats sont encourageants et montrent la faisabilité d'ajuster ce genre de modèle.

D'après les valeurs de QAIC, ce sont les modèles les moins complexes qui sont sélectionnés, soit les modèles à F constants au court de l'année *Fannuel_Tsais*. De plus, les ajustements aux recaptures semblent meilleurs avec une discrétisation semestrielle : les recaptures sont moins sous-estimées. C'est donc le modèle *Fannuel_Tsais_Sem_48* qui est sélectionné. Néanmoins, le modèle *Fsais_Tsais_Sem_48* obtient des résultats assez proches en termes d'ajustement et de valeurs. Il est donc conservé pour étudier la saisonnalité des mortalités par pêche.

4.1.2 Cohérence des résultats avec les connaissances actuelles

D'après les études précédentes, on s'attend à des départs depuis la zone nord vers la zone sud entre l'été et l'hiver (Pawson et al., 1987; Doyle et al., 2017; De Pontual et al., 2019). Les modèles de base *Fannuel_Tsais_Sem_48* et *Fsais_Tsais_Sem_48* donnent des taux de migration de l'été à l'hiver entre zones équivalents : autant de bars migreraient du Nord au Sud que du Sud au Nord. C'est donc un résultat un peu surprenant.

Cependant, en affectant les poissons marqués à Audierne à la zone nord (*Fannuel_Tsais_Sem_48_SensibAD*) et non plus à la zone sud comme dans les modèles de base, les mouvements du Sud vers le Nord deviennent faibles ce qui est observé également en enlevant les données des sites proche du 48° parallèle (DST1, DST2, DST3 et Audierne). Ce résultat est cohérent avec les analyses préliminaires qui tendaient à montrer que les individus marqués dans ces sites avaient tendance à migrer beaucoup plus d'une zone à l'autre, ce qui semble logique du fait de la proximité avec la limite nord/sud. De plus, les individus se déplacent dès leur marquage, or, en considérant les individus de AD dans la campagne sud, on leur applique $T_{été}^{ZS}$ dès le temps 0 (Fig. 11). Si ces individus migrent directement au Nord, cela augmente $T_{été}^{ZS}$, ce qui est le cas d'après les résultats des modèles avec AD en campagne nord. Il semble donc plus cohérent de considérer AD dans les campagnes nord. Ainsi, avec Audierne dans la campagne nord, on observe bien ce qui était trouvé dans les études précédentes.

Par contre, les modèles semestriels ont des difficultés à estimer correctement les taux retours de migration. On s'attendrait à ce que le taux retours de migration T_{hiver}^{ZS} soit du même ordre de grandeur que le taux de migration de départ $T_{été}^{Zn}$ (0.12 pour *Fannuel_Tsais_Sem_48*), mais ils ne le sont pas.

Plusieurs hypothèses peuvent être proposées pour expliquer ces difficultés.

Tout d'abord, la structure du modèle autorise un premier déplacement avant que ne soit appliquée la mortalité, puis le déplacement du premier pas de temps. Le taux de migration utilisé pour ce déplacement initial est le même que celui du premier pas de temps, ce qui pourrait potentiellement empêcher le modèle de correctement discriminer et estimer les taux de migration. Un modèle sans déplacement au cours de ce premier pas de temps ou un modèle dans lequel les déplacements se font en début de pas de temps sur l'ensemble de l'ajustement pourraient être envisagés, mais cela n'a pas été possible lors du stage. Ensuite, les taux de migration entre hiver et été ne commencent à être appliqués que presque 1 an après le marquage. Le nombre de survivants peut alors être faible pour certaines campagnes, limitant le nombre de données disponibles pour l'estimation de ces paramètres.

Enfin, la discrétisation temporelle pourrait avoir un grand impact sur le calcul des taux. Effectivement, en semestriel, on fait le total d'individus présents dans une zone sur 6 mois, ce qui est une période longue, et on peut donc cacher une période courte où certains individus ont fait une migration.

4.1.3 Effet de la discrétisation temporelle

Les modèles trimestriels estiment des taux de migration en adéquation avec les mouvements de migration du cycle de vie du bar (Pawson et al., 1987; Doyle et al., 2017; De Pontual et al., 2019), avec une partie des individus de la zone nord qui migre vers le Golfe de Gascogne entre l'été et l'automne et des retours de migration de ces individus entre le printemps et l'été.

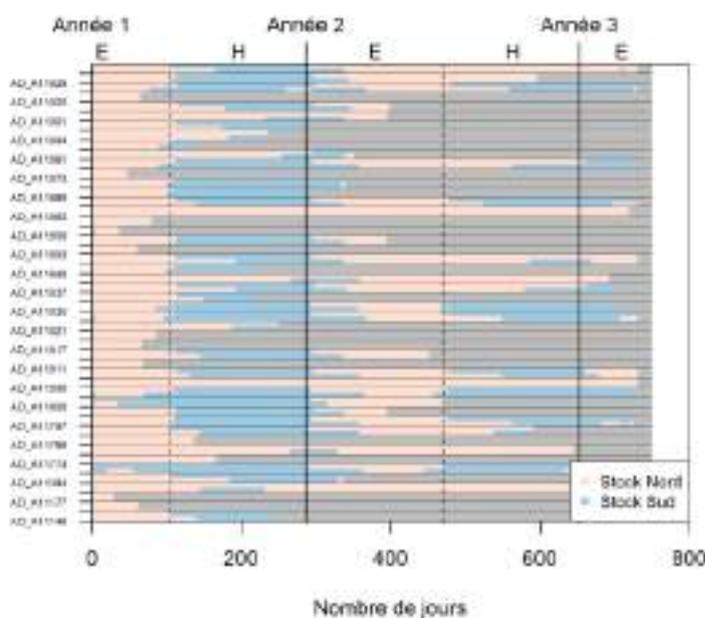


Fig. 18 : Comparaison pour chaque individu marqué à Audierne, des positions journalières avec l'assignation à une zone pendant le semestre. Les individus sont séparés par les lignes noires. Entre ces lignes, la bande du bas représente les positions journalières réelles, la bande du haut l'assignation à une zone. Si ces bandes sont de différentes couleurs, c'est que l'assignation cache un mouvement.

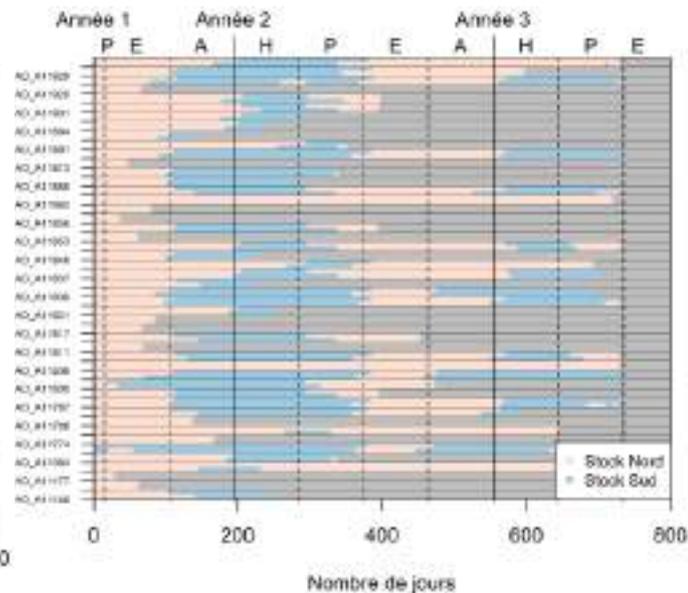


Fig. 19 : Comparaison pour chaque individu marqué à Audierne, des positions journalières avec l'assignation à une zone pendant le trimestre (même principe que pour la figure 18).

Si l'on compare ce que donne l'assignation à la zone dans laquelle l'individu a passé le plus de temps dans l'intervalle de temps par rapport à la réalité, c'est la discrétisation trimestrielle qui semble la mieux adaptée (Exemple fig. 18 et 19). La discrétisation en trimestre permet de mieux tenir compte de la brièveté de certaines des migrations. Cependant, cette discrétisation implique plus de paramètres à estimer, ce qui peut poser problème comme vu précédemment.

De plus, cette discrétisation implique moins de captures par pas de temps puisque ces captures sont plus dispersées dans les pas de temps, or si l'on fait la somme des mortalités à l'année, les mortalités trimestrielles sont plus faibles que les semestrielles. L'ajustement montre que les captures sont sous-estimées (Fig. 14). Ainsi, cette dispersion des captures dans les données cause une sous-estimation des captures.

4.1.4 Modèles sur les données de captures uniquement : quel apport des données de présences ?

Les modèles *Fannuel_Tsais_CR* et *Fsais_Tsais_CR*, qui ne prennent pas en compte dans l'estimation des paramètres la zone de présence entre le marquage et la recapture, donnent des résultats assez différents des modèles équivalents utilisant cette source d'information. Les taux de migration au départ de la zone sud sont estimés plus forts que ceux de la zone nord alors qu'il s'agit de l'inverse pour les modèles de base.

Une explication pourrait être que les données de recaptures gardent en elles des informations sur les mouvements des individus. Effectivement, ces recaptures sont organisées dans la matrice de données par campagnes nord ou sud ; ainsi, on sait si l'individu a été recapturé dans la même zone ou non que celle dans laquelle il a été marqué. On prend l'exemple de la campagne Audierne-Ile d'Oléron. Cette campagne présente un nombre important de recaptures dans la zone nord. Cela peut influencer le taux de migration de la zone sud vers la zone nord. Ces taux de migration peuvent expliquer les différences de mortalités observées avec le modèle de référence. Si beaucoup d'individus ont migré dans le Nord, l'abondance dans la zone sud baisse. Pour maintenir les taux de captures, il faut donc augmenter la mortalité par pêche. Au contraire, les mortalités dans la zone nord sont diminuées, car l'abondance est plus forte pour le même nombre de capture. Effectivement, pour *Fannuel_Tsais_CR* et *Fsais_Tsais_CR*, les corrélations entre $T_{été}^{Zs}$ et les mortalités augmentent en valeur absolue par rapport aux modèles de référence (Tableaux 8 et 9). $T_{été}^{Zs}$ est bien corrélé négativement avec les mortalités dans la zone nord, et positivement avec les mortalités dans la zone sud. En revanche, si T_{hiver}^{Zs} reste nul pour *Fsais_Tsais_CR*, comme dans le modèle *Fsais_Tsais_Sem_48*, il augmente pour *Fannuel_Tsais_CR*. Il est peu corrélé aux mortalités, et est corrélé négativement à $T_{été}^{Zs}$ qui augmente. Cependant, d'après le profil de vraisemblance, l'intervalle de confiance est large, entre 0 et 0.3 : le modèle a donc du mal à estimer ce paramètre.

