

N° d'ordre: 2005-26
N° de série: H-64

THESE

présentée devant

L'ÉCOLE NATIONALE SUPÉRIEURE AGRONOMIQUE DE RENNES

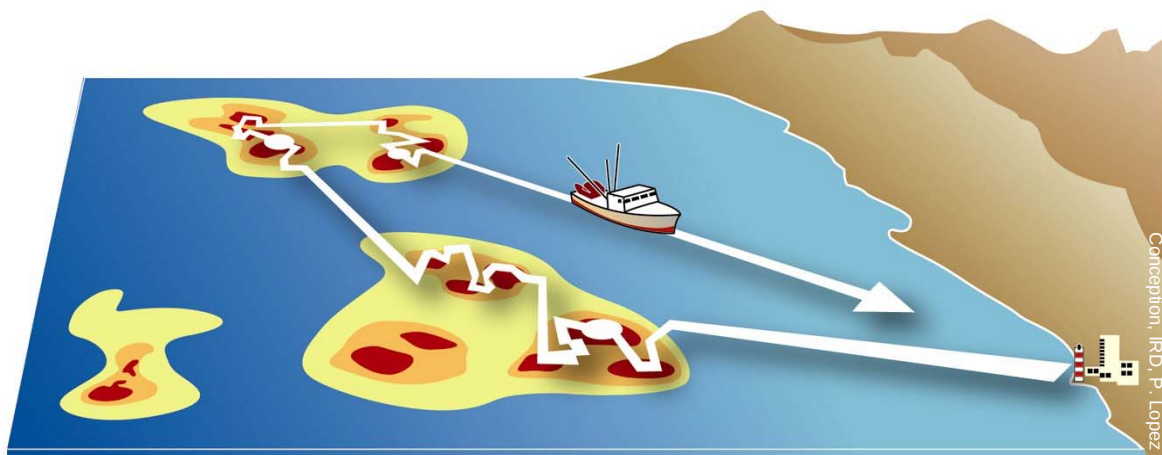
POUR OBTENIR LE TITRE DE DOCTEUR DE L'ENSAR

Mention : HALIEUTIQUE

par

Sophie LANCO BERTRAND

ANALYSE COMPAREE DES DYNAMIQUES SPATIALES
DES POISSONS ET DES PECHEURS:
MOUVEMENTS ET DISTRIBUTIONS DANS LA PECHERIE
D'ANCHOIS (*ENGRAULIS RINGENS*) DU PEROU



Préparée au laboratoire



Soutenue le 17 novembre 2005 devant le jury composé de :
M. Nicolas Bez, Examineur, Chargé de Recherches, IRD.
M. Patrice Cayré, Examineur, Directeur du département ressources vivantes, IRD.
M. Jean-Louis Deneubourg, Rapporteur, Professeur, Université Libre de Bruxelles.
M. Serge Garcia, Président, Directeur du département des pêches, FAO.
M. Didier Gascuel, Professeur responsable, Professeur, ENSAR.
M. François Gerlotto, Directeur de thèse, Directeur de Recherches, IRD.
M. Dave Reid, Rapporteur, Directeur de Recherches, Marine Laboratory of Aberdeen.

À ma famille, pour son soutien et son intérêt pour mes projets

À mes chères côtes bretonnes, pour leurs tempêtes, l'odeur et la vie de leurs estrans

À Arnaud, pour rendre la vie belle.



© Sanséau

...il y a cette mer, attirante et mystérieuse, rythmée... flux, reflux... calme, furie... mouvement... vie. Hervé Hamon¹ a trouvé les mots pour décrire ce 'Besoin de mer' si étrange qu'il suffit de L'A savoir là, à côté, pour se sentir apaisé. En somme, je fais partie de ces intoxiqués dont la vie n'a d'autre solution que de s'organiser autour de la mer : patauger au bord, voguer dessus, plonger dedans, penser à.