Les résultats obtenus sans les données de présence décrivent des mouvements plutôt orientés vers le Nord, ce qui est contraire à ce que suggèrent les études à ce jour (Pawson et al., 1987; Doyle et al., 2017; De Pontual et al., 2019). Ils justifient de nouveau que les individus d'Audierne appartiennent à la zone nord.

4.1.5 Changement de limite

Les analyses génétiques récentes suggèrent l'existence de 2 sous-populations démographiques indépendantes en Manche et effectuant des mouvements saisonniers de reproduction vers l'Ouest en hiver pour celle de Manche est et vers le Sud pour celle de Manche ouest (Robinet et al., 2020 ; de Pontual et Woillez Pers. Comm.). Les modèles avec une limite fixée à la pointe du Cotentin montrent que les échanges sont principalement des mouvements Manche est-Manche ouest en hiver probablement vers des frayères au niveau ou à l'Ouest de la pointe du Cotentin (Dambrine et al., 2021), mais avec peu voire pas de retours vers la Manche est ensuite, contrairement à ce qu'on pourrait attendre du fait des phénomènes de fidélité chez le bar.

On peut alors remettre en cause ici la qualité des reconstructions de trajectoires ou la faible quantité de poissons marqués dans la nouvelle zone nord (seulement trois sites de marquage), qui ne permettent pas d'évaluer correctement les migrations des individus de la nouvelle zone nord. Vu la faible qualité du modèle spatialisé avec la nouvelle limite de stocks à la pointe du Cotentin, on ne peut donc pas émettre de recommandations quant à la révision ou non des unités de stock pour l'évaluation du bar atlantique.

4.2 La mortalité par pêche

4.2.1 Différences spatiales et saisonnières de la mortalité par pêche et migrations

Si cette étude semble confirmer des phénomènes de migrations d'individus du stock Manche, Mer Celtique, Mer du Nord vers le Golfe de Gascogne, elle pointe aussi des différences de mortalités suivant les zones et les saisons grâce aux modèles *Fsais_Tsais*. Tous les modèles saisonniers, y compris les modèles avec les mortalités du CIEM, pointent des mortalités par pêche plus fortes en zone nord en été, et en zone sud en hiver. Ces résultats sont cohérents avec les connaissances actuelles sur la pêche du bar. Le bar est une espèce pêchée par différentes flottilles et métiers, les techniques et zones de pêches dépendent des saisons (Drogou et al., 2018). Ainsi, plus de bars sont débarqués entre octobre et mars dans le stock Gascogne, alors qu'en Manche la quantité la plus forte est entre avril et août, avec un second pic en décembre suivi par des quantités très faibles en février-mars (Le Grand and Biseau, 2019). On a donc une variation de la mortalité par pêche au cours de l'année.

Les évaluations de stock sont souvent faites avec une mortalité annuelle. Si la mortalité par pêche varie au cours du temps, cela peut entraîner des biais dans l'évaluation comme une surestimation de la biomasse féconde ou une sous-estimation de F . Néanmoins, ces biais sont faibles et donc négligeables dans la plupart des cas (Liu and Heino, 2014; Van Beveren et al., 2019). Cependant, ici, des individus du stock nord migrent vers le stock sud en hiver, moment où la mortalité par pêche est la plus élevée. Ils sont donc exposés à une mortalité par pêche plus importante que ce qui est pris en compte dans l'évaluation, ce qui risque de biaiser les résultats.

D'autres espèces migratrices sont exploitées en Europe. Les évaluations réalisées par le CIEM ont donc été adaptées, c'est le cas par exemple pour la plie dans la mer du Nord. Deux stocks sont considérés : le premier en Manche et le second en mer du Nord. Grâce à des études de marquages-recaptures, il est connu que des plies de mer du Nord migrent dans la Manche pour se reproduire. Ainsi 20 à 30% des plies capturées en Manche viendrait de la mer du Nord (Pawson, 1995). Cela peut provoquer une surestimation de la biomasse et du rendement en

Manche (Kell et al., 2004). C'est pourquoi des benchmarks ont été réalisés, et depuis 2015, 50% des plies matures du premier trimestre pêchées (débarquement + rejets depuis 2015) dans la zone 7d (Manche) sont considérés comme appartenant au stock de mer du Nord, et 10 à 15% des plies capturées pendant le semestre 1 en zone 7d sont considérés comme venant de la zone 7e (ICES, 2020c; ICES, 2020d). Un autre exemple est celui du hareng dans les subdivisions 20 à 24 du CIEM. La structure de population est complexe, avec beaucoup de sous-populations et de migrations, différenciées par des études sur les otolithes notamment. Des harengs du centre de la mer Baltique sont capturés en dehors de cette zone et des harengs du Golfe de Riga sont capturés en mer Baltique. Ainsi, l'avis pour le TAC prend en compte une portion des harengs du Golfe de Riga, et retranche les harengs de la mer Baltique qui sont capturés ailleurs (ICES, 2021).

Il est donc possible de prendre en compte les migrations des bars dans les évaluations du CIEM, puisque cela est déjà pratiqué pour certaines espèces. De plus, prendre en compte les dynamiques spatio-temporelles dans les évaluations présentent d'autres avantages. Cela peut permettre par la suite de mettre en place des mesures de gestion locale en prenant en compte les différentes utilisations de l'espace, les migrations, et les différentes flottilles (Whitlock et al., 2012). Par exemple, la gestion spatio-temporelle peut éviter des captures accidentelles d'espèces avec des niches écologiques proches et qui vivent dans les mêmes zones à certaines périodes, comme c'est le cas pour le thon rouge du sud et le thon albacore (Hartog et al., 2011). Ici, des mesures locales pourraient éviter des captures de poissons du stock nord par exemple.

Enfin, une gestion saisonnière adaptée au cycle de vie de l'espèce peut être favorable non seulement au profit économique mais aussi à l'état du stock. Effectivement, en pêchant au moment où l'espèce est en meilleure condition physique (en dehors des périodes de reproduction par exemple), les poissons sont de meilleure qualité et plus gros, et donc pour les mêmes tonnages moins d'individus sont pêchés (Mello and Rose, 2005).

4.2.2 Pêche récréative

Les résultats de *Fannuel_Tsais_2flott* montrent que la pêche récréative pourrait représenter 1/3 de la pêche professionnelle. Cette pêche récréative est plus importante dans la zone sud. D'après le modèle *Fsais_Tsais_2flott*, $F_{recr,été}^{ZS}$ représente plus de la moitié de la pêche professionnelle dans la même zone à la même saison.

Le modèle *Fsais_Tsais_2flott* montre aussi des tendances saisonnières : la mortalité par pêche récréative serait plus importante en été qu'en hiver. Ce résultat est conforme à ceux de Rocklin et al. (2014). Cependant, il est à noter que les données étaient agrégées, et que ces mortalités sont des moyennes sur toute la période de marquage. Ces résultats ne prennent donc pas en compte les évolutions temporelles. De plus, le nombre de marques recapturées par la pêche récréative est faible. Ainsi, ces valeurs sont plus indicatives que de vraies estimations de la mortalité par pêche récréative, mais elles montrent bien que la pêche récréative est non négligeable pour ce stock. La variation saisonnière pourrait aussi être importante à considérer dans le cas de la mise en place d'un modèle spatio-temporel.

4.3 Recommandations et hypothèses

4.3.1 Remise en cause des hypothèses

La première hypothèse est que les données de présence sont connues sans incertitude, or, ce n'est pas le cas. Ces données sont issues d'un modèle de géolocalisation (Woillez et al., 2016), dont la validation repose sur la ré-estimation de trajectoires simulées et la sensibilité aux paramètres (coefficient de diffusion, erreurs d'observation, connaissance de la position de recapture ou non) a pu être évaluée. Ces reconstructions présentent donc des incertitudes. Elles sont d'autant plus importantes que la qualité des reconstructions des trajectoires individuelles dépend aussi de la justesse des champs de référence utilisés et de leur résolution (Nielsen et al., 2019). Ces aspects n'ont malheureusement pas été évalués, et il manque des données de présence, par exemple avec de la télémétrie acoustique, pour faire une réelle validation (Liu et al., 2017).

L'hypothèse suivante, qui est une hypothèse forte, est que les individus marqués sont représentatifs de l'ensemble de la population. Ici, ni le temps nécessaire pour que les poissons marqués se mélangent à la population, ni le possible effet du marquage sur le comportement des individus n'ont été pris en compte. Néanmoins, le marquage ne semble pas trop affecter la mortalité des bars (De Pontual et al., 2017).

L'hypothèse d'une loi multinomiale implique que les migrations et les captures sont indépendantes. Or, les bars se regroupent lors des périodes de reproduction (Dambrine et al., 2021), ce qui pourrait nuire à l'indépendance des captures. De plus, on ne sait pas si les migrations se font par homing ou par apprentissage (Dambrine et al., 2021), on ignore donc à quel point les migrations sont indépendantes.

En outre, comme les individus se déplacent dès leur marquage, le taux de migration « été » est appliqué sur chaque campagne dès le marquage, puis une nouvelle fois à la fin du premier pas de temps. Cela est discutable, car on applique deux fois le taux de migration censé représenter les mouvements durant tout le pas de temps. Une autre solution serait d'utiliser un autre paramètre et serait la bienvenue dans de futures analyses.

Enfin, le taux de déclaration des captures est ici considéré à 100%, ce qui est une hypothèse forte. La prise en compte du taux de déclaration des recaptures est important pour estimer correctement les mortalités (Schwarz et al., 1993; Polacheck et al., 2006), et devra être considéré dans des analyses futures.

4.3.2 Limites du jeu de données disponibles

Trop de paramètres estimés pour trop peu de données, c'est à dire trop peu de recaptures, est un problème récurrent dans les modèles de marquage-recapture (Morris et al., 2006). Ici, le QAIC sélectionne les modèles avec le moins de paramètres. On voit aussi la grande sensibilité de l'estimation des mortalités à la discrétisation trimestrielle : alors que les modèles trimestriels expliquent mieux les mouvements du bar, les mortalités sont sous-estimées.

Ici le nombre de recaptures est de 286, loin des 4036 recaptures utilisées pour le modèle de Lecomte et al. (2020), ou encore des 6000 recaptures utilisées par Kleiber et al. (1987). Cependant, dans cette étude, les positions des individus sont connues grâce aux reconstructions

de trajectoires. Si dans leur étude, Whitlock et al. (2012) utilisent 270 recaptures afin d'estimer les mortalités par pêche et la mortalité naturelle du thon rouge, l'étude de Bolle et al. (2005) montre la difficulté d'étudier les migrations si le nombre de trajectoires est trop faible.

Ainsi, certains modèles ajustés dans cette étude semblent surparamétrés compte tenu du jeu de données disponibles.

4.3.3 Recommandations sur les données

Avoir plus de données pourrait permettre d'améliorer la précision des estimations, notamment pour les modèles les plus complexes. Néanmoins, développer des campagnes de marquage avec des marques électroniques est coûteux et lourd en manutention (De Pontual et al., 2017), et les campagnes dont il est question ici présentent déjà un bon taux de recapture. Une solution pourrait être, en plus du marquage avec des marques électroniques, de marquer une partie des individus avec des marques plus traditionnelles comme des marques spaghetti. Cela permettrait d'avoir des données de recaptures en plus, mais il faudrait prendre en compte le risque de sous-estimer les taux de migration sachant que le bar présente une fidélité aux sites de reproduction en hiver et d'alimentation en été (De Pontual et al., 2019).

L'utilisation de données d'autres natures, comme celles des évaluations du CIEM, est intéressante et permettrait d'avoir différentes sources de données pour estimer certains paramètres comme les mortalités par pêche. Enfin, une autre approche de modélisation, permettant justement d'incorporer d'autres données ou connaissances, comme un modèle en bayésien, pourrait aussi aider pour cette analyse.

5 Conclusion :

Cette étude montre la possibilité d'étudier des paramètres de migration et de mortalité par pêche à l'échelle de la population de bar grâce à des données de mouvement individuel reconstruit à partir de marque électronique et d'un modèle spatialisé décrivant la dynamique de poissons marqués.

Les résultats indiquent que 10 à 30% des bars du stock nord migreraient vers le Sud en hiver pour se reproduire, période où la mortalité par pêche est plus importante dans le Sud. Il apparaît donc essentiel de prendre en compte ces mouvements dans les évaluations de stock. Tout comme les études précédentes, cette étude pointe l'importance de mieux connaître et d'incorporer la pêche récréative dans les évaluations.

Les résultats considérant une révision de la limite de stocks en adéquation avec la structure spatiale de la population atlantique révélée par des études génétiques récentes, posent question et pointent des problèmes probables dans les données.

Enfin, poursuivre les études sur les migrations des bars est nécessaire notamment en Manche, i.e. à la limite des 2 sous-populations de bar. L'intégration d'autres données telles que des données de marquage mixte électronique et conventionnel, des données de télémétrie acoustique, ou des données des modèles d'évaluation, pourrait permettre d'améliorer la précision des résultats.

Bibliographie

- Anderson DR, Burnham KP, White GC** (1994) AIC Model Selection in Overdispersed Capture-Recapture Data. *Ecology* **75**: 1780–1793
- Avelin C** (2020) Chiffres-clés des filières pêche et aquaculture en France en 2020. 41
- Berger AM, Deroba JJ, Bosley KM, Goethel DR, Langseth BJ, Schueller AM, Hanselman DH** (2021) Incoherent dimensionality in fisheries management: consequences of misaligned stock assessment and population boundaries. *ICES Journal of Marine Science* **78**: 155–171
- Bolle LJ, Hunter E, Rijnsdorp AD, Pastroors MA, Metcalfe JD, Reynolds JD** (2005) Do tagging experiments tell the truth? Using electronic tags to evaluate conventional tagging data. *ICES Journal of Marine Science* **62**: 236–246
- Buoro M, Prévost E, Gimenez O** (2010) Investigating evolutionary trade-offs in wild populations of atlantic salmon (*salmo salar*): incorporating detection probabilities and individual heterogeneity. *Evolution* **64**: 2629–2642
- Choquet R, Lebreton J-D, Gimenez O, Reboulet A-M, Pradel R** (2009) U-CARE: Utilities for performing goodness of fit tests and manipulating CApture-REcapture data. *Ecography* **32**: 1071–1074
- CNPMEM** (2016) Rapport d'activité 2016. 38
- Cowen L, Walsh S, Schwarz C, Cadigan N, Morgan J** (2009) Estimating exploitation rates of migrating yellowtail flounder (*Limanda ferruginea*) using multistate mark-recapture methods incorporating tag loss and variable reporting rates. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **66**: 1245–1255
- Dambrine C, Woillez M, Huret M, Pontual H de** (2021) Characterising Essential Fish Habitat using spatio-temporal analysis of fishery data: A case study of the European seabass spawning areas. *Fisheries Oceanography* **30**: 413–428
- De Pontual H, Lalire M, Fablet R, Laspougeas C, Garren F, Martin S, Drogou M, Woillez M** (2019) New insights into behavioural ecology of European seabass off the West Coast of France: implications at local and population scales. *ICES Journal of Marine Science* **76**: 501–515
- De Pontual H, Woillez M, Heerah K, Le Goff R, Drogou M** (2017) Projet Bargip. Action Marquage. Rapport final.
- Doyle TK, Haberlin D, Clohessy J, Bennison A, Jessopp M** (2017) Localised residency and inter-annual fidelity to coastal foraging areas may place sea bass at risk to local depletion. *Sci Rep* **7**: 45841
- Drogou M, Laurec A, Bissery C, Mahevas S, Demaneche S, Begot E, Weiss J, De Pontual H, Le Goff R** (2018) Projet Bargip Action Données professionnelles Rapport final.
- Dufour AB, Chessel D, Lobry JR** (2014) Fiche TD avec le logiciel : tdr32, Tests du Khi2. 22
- Eveson JP, Laslett GM, Polacheck T** (2009) A Spatial Model for Estimating Mortality Rates, Abundance and Movement Probabilities from Fishery Tag-Recovery Data. *In* DL Thomson, EG Cooch, MJ Conroy, eds, *Modeling Demographic Processes In Marked Populations*. Springer US, Boston, MA, pp 987–1010

- Eveson P, Basson M, Hobday A** (2012) Using electronic tag data to improve mortality and movement estimates in a tag-based spatial fisheries assessment model. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. doi: 10.1139/f2012-026
- Fournier DA, Skaug HJ, Ancheta J, Ianelli J, Magnusson A, Maunder MN, Nielsen A, Sibert J** (2012) AD Model Builder: using automatic differentiation for statistical inference of highly parameterized complex nonlinear models. *Optimization Methods and Software* **27**: 233–249
- Froese R, Pauly D, Luna S** (2019) *Dicentrarchus labrax*, European seabass : fisheries, aquaculture, gamefish. Fishbase, <https://www.fishbase.se/summary/dicentrarchus-labrax.html>
- Hartog JR, Hobday AJ, Matear R, Feng M** (2011) Habitat overlap between southern bluefin tuna and yellowfin tuna in the east coast longline fishery – implications for present and future spatial management. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* **58**: 746–752
- Heerah K, Woillez M, Fablet R, Garren F, Martin S, De Pontual H** (2017) Coupling spectral analysis and hidden Markov models for the segmentation of behavioural patterns. *Mov Ecol* **5**: 20
- Hilborn R** (1990) Determination of Fish Movement Patterns from Tag Recoveries using Maximum Likelihood Estimators. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **47**: 635–643
- Horton GE, Letcher BH, Kendall WL** (2011) A Multistate Capture–Recapture Modeling Strategy to Separate True Survival from Permanent Emigration for a Passive Integrated Transponder Tagged Population of Stream Fish. *Transactions of the American Fisheries Society* **140**: 320–333
- Hunter E, Metcalfe J, Arnold G, Reynolds J** (2004) Impacts of migratory behaviour on population structure in North Sea plaice. *Journal of Animal Ecology* **73**: 377–385
- IBPNNew 2012** (2012) Report of the Inter-Benchmark Protocol on New Species (Turbot and Seabass). 239
- ICES** (2020a) 01 2020 Report Working Group for the Bay of Biscay and the Iberian Waters Ecoregion. doi: 10.17895/ICES.PUB.6033
- ICES** (2020b) 01 WGCSE - Report of the Working Group for the Celtic Seas Ecoregion. doi: 10.17895/ICES.PUB.5978
- ICES** (2011) European seabass in the Northeast Atlantic.
- ICES** (2012) Report of the Inter-Benchmark Protocol on New Species (Turbot and Seabass) (IBPNNew 2012). 239
- ICES** (2015) ICES WGCSE REPORT. 85
- ICES** (2020c) Stock Annex: Plaice (*Pleuronectes platessa*) in Division 7.d (eastern English Channel).
- ICES** (2020d) Stock Annex: Plaice (*Pleuronectes platessa*) in Subarea 4 (North Sea) and Subdivision 20 (Skagerrak).
- ICES** (2021) Stock Annex: Herring (*Clupea harengus*) in subdivisions 20–24, spring spawners (Skagerrak, Kattegat, and western Baltic).