Ensuite, il y a la science, le comment ça marche, le pourquoi... Enfant, j'ai plus d'une fois usé la patience de mes parents à force de questions de ce type... J'ai maintenant trouvé dans le monde de la recherche un espace et des camarades de jeu pour satisfaire cette curiosité...

Et puis, il y a l'aventure du doctorat. Trois ans de recherche, trois ans de vie auxquels des tas de gens prennent part. Beaucoup de bonnes fées se sont penchées sur le berceau de cette thèse et je souhaite leur adresser ici un grand merci.

Merci profondément François (Gerlotto) pour tout (je sais, tu n'avais peut être jamais imaginé ressembler à une fée, mais tu vois, tout arrive!)... Pour avoir rendu cette aventure non seulement possible mais surtout 'franchement chouette'; merci pour cette grande curiosité scientifique, pour ce regard qui ne se fatigue pas de briller en regardant bouger des bancs de poissons, pour cette créativité, pour cette ouverture d'esprit, pour cette énergie, pour cet amour de la science. C'est peut être ça le message le plus important que peut transmettre un directeur de thèse: cultiver la passion de la compréhension du monde qui nous entoure. Merci aussi pour cette grande confiance et cette grande liberté que tu m'as accordées, tu sais à quel point cela compte pour moi. Et puis aussi... merci pour avoir entrouvert quelques fenêtres sur les mondes de la marine à voile, de l'histoire de la Savoie, ou du vin de Bourgogne (d'ailleurs je crois que je manque toujours cruellement de pratique sur ce dernier point!). J'adresse aussi ici une mention spéciale à Marcelle (Gerlotto), pour ses encouragements à me lancer dans cette aventure alors que j'hésitais encore sur le pas de la porte. Rendez-vous à Lima pour la suite de nos aventures!

Merci Didier (Gascuel) pour avoir accepté la double casquette de co-directeur de thèse et de professeur responsable (bon, ça fait un peu convenu, ça, non?). En fait, j'ai surtout ici envie de te remercier pour toutes ces années (Agro, DEA, Thèse) où tu as su être là, disponible et efficace aux bons moments, pour ta confiance et ta bienveillance vis-à-vis de mes projets, pour la qualité de tes conseils.

Cette thèse doit beaucoup aux gens de l'Institut de la mer péruvien (IMARPE) qui m'ont réservé un accueil particulièrement chaleureux, m'ont fait découvrir leur écosystème avec intelligence, m'ont accordé une grande confiance et ont finalement rendu possible la réalisation de mes travaux. J'adresse toute ma reconnaissance à Mariano Gutiérrez, Miguel Niquen, Erich Diaz, Marilu Bouchón et Renato Guevarra, mais aussi d'une façon plus générale à tous les membres des laboratoires 'recursos pelagicos' et 'pesca' avec qui j'ai eu le plaisir de travailler. Tout cela n'est qu'un début, à très bientôt 'queridos amigos'...

Merci beaucoup Nicolas (Bez); arrivé dans le déroulement de cette thèse presque 'par hasard' ou par un coup de baguette magique plutôt,... je ne t'en dois pas moins un sacré paquet de choses... merci pour ces heures de réflexions communes sur l'intérêt et les limites d'application de la géostatistique ou des fractales en analyse spatiale, pour la pertinence et la rigueur de ton analyse méthodologique, pour ton enthousiasme face à de nouvelles questions, de nouveaux projets, pour ton temps jamais compté, pour ta générosité, et aussi pour une bonne dose d'humanité et d'empathie.

1. H. Hamon, 1997, *Besoin de mer*, éditions Seuil.

Merci, Arnaud (Bertrand), pour tenir la palme de celui qui aura le plus lu et relu cette thèse, pour toutes ces discussions scientifiques que nous tentons tant bien que mal de circonscrire à notre vie professionnelle, pour toute cette aide multiforme au quotidien; merci aussi et surtout pour ce mélange de respect de mes choix professionnels et de soutien inconditionnel dans leur réalisation.

Beaucoup d'autres 'fées', barbues ou non, ont contribué de multiples façons à la réalisation de cette thèse. Merci Pierre (Fréon) pour m'avoir accueillie dans ton unité de recherche, pour tes gros travaux de relecture de mon manuscrit, pour tes conseils avisés et pour tes mots de soutien lorsque cela a été nécessaire. Merci Philippe (Cury) pour m'avoir accueillie dans de si bonnes conditions au CRJH, pour ta bienveillance et toi aussi pour ton important travail de relecture. Merci à Daniel Gaertner, Stéphanie Mahévas, et Pierre Petitgas de s'être joints à François Gerlotto, Nicolas Bez, Didier Gascuel et Pierre Fréon pour me faire profiter de leurs précieux conseils au sein de mon comité de thèse. J'adresse également un très sincère remerciement à tous les membres de mon jury de thèse pour l'intérêt qu'ils ont bien voulu porter à mon travail: merci à Serge Garcia pour avoir présidé ce jury, à Jean-Louis Deneubourg et Dave Reid pour leur travail de rapporteur, à Patrice Cayré, et Nicolas Bez pour leur examen. Je dois aussi saluer l'accueil chaleureux et l'aide qu'ont pu m'apporter les différents représentants des centres IRD que j'ai été amenée à fréquenter: merci à Pierrick Roperch et Gérard Hérail au Chili, à René Marroco et Pierre Soler au Pérou. Pierre (Soler), c'est plus qu'un accueil chaleureux que je te dois... merci pour l'intérêt que tu portes à mes travaux, pour cette confiance que tu m'accordes et pour ce soutien sans défaut à chaque fois que cela a été nécessaire. Merci à Erwan Josse et Noël Diner pour cette occasion unique qu'ils m'ont donné de m'initier au monde de l'acoustique sous-marine à bord du navire la Thalassa. Merci Pierrick (Penven) et François (Colas) pour m'avoir fait découvrir le monde passionnant (et qui s'est révélé très fertile) de monsieur Lévy. Merci Boris (Dewitte) pour rendre les principes de la physique des océans audibles par une biologiste et pour donner de la vie au mot "multi-disciplinaire". Merci Jean-Marc (Fromentin) et Fred (Ménard) pour vos conseils 'statistiques', souvent sollicités dans l'urgence. Merci Yunne Jai (Shin) et Olivier (Maury) pour vos relectures pertinentes et constructives. Un certain nombre de fées anglophones, en outre de discussions scientifiques passionnantes, ont dû subir l'épreuve de la correction de mon franglais... Merci à David MacLennan, Julia Parrish, Paul Fernandes et Gordie Swartzman. Merci Gordie, aussi pour tout le reste ... pour ces saines et stimulantes 'batailles' autour des indices de l'analyse spatiale, pour nos belles balades péruviennes et notre solidarité dans les affres du 'soroché' andin et enfin pour ce joli projet qui va nous permettre de continuer à explorer cet extraordinaire écosystème péruvien. Merci Julian (Burgos) pour cette introduction 'en action' et dans ce merveilleux espagnol argentin au monde de Splus. Merci Rafaëlle (Benaïs-Sarrade) pour l'efficacité et la bonne humeur que tu as su instiller dans le royaume de la bibliothèque du CRJH. Merci Pierre (Lopez) pour cette jolie et très parlante image de couverture, ainsi que pour ce sympathique partage de musique baroque. Enfin, un énorme merci s'adresse à l'équipe de la direction scientifique de l'ENSAR (Jacques Mallard et Marie-France Gaillard) pour avoir rendu l'encadrement académique si intelligent et l'administration si simple et si 'indolore'.