- Kell LT, Scott R, Hunter E** (2004) Implications for current management advice for North Sea plaice: Part I. Migration between the North Sea and English Channel. *Journal of Sea Research* **51**: 287–299
- Kleiber P, Argue AW, Kearney RE** (1987) Assessment of Pacific Skipjack Tuna (*Katsuwonus pelamis*) Resources by Estimating Standing Stock and Components of Population Turnover from Tagging Data. *Can J Fish Aquat Sci* **44**: 1122–1134
- Le Goff R, Drogou M, de Pontual H, Talidec C, Berthou P, Biseau A** (2013) Analyse des potentielles mesures de gestion du bar.
- Le Grand C, Biseau A** (2019) Etat des lieux des pêcheries - fiches "Stock." 2161
- Lebreton J-D, Burnham K, Clobert J, Anderson D** (1992) Modeling Survival and Testing Biological Hypotheses Using Marked Animals: A Unified Approach with Case Studies. *Ecological Monographs* **62**: 67–118
- Lecomte J-B, Le Pape O, Baillif H, Nevoux M, Vermard Y, Savina M, Veron M, Lehuta S, Hunter E, Rivot E** (2020) State-space modeling of multidecadal mark-recapture data reveals low adult dispersal in a nursery-dependent fish metapopulation. *Can J Fish Aquat Sci* **77**: 342–354
- Liu X, Heino M** (2014) Overlooked biological and economic implications of within-season fishery dynamics. *Can J Fish Aquat Sci* **71**: 181–188
- Mello LGS, Rose GA** (2005) Seasonal cycles in weight and condition in Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) in relation to fisheries. *ICES Journal of Marine Science* **62**: 1006–1015
- Methot RD, Wetzel CR** (2013) Stock synthesis: A biological and statistical framework for fish stock assessment and fishery management. *Fisheries Research* **142**: 86–99
- Morris S, Larracuenta A, Covino K, Mustillo M, Mattern K, Liebner D, Sheets HD** (2006) Utility of open population models: Limitations posed by parameter estimability in the study of migratory stopover. *Wilson Journal of Ornithology* **118**: 513–526
- Nielsen JK, Mueter FJ, Adkison MD, Loher T, McDermott SF, Seitz AC** (2019) Effect of study area bathymetric heterogeneity on parameterization and performance of a depth-based geolocation model for demersal fishes. *Ecological Modelling* **402**: 18–34
- Pawson MG** (1995) Fisheries research technical report number 99. 72
- Pawson MG, Pickett GD, Kelley DF** (1987) The distribution and migrations of bass, *Dicentrarchus labrax* L., in waters around England and Wales as shown by tagging. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **67**: 183–217
- Pawson MG, Pickett GD, Leballeur J, Brown M, Fritsch M** (2007) Migrations, fishery interactions, and management units of sea bass (*Dicentrarchus labrax*) in Northwest Europe. *ICES Journal of Marine Science* **64**: 332–345
- Pedersen MW, Righton D, Thygesen UH, Andersen KH, Madsen H** (2008) Geolocation of North Sea cod (*Gadus morhua*) using hidden Markov models and behavioural switching. *Can J Fish Aquat Sci* **65**: 2367–2377

- Polacheck T, Eveson JP, Laslett GM, Pollock KH, Hearn WS** (2006) Integrating catch-at-age and multiyear tagging data: a combined Brownie and Petersen estimation approach in a fishery context. *Can J Fish Aquat Sci* **63**: 534–548
- Richards SA** (2008) Dealing with overdispersed count data in applied ecology. *Journal of Applied Ecology* **45**: 218–227
- Robinet T, Roussel V, Cheze K, Gagnaire P-A** (2020) Spatial gradients of introgressed ancestry reveal cryptic connectivity patterns in a high gene flow marine fish. *Molecular Ecology* **29**: 3857–3871
- Rocklin D, Levrel H, Drogou M, Herfaut J, Veron G** (2014) Combining Telephone Surveys and Fishing Catches Self-Report: The French Sea Bass Recreational Fishery Assessment. *PLOS ONE* **9**: e87271
- RStudio Team** (2021) RStudio: Integrated Development Environment for R. RStudio. RStudio, PBC, Boston, MA
- Schwarz CJ, Schweigert JF, Arnason AN** (1993) Estimating Migration Rates Using Tag-Recovery Data. *Biometrics* **49**: 177
- Steinmetz F, Thébaud O, Blanchard F, Le Floch P, Bihel J** (2008) A bio-economic analysis of long term changes in the production of French fishing fleets operating in the Bay of Biscay. *Aquat Living Resour* **21**: 317–327
- Tanaka R** (1980) Controversial problems in advanced research on estimating population densities of small rodents. *Res Popul Ecol* **22**: 1–67
- UE** (2019) RÈGLEMENT (UE) 2019/ 472 DU PARLEMENT EUROPÉEN ET DU CONSEIL - du 19 mars 2019 - établissant un plan pluriannuel pour les stocks pêchés dans les eaux occidentales et les eaux adjacentes ainsi que pour les pêcheries exploitant ces stocks, modifiant les règlements (UE) 2016/ 1139 et (UE) 2018/ 973 et abrogeant les règlements (CE) no 811/ 2004, (CE) no 2166/ 2005, (CE) no 388/ 2006, (CE) no 509/ 2007 et (CE) no 1300/ 2008 du Conseil. 17
- Van Beveren E, Duplisea DE, Brosset P, Castonguay M** (2019) Assessment modelling approaches for stocks with spawning components, seasonal and spatial dynamics, and limited resources for data collection. *PLoS ONE* **14**: e0222472
- Whitlock R, McAllister M, Block B** (2012) Estimating fishing and natural mortality rates for Pacific bluefin tuna (*Thunnus orientalis*) using electronic tagging data. *Fisheries Research* **119–120**: 115–127
- Wuillez M, Fablet R, NGO TT, LALIRE M, Lazure P, Pontual de H** (2016) A HMM-based model to geolocate pelagic fish from high-resolution individual temperature and depth histories: European sea bass as a case study. *Ecological Modelling* **321**: 10–22

Sitographie

- Froese R, Pauly D, Luna S** (2019) *Dicentrarchus labrax*, European seabass : fisheries, aquaculture, gamefish. Fishbase, <https://www.fishbase.se/summary/dicentrarchus-labrax.html>

Annexe I : Script du modèle *Fsais_Tsais_Sem_48* :

GLOBALS_SECTION

```
#include "admodel.h"
#include <fstream>
ofstream clogf("program.log");
#define TRACE(obj) clogf<<"line "<<__LINE__<<", file "<<__FILE__<<", "<<#obj" =\n " \
<<obj<<endl<<endl;
```

DATA_SECTION

```
//Nombre de saisons :
init_int nbsais

//Nombre de sets de campagne
init_int nbcamp

//Nombre de zones
init_int nbzone

//Nombre total de marques relâchées par campagne
init_vector nbtagn(1,nbcamp)

//Nombre de pas de temps :
init_int ntime

//Nombre de recaptures par campagne zone et pas de temps :
init_3darray n_capt(1,nbcamp,1,nbzone,1,ntime)

//Nombre de poissons marqués présents par campagne, zone et pas de temps et zone :
init_3darray n_pres(1,nbcamp,1,nbzone,1,ntime)

//Vecteur indice pas de temps à laquelle débute chaque campagne
init_vector tstart(1,nbcamp)
```

PARAMETER_SECTION

```
//Taux de transfert dans la zone nord par saison :
  init_bounded_vector T1(1,nbsais,0.,1.,1)
//Taux de transfert dans la zone sud par saison :
  init_bounded_vector T2(1,nbsais,0.,1.,1)
//Mortalité par pêche dans la zone nord par saison
  init_bounded_vector log_F1(1,nbsais,-40.,0.,1)
// Mortalité par pêche dans la zone sud par saison
  init_bounded_vector log_F2(1,nbsais,-40.,0.,1)
//Probabilités de non recapture
  vector prob_capt_nr(1,nbcamp)
//Probabilité de présence des non recapturés
  vector prob_pres_nr(1,nbcamp)
//Somme des captures
  vector somme_capt(1,nbcamp)
//Somme des présences
  vector somme_pres(1,nbcamp)
//Somme probabilité de recapture
  vector somme_prob_capt(1,nbcamp)
//Somme probabilité de présence
  vector somme_prob_pres(1,nbcamp)
// Total des recaptures
  vector tot_capt(1,nbcamp)
// Probabilité de recapture par campagne, zone et pas de temps
  3darray prob_capt(1,nbcamp,1,nbzone,1,ntime)
//Probabilité de presence par camapgne et pas de temps
  3darray prob_pres(1,nbcamp,1,nbzone,1,ntime)
// Mortalité zone nord
  vector F1(1,nbsais)
// Mortalité zone sud
  vector F2(1,nbsais)
```

objective_function_value func

PRELIMINARY_CALCS_SECTION // initialisation des paramètres

T1(1)=0.5;//zone nord été

T1(2)=0.5;//zone nord hiver

T2(1)=0.5;//zone sud été

T2(2)=0.5;//zone sud hiver

log_F1(1)=log(0.2); //zone nord été

log_F2(1)=log(0.2); //zone nord hiver

log_F1(2)=log(0.2); //zone sud été

log_F2(2)=log(0.2); //zone sud hiver

for(int t=1;t<=ntime;t++)

{

 for(int z=1;z<=nbzone;z++)

 {

 for(int c=1;c<=nbcamp;c++)

 {

 tot_capt(c)+=n_capt(c,z,t);

 }

 }

}

RUNTIME_SECTION

maximum_function_evaluations 3000,4000,10000

PROCEDURE_SECTION

 get_probability_of_recovery();

 evaluate_the_objective_function();

FUNCTION get_probability_of_recovery

 int c,t,z,s;

```

dvariable ex1,ex2,temp1,temp2,M,surv_temp1,surv_temp2;
dvar_vector surv1(1,nbcamp), surv2(1,nbcamp);
M=0.12;//donnée ICES

for(s=1;s<=nbsais;s++)
{
    F1(s)=exp(log_F1(s)); //initialisation mortalité zone nord
    F2(s)=exp(log_F2(s)); //initialisation mortalité zone sud
}

for(c=1;c<=nbcamp;c++)//initialisation somme probabilité
{
    somme_prob_capt(c)=0;
    somme_prob_pres(c)=0;
}

for(c=1;c<=6;c++)//campagnes nord
{
    surv1(c)=1-T1(1); // survivants en zone nord campagne nord
    surv2(c)=T1(1); // survivants en zone sud campagne nord
}

for(c=7;c<=nbcamp;c++)//campagne sud
{
    surv1(c)=T2(1); // survivants en zone nord campagne sud
    surv2(c)=1-T2(1); // survivants en zone sud campagne sud
}

for(c=1;c<=nbcamp;c++)
{
    for (t=tstart(c);t<=ntime;t++) // boucle sur les pas de temps
    {
        if (t%2==0)

```

```

{//hiver
    ex1=exp(-F1(2)-M); // taux de survie en zone 1
    ex2=exp(-F2(2)-M); // taux de survie en zone 2

    temp1 =F1(2)*(1-ex1)/(F1(2)+M);/// taux de captures en zone 1
    temp2 =F2(2)*(1-ex2)/(F2(2)+M);/// taux de captures en zone 2
}
else
{//été
    ex1=exp(-F1(1)-M); // taux de survie en zone nord
    ex2=exp(-F2(1)-M); // taux de survie en zone sud
    temp1 =F1(1)*(1-ex1)/(F1(1)+M);/// taux de captures en zone nord
    temp2 =F2(1)*(1-ex2)/(F2(1)+M);/// taux de captures en zone sud
}

    prob_capt(c,1,t) = surv1(c)*temp1;//probabilité de capture en zone nord
temps t

    prob_capt(c,2,t) = surv2(c)*temp2;//probabilité de capture en zone sud
temps t

    prob_pres(c,1,t) = surv1(c)/(surv1(c)+surv2(c));//survie en zone nord
    prob_pres(c,2,t) = surv2(c)/(surv1(c)+surv2(c));//survie en zone sud

if (t%2==0)
{//hiver
    surv_temp1=surv1(c)*ex1*(1-T1(2))+surv2(c)*ex2*T2(2);
    //Survivant dans la zone nord de la campagne c
    surv_temp2=surv1(c)*ex1*T1(2)+surv2(c)*ex2*(1-T2(2));
    //Survivant dans la zone sud de la campagne c
}
else
{//été
    surv_temp1=surv1(c)*ex1*(1-T1(1))+surv2(c)*ex2*T2(1);
    //Survivant dans la zone nord de la campagne c

```

```

        surv_temp2=surv1(c)*ex1*T1(1)+surv2(c)*ex2*(1-T2(1));
        //Survivant dans la zone sud de la campagne c
    }

    surv1(c)=surv_temp1;
    surv2(c)=surv_temp2;
    somme_prob_capt(c) += prob_capt(c,1,t)+prob_capt(c,2,t);
    somme_prob_pres(c) += prob_pres(c,1,t)+prob_pres(c,2,t);
} // boucle sur les pas de temps
prob_capt_nr(c) = 1-somme_prob_capt(c);
prob_pres_nr(c) = 1-somme_prob_pres(c);
} //boucle campagne

```

FUNCTION evaluate_the_objective_function //Vraisemblance

```

int c,z,t;
// Pour les captures
for(c=1;c<=nbcamp;c++)
{
    for(z=1;z<=nbzone;z++)
    {
        for(t=tstart(c);t<=ntime;t++)
        {
            if(prob_capt(c,z,t) > 0.0)
                func -= n_capt(c,z,t)*log(prob_capt(c,z,t));
        }
    }
    if(prob_capt_nr(c) > 0.0)
        func+=(nbtag(c)-tot_capt(c))*log(prob_capt_nr(c));
}
//Pour la présence
for(c=1;c<=nbcamp;c++)

```

```

{
    for(z=1;z<=nbzone;z++)
    {
        for(t=tstart(c);t<=ntime;t++)
        {
            if(prob_pres(c,z,t) > 0.0)
                func -= n_pres(c,z,t)*log(prob_pres(c,z,t));
        }
    }
}

```

REPORT_SECTION

```

for(int c=1;c<=nbcamp;c++)
{
    for(int z=1;z<=nbzone;z++)
    {
        report << "#proba_de_captures" << c << z << endl;
        for(int t=1;t<=ntime;t++)
        {
            report << prob_capt(c,z,t) << " ";
        }
        report << endl;
    }
}

for(int c=1;c<=nbcamp;c++)
{
    for(int z=1;z<=nbzone;z++)
    {
        report << "#proba_de_presence" << c << z << endl;

```

```
    for(int t=1;t<=ntime;t++)  
    {  
    report << prob_pres(c,z,t) << " ";  
    }  
    report << endl;  
    }  
    }
```

TOP_OF_MAIN_SECTION

```
gradient_structure::set_MAX_NVAR_OFFSET(1000);  
gradient_structure::set_GRADSTACK_BUFFER_SIZE(100000);  
gradient_structure::set_CMPDIF_BUFFER_SIZE(1000000);
```