Et puis, tout près de moi, à quelques mètres, il y avait deux fées par barbues du tout... merci Peggy pour tous ces 'désembrouillages informatiques' sur le pouce; merci (vraiment beaucoup) Audrey, pour cette incroyable bonne humeur à l'épreuve de vents et marées, pour cette énorme capacité d'empathie et de partage, pour ce compagnonnage franc et sincère; c'est un beau cadeau que tu m'as fait là, bon vent à toi; merci les filles pour tous ces 'morutages' tordants, ces jolies plantes vertes, ces streap-tise de père Noël et une si bonne ambiance de bureau. Merci enfin à tous les copains du CRJH, de Lima, de Valparaíso et d'ailleurs qui ont suivi de près ou de loin mes élucubrations doctorantes et qui ont fait le quotidien joyeux, les soirées longues et les matins quelques fois difficiles... merci Alex y Sandra, Agnès, Anne, Audrey, Béa, Eric, Fred, Jean-Marc, Jean-Philippe et Suzanne, Marcelo y Beatriz, Marina, Monica y Patricio, Monique, Nico, Olivier, Patrice, Raphaël, Yunne, et tous les autres que forcément et involontairement j'oublie...

« La science pénètre dans le grand bloc de l'ignorance comme les racines d'un arbre dans le sol, se ramifiant et se ramifiant encore, mais laissant d'immenses zones du sol non explorées. »

C. Marchetti

Résumé

La mise en œuvre de l'approche écosystémique des pêches ne peut faire l'économie de la prise en compte de la composante spatiale. On propose ici une analyse comparée des dynamiques spatiales des poissons et des pêcheurs dans la pêcherie d'anchois développée dans l'écosystème d'upwelling côtier hautement productif du Pérou. En adaptant des outils d'analyse de physique statistique, d'écologie du paysage et d'écologie du comportement, on procède à une caractérisation des distributions et du mouvement. L'étude des modes et dynamiques de distribution de l'anchois suggère que cette espèce a une stratégie spatiale de type composite, offrant de multiples possibilités de redistribution face à la variabilité environnementale. L'étude des modes de déplacement des pêcheurs montre que, malgré certains particularismes, *Homo sapiens sapiens* a une stratégie de recherche du poisson qui est bien modélisée par une marche aléatoire de Lévy, ce qui la rend comparable à celle de prédateurs naturels. Cette stratégie stochastique, invariante d'échelle et statistiquement optimisée à l'échelle de la flottille de senneurs, constituerait la meilleure réponse face à l'incertitude sur la localisation de proies distribuées en agrégations hiérarchiques. L'analyse comparée des indicateurs de distribution et de mouvement dans la pêcherie permet d'établir que (i) la relation entre succès de pêche et modes d'organisation spatiaux de la biomasse de poisson dépend profondément de l'échelle d'observation, (ii) l'analyse Lagrangienne du mouvement des navires donne un type d'information différent sur le comportement de pêche que les indices d'effort classiques, et (iii) le mouvement invariant d'échelle développé par les pêcheurs est un bon indicateur de la distribution fractale des agrégations de poisson. Des résultats préliminaires suggèrent que le comportement spatial des pêcheurs pourrait intégrer la dynamique du forçage physique de grande échelle. Les deux derniers résultats ouvrent des perspectives immédiates en termes de gestion de la pêcherie.

Mots-clés :

Analyse spatiale, distribution, mouvement, indicateurs, fractales, marche aléatoire de Lévy, relations prédateur-proie, anchois, *Engraulis ringens*, Pérou.

Abstract

The implementation of the ecosystem approach to fisheries cannot neglect the spatial component. We propose here a comparative analysis of the spatial dynamics of fish and fishers in the Peruvian anchovy fishery, in a highly productive coastal upwelling ecosystem. Through the adaptation of analysis tools from statistical physics, landscape ecology and behavioural ecology, we proceed to the characterization of the distributions and the movement in the fishery. The study of the modalities and the dynamics of anchovy distribution suggests that this species has a composite spatial strategy, which offers multiple possibilities of redistribution face to the environmental variability. The study of the modes of displacement of fishers shows that, despite some specific attributes, *Homo sapiens sapiens'* strategy for searching for fish is well modelled by a Lévy random walk, what make it comparable to the one of animal predators. This scale invariant stochastic strategy, statistically optimised at the fleet scale, is assumed to provide the best answer face to the uncertainty on the localization of hierarchical prey patches. The comparative analysis of the indicators of distributions and movements in the fishery allows establishing that (i) the relationship between fishing success and the way fish biomass is distributed in space depends strongly on the scale of observation, (ii) the Lagrangian analysis of vessel movements provides information on fishing behaviour which is of different nature than usual effort indices, and (iii) the scale invariant movement of fishers is a good indicator of the fractal distribution of fish aggregations. Some preliminary results suggest that fishers' spatial behaviour would integrate the dynamics of the large scale physical forcing. The last two results open immediate perspectives in terms of the fishery management.