Annexe II : Répartition journalière des individus marqués pour chaque site

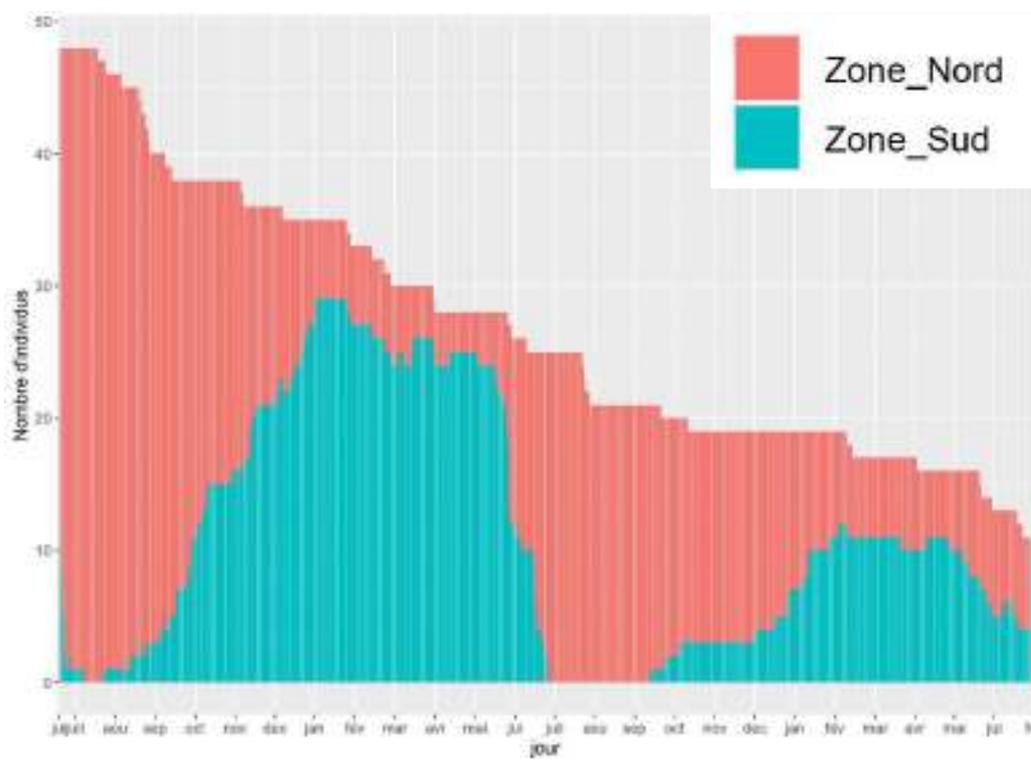


Fig. 1 : Répartition journalière des individus marqués à Audierne

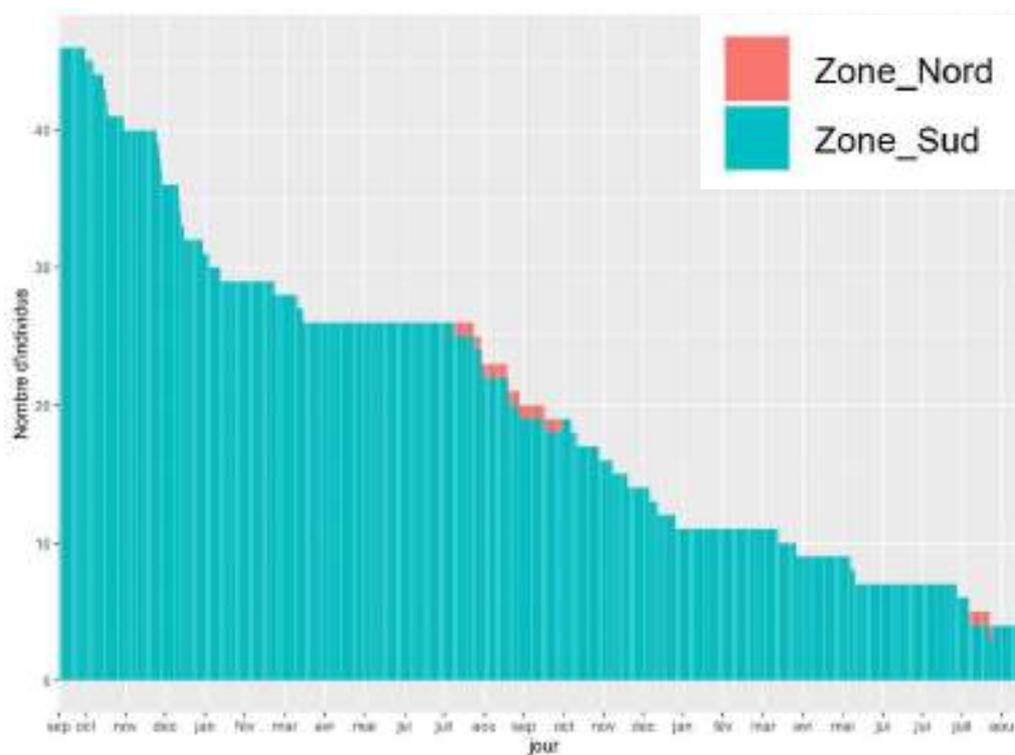


Fig. 2 : Répartition journalière des individus marqués à Capbreton

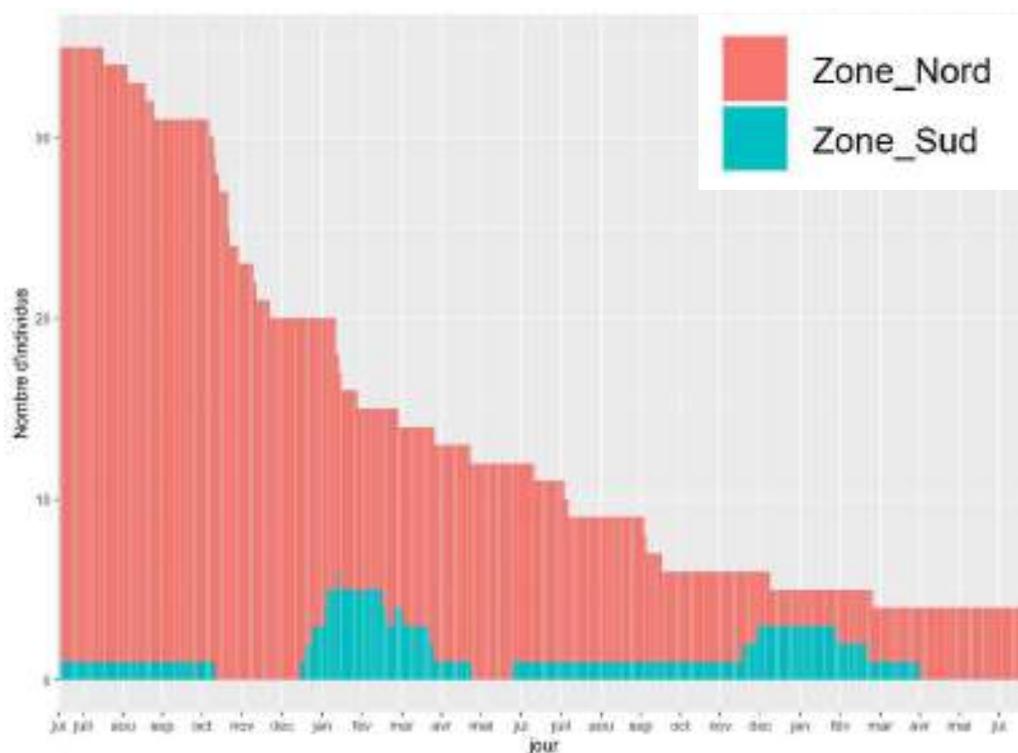


Fig. 3 : Répartition journalière des individus marqués à Dunkerque

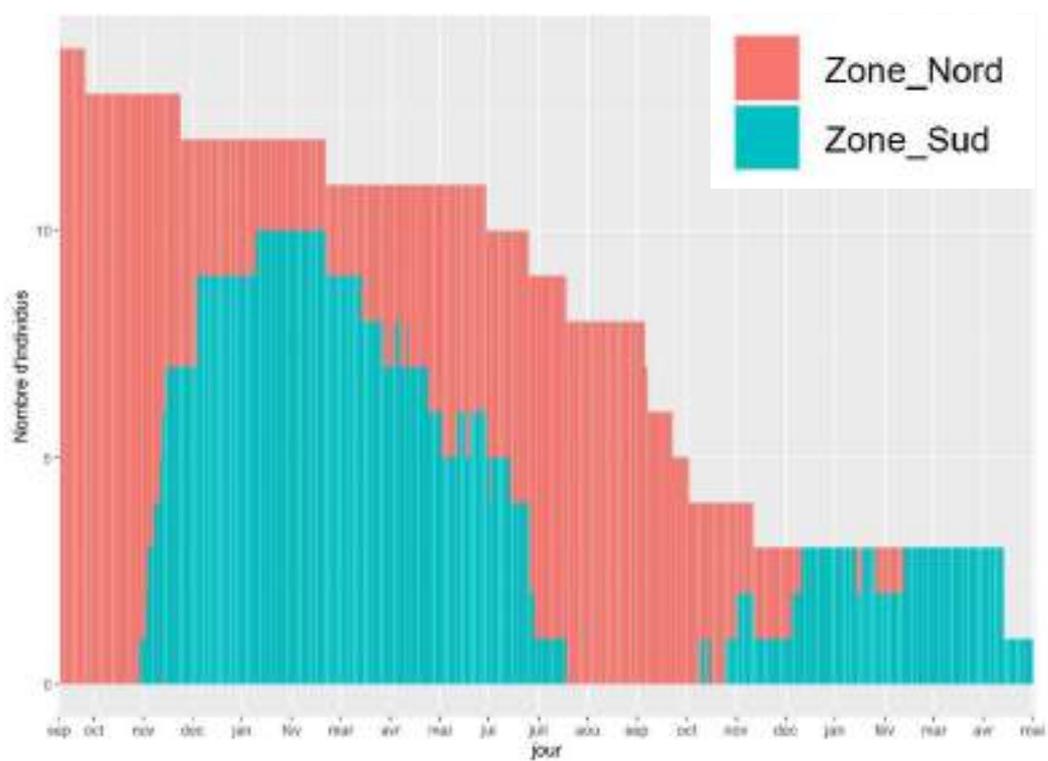


Fig. 4 : Répartition journalière des individus marqués à Ouessant

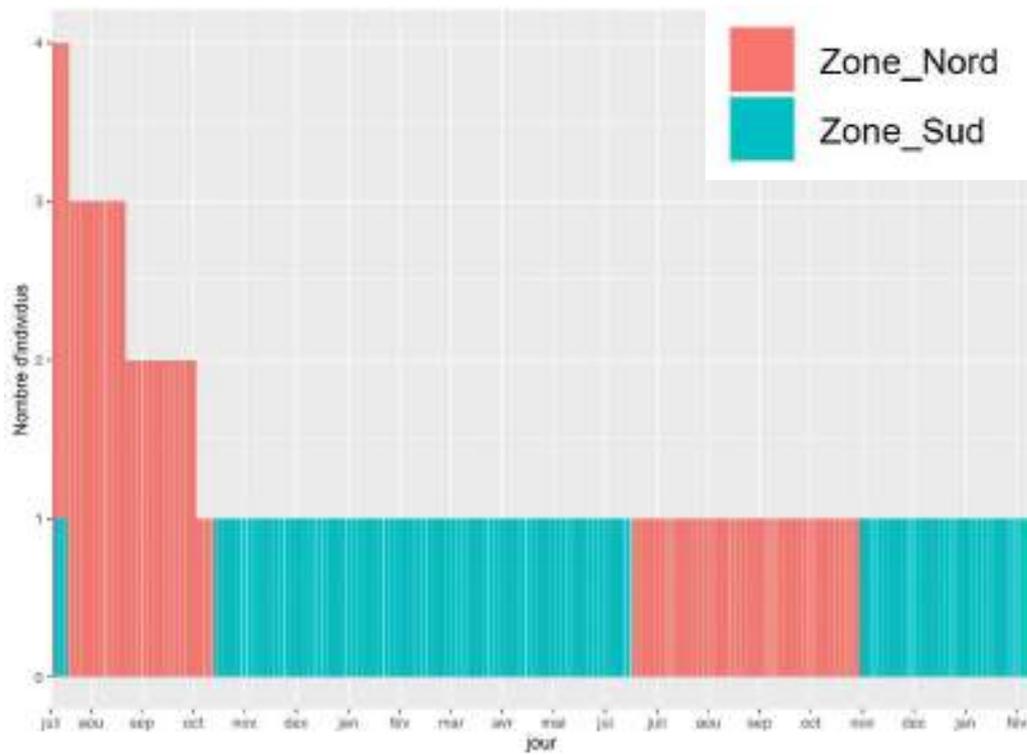


Fig. 5 : Répartition journalière des individus marqués à Raz de Sein



Fig. 6 : Répartition journalière des individus marqués à Ouessant

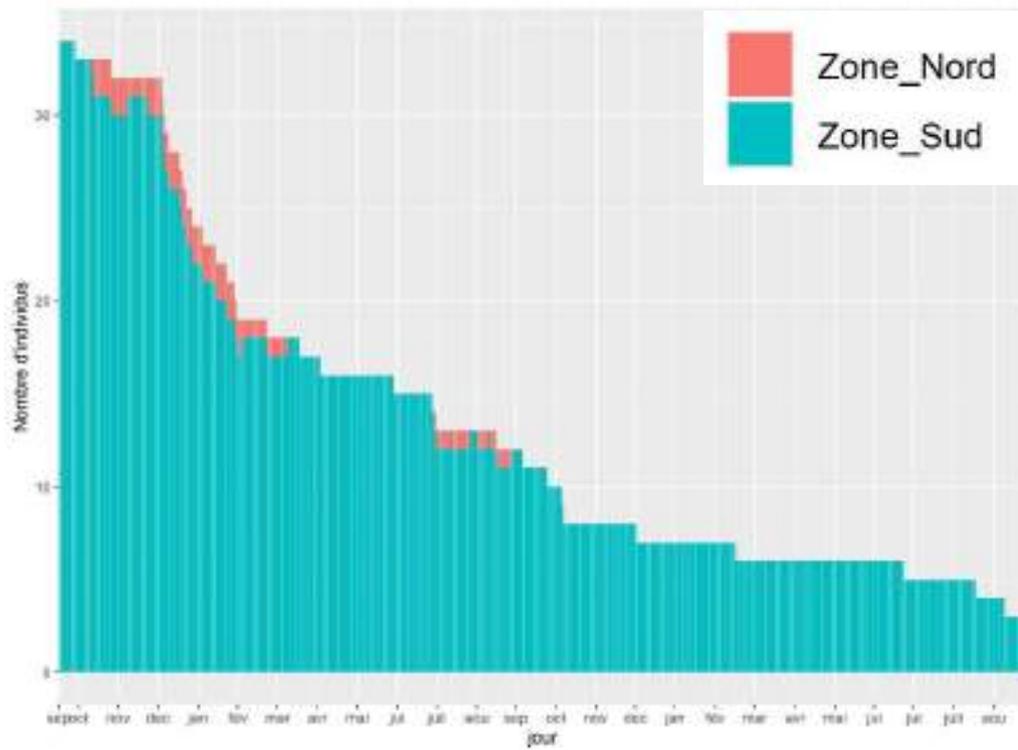


Fig. 7 : Répartition journalière des individus marqués à Ile d'Oléron

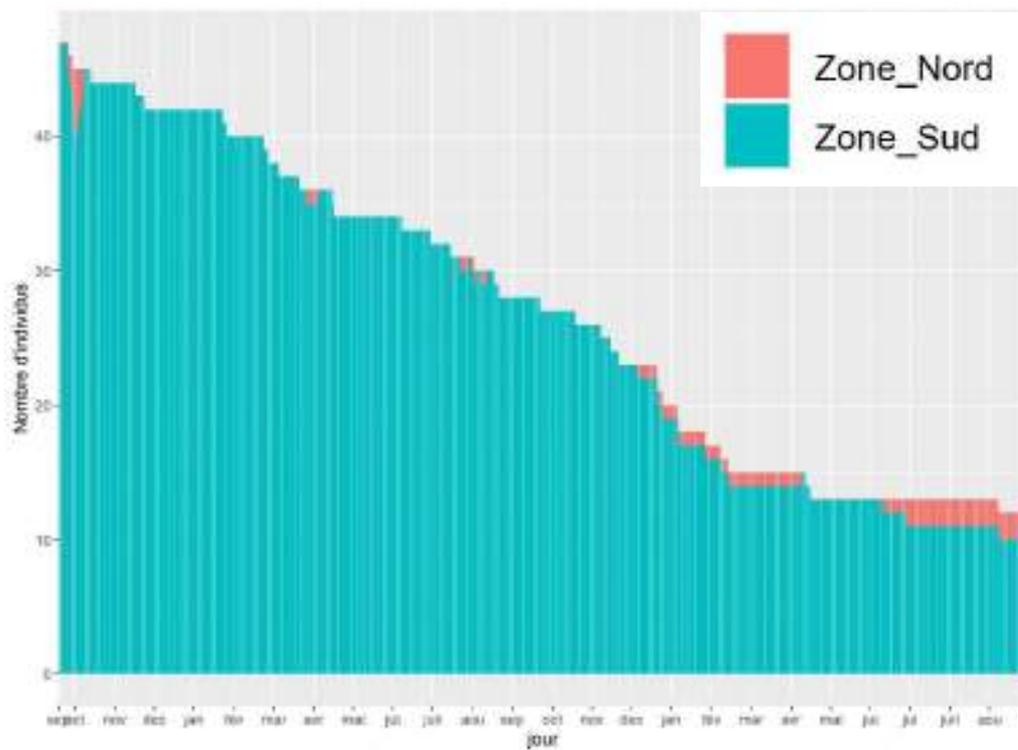


Fig. 8 : Répartition journalière des individus marqués à La Turballe

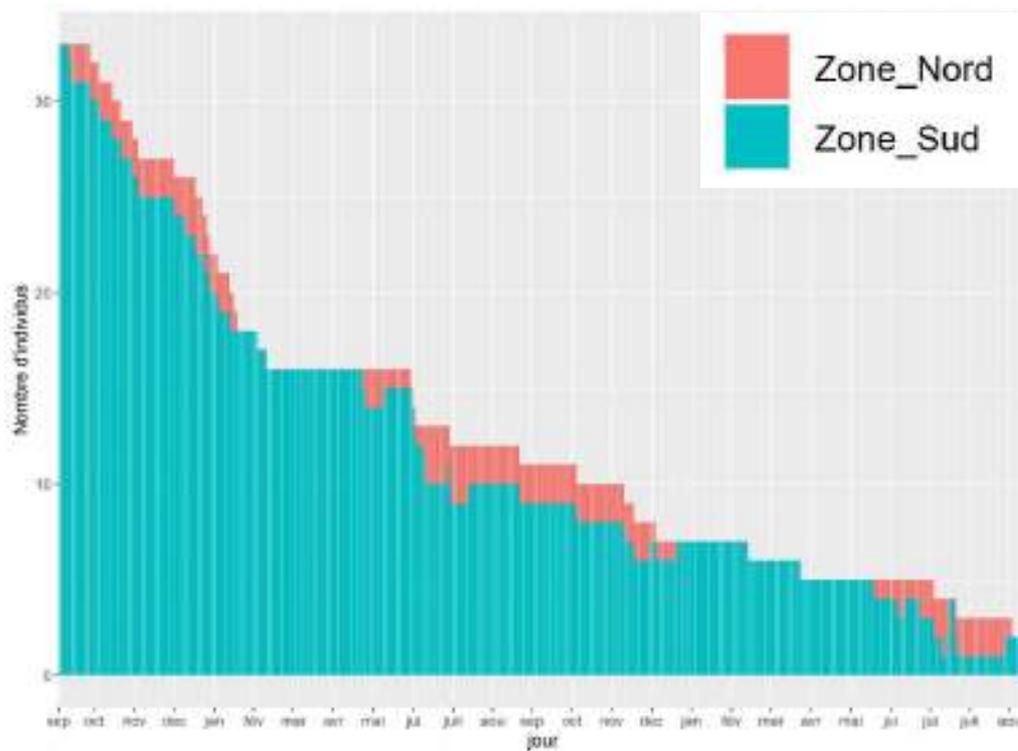


Fig. 9 : Répartition journalière des individus marqués à Noirmoutier

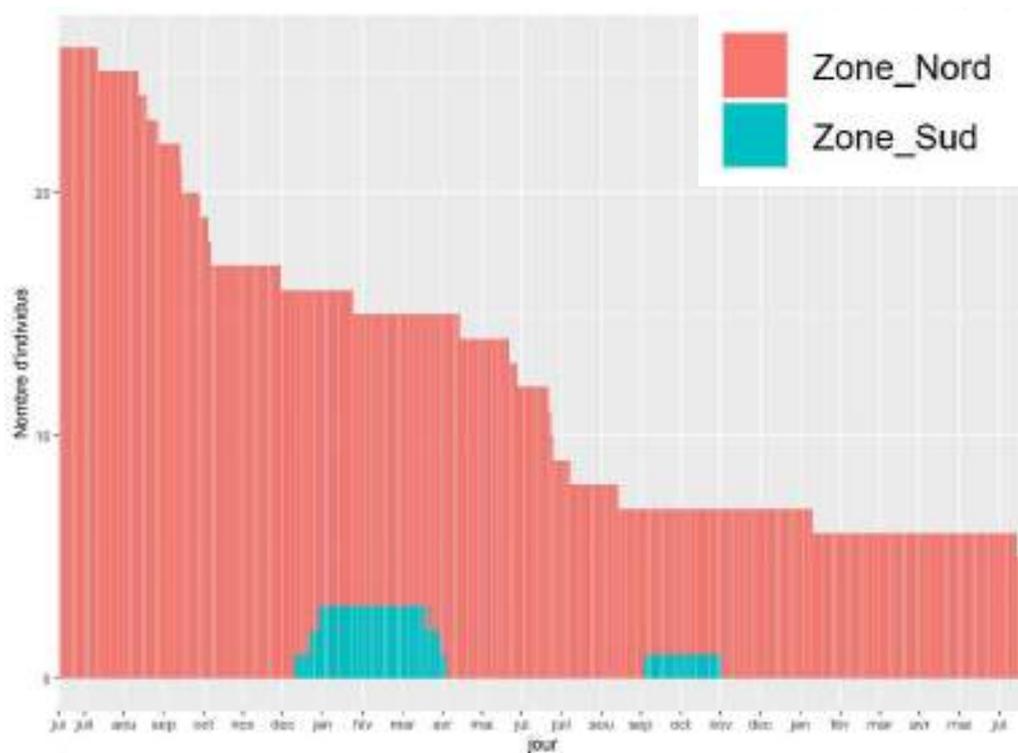


Fig. 10 : Répartition journalière des individus marqués à Port en Bessin

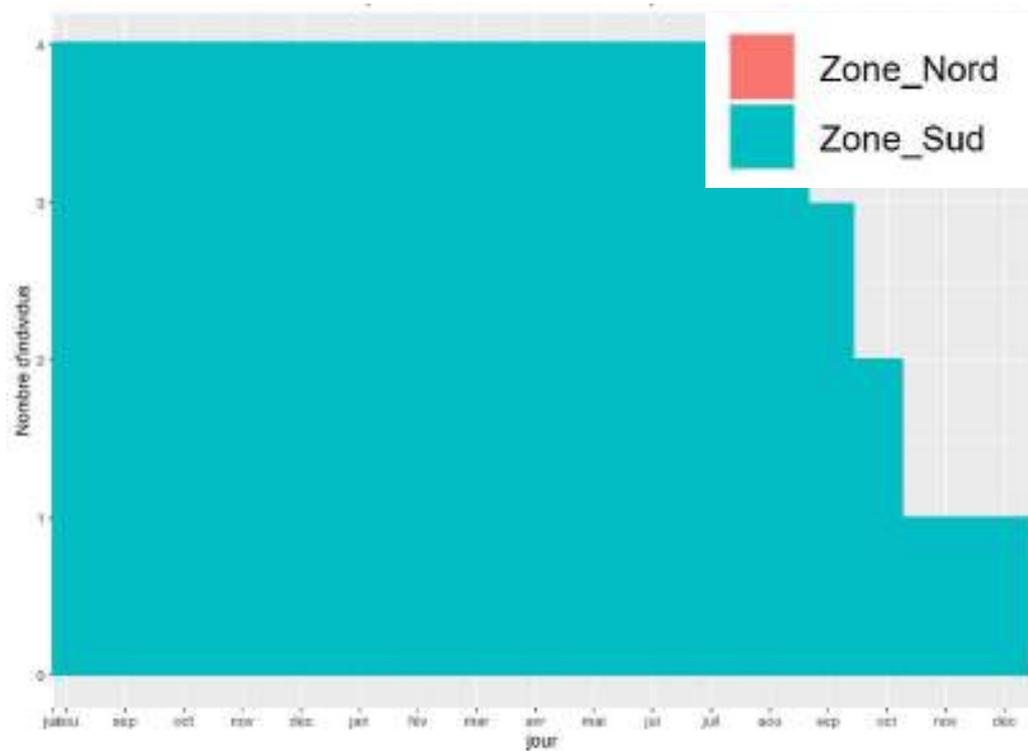


Fig. 11 : Répartition journalière des individus marqués à Pornichet

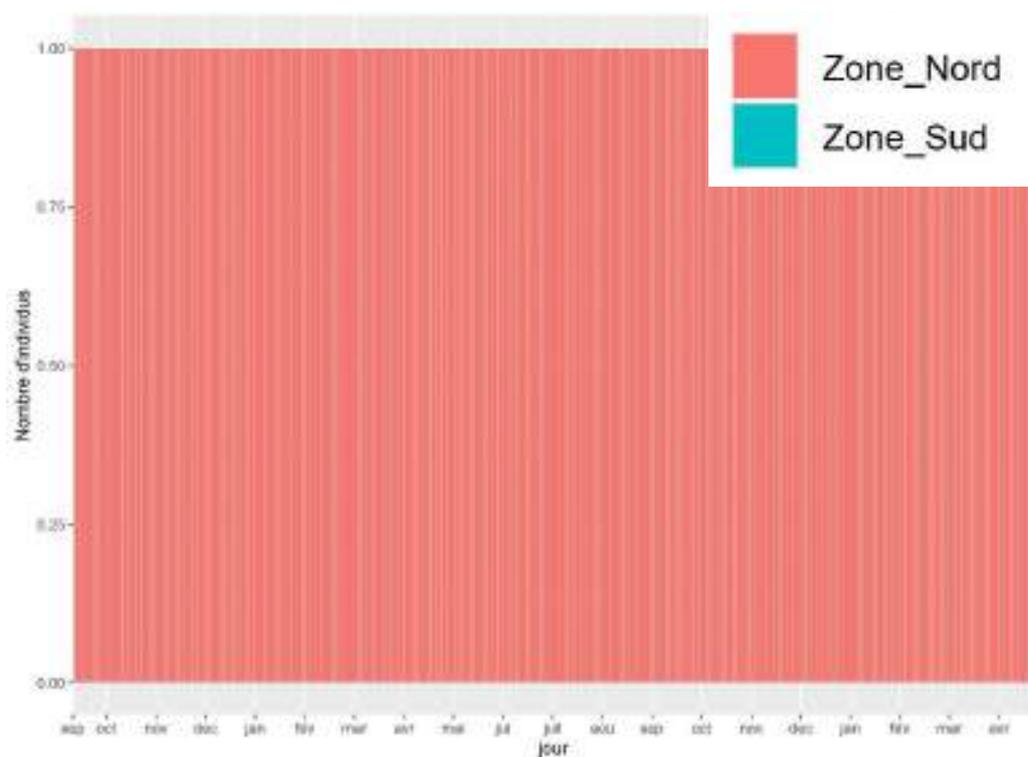


Fig. 12 : Répartition journalière des individus marqués à Saint Malo

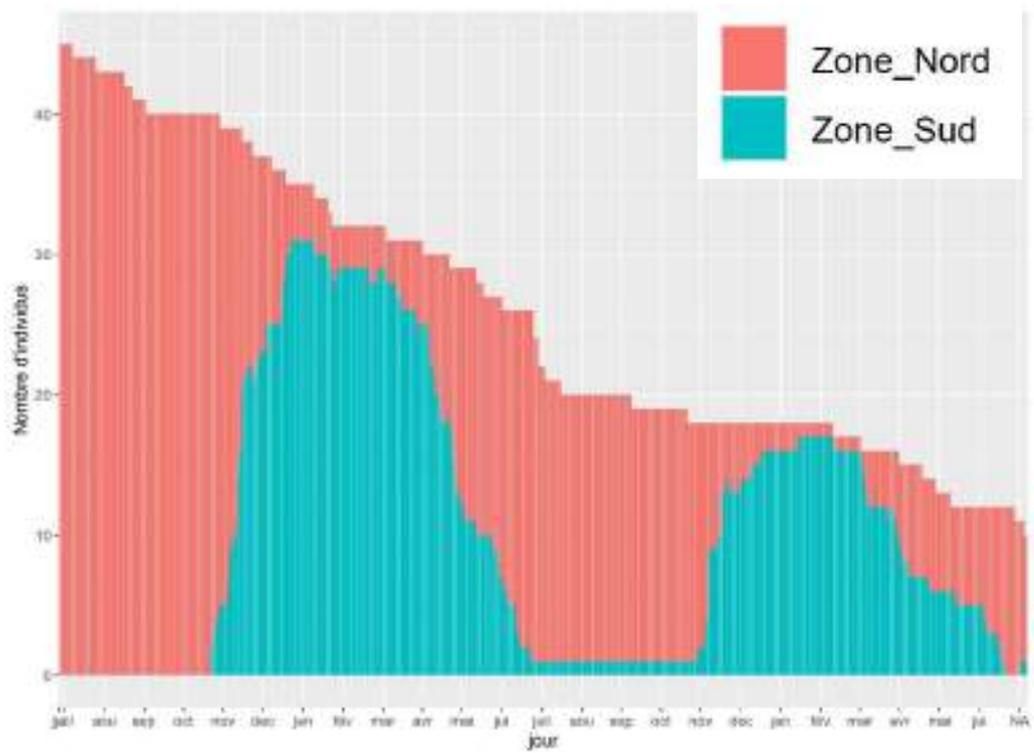


Fig. 13 : Répartition journalière des individus marqués à Saint Quay

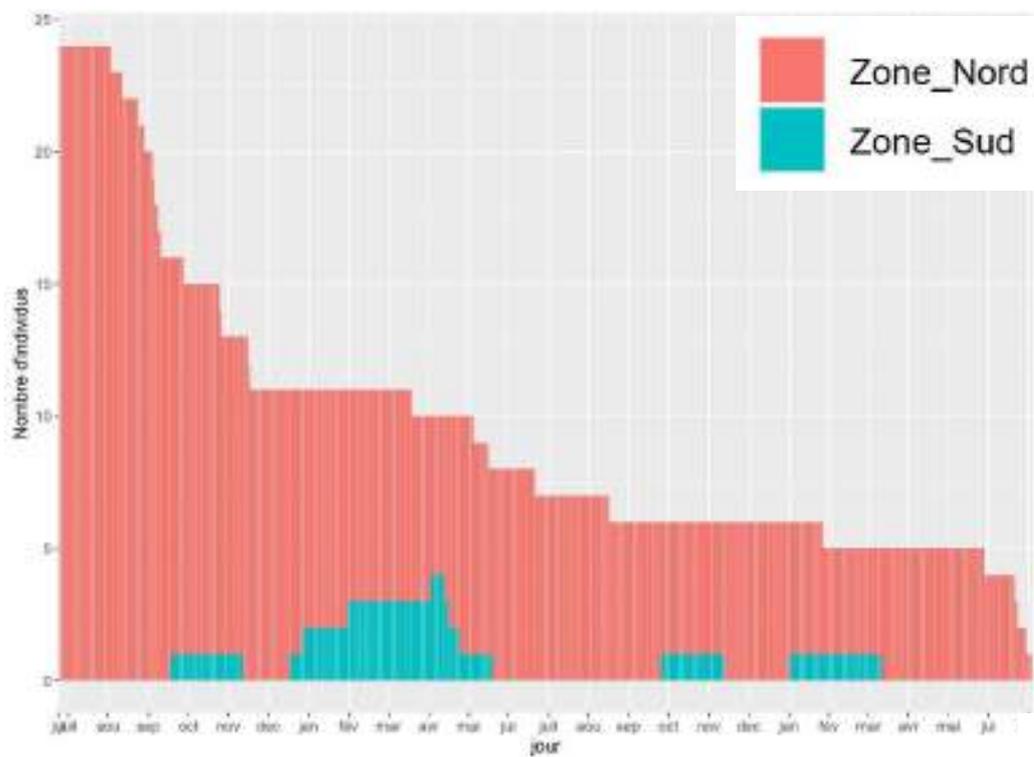


Fig. 14 : Répartition journalière des individus marqués à Saint Vaast

 	Diplôme : Spécialité : Ingénieur agronome Spécialisation / option : Sciences halieutiques et aquacoles (REA) Enseignant référent : Etienne Rivot
Auteur(s) : Lheureux Edel Date de naissance* : 21/09/1998	Organisme d'accueil : Ifremer Adresse : Laboratoire de Biologie Halieutique Centre de Bretagne
Nb pages : 65 Annexe(s) : 2	CS 10070
Année de soutenance : 2021	29280 Plouzané Maître de stage : Woillez Mathieu, Bertignac Michel
Titre français : Estimation des taux de migration et de mortalité à partir de marques électroniques : Vers un modèle d'évaluation spatialisé des stocks de bar européen ? Titre anglais: Using data storage tag to estimate migration and mortality rate: Is it necessary to use a spatial model for sea bass stocks assessment?	
Résumé (1600 caractères maximum) : Les récentes inquiétudes quant à l'état de la population de bar européen (<i>Dicentrarchus labrax</i>) ont révélé le manque de connaissances sur cette espèce. Le Conseil International pour l'Exploration de la Mer (CIEM) considère quatre stocks, mais cette définition s'est faite sur des critères pratiques et non écologiques. Afin de mieux comprendre la structure spatiale de la population sur les côtes françaises, des campagnes de marquage avec des marques électroniques ont été menées. Ces données, grâce à un modèle de géolocalisation, ont permis de reconstruire les trajectoires individuelles. Ces données de trajectoires ont été utilisées dans un modèle de dynamique de population spatialisé afin d'estimer les taux de migration entre le stock « Mer du Nord, Manche, Mer Celtique et Mer d'Irlande » et le stock « Golfe de Gascogne » (GdG) et les taux de mortalité par pêche F dans les différentes zones. Les résultats montrent que 10 à 30% des bars en Manche migrent vers le GdG en hiver, saison où F semble plus fort dans le GdG qu'en Manche. Ainsi, les bars qui migrent sont confrontés à des F plus forts que ceux considérés par le CIEM. Il faut donc prendre en compte ces mouvements dans les évaluations de stocks ou réviser cette limite de stocks en fonction de résultats récents en génétique. Même si les marques électroniques sont informatives, un nombre important de données reste primordial pour la précision des estimations. Des études avec des données supplémentaires comme celles de marquage traditionnel pourraient permettre d'affiner les estimations des taux de migration du bar.	