Key words:

Spatial analysis, distribution, movement, indicators, fractals, Lévy random walk, predator-prey relationships, anchovy, *Engraulis ringens*, Peru.

Table des matières

Résumé et abstract	1
INTRODUCTION	9
<i>Approche écosystémique des pêches et analyse spatiale</i>	9
<i>Quel contexte conceptuel pour aborder la question spatiale ?</i>	10
<i>Problématique de cette thèse, écosystème d'étude</i>	11

CHAPITRE I APPROCHES SPATIALES EN ECOLOGIE

Introduction	15
1. Etude du mouvement	16
1.1. Approche Lagrangienne	16
1.2. Approche Eulérienne	22
2. Etude des distributions	23
2.1 Centre de gravité et inertie	24
2.1.1. <i>Calcul de la position du centre de gravité et de l'inertie d'une distribution</i>	24
2.1.2. <i>Axes principaux de la dispersion</i>	24
2.1.3. <i>Limitations</i>	25
2.2. Relations moyenne-variance	25
2.2.1. <i>Base théorique dans le cas d'une distribution aléatoire</i>	25
2.2.2. <i>Indicateurs dérivés</i>	26
2.2.3. <i>Adaptation à d'autres lois de distribution</i>	27
2.2.4. <i>Limitations</i>	28
2.3. Variance par carré d'échantillonnage ou par blocs de carrés d'échantillonnage, notion lacunarité	29
2.4. Mesures de l'autocorrélation spatiale	30
2.4.1. <i>Indices d'autocorrélation</i>	31
2.4.2. <i>Géostatistique</i>	31
2.5. Caractérisation du voisinage	33
2.5.1. <i>Réseaux de voisins</i>	33
2.5.2. <i>K de Ripley</i>	34
2.5.3. <i>Applications en halieutique</i>	35
2.6. Méthodes basées sur des mesures de distances	36
2.6.1. <i>SADIE (Spatial Analysis by Distance Indices)</i>	36
2.6.2. <i>Test de Mantel</i>	36
2.7. Aires de répartition ou 'home ranges'	36
2.8. Analyses fréquentielles	38
2.8.1. <i>Analyse spectrale</i>	38
2.8.2. <i>Ondelettes</i>	38
2.9. Dimension fractale	39
2.9.1. <i>Méthode des diviseurs</i>	40
2.9.2. <i>La VFractale: estimateur de la dimension fractale de trajectoires d'animaux</i>	41
2.9.3. <i>Méthode des grilles ou comptage de boîtes</i>	41
2.9.4. <i>Relation aire-périmètre</i>	42

2.9.5. Distribution hyperbolique	43
2.9.6. Pente à l'origine du semi-variogramme	43
2.9.7. Multifractales	45
2.9.8. Quelques applications écologiques	45
2.9.9. Difficultés associées à l'usage de la dimension fractale	46
2.10. Mesure du recouvrement de distributions	50
2.10.1. Cartographie comparative	50
2.10.2. Nombre de Frost	50
2.10.3. Comparaison des dimensions fractales	51
2.10.4. Double K de Ripley	52
2.10.5. Indice de recouvrement de Williamson	52

3. Etude des déterminants des processus spatiaux 53

3.1. Etude des stratégies spatiales des poissons	53
3.2. Comprendre les interactions spatiales entre poissons et pêcheurs pour mieux appréhender la capturabilité et donc la représentativité