Abstract (1600 caractères maximum) : Recent concerns about the state of the populations of European sea bass (<i>Dicentrarchus labrax</i>) pointed out the lack of knowledge about this species. The International Council for the Exploration of the Sea (ICES) assumes there are four stocks, but these limits are more functional than based on ecological studies. To better understand the spatial structure of the population on the French coast, a tagging experiment was carried out with data storage tag. These data were used in a geolocation model to reconstruct individual trajectories. These trajectories data have been used into a spatial population dynamic model to estimate migration rates between the "North Sea, Channel, Celtic sea and Irish Sea" stock and the "Bay of Biscay" (BoB) stock, and fishing mortality F in the different zones. The results show that 10 to 30% of sea bass from the Channel migrate to the BoB during winter, season where F seems higher in BoB then in the Channel. Thus, individuals that migrate to the South are confronted to a more important F than expected. These results advocate for a better consideration of sea bass movements in stocks assessment or a revision of the current stocks limit in function of the recent genetic results. This study also shows that even if data storage tag are very useful, a substantial number of data is important to have a good precision. Further studies with supplementary data as tag-recapture data may help to refine estimates of sea bass migration rates.	
Mots-clés : <i>Dicentrarchus labrax</i> , modèle de population spatialisé, marquage-recapture, marques électroniques, migration Key Words: <i>Dicentrarchus labrax</i> , spatial tag-recapture model, tagging-recapture, data storage tag, migration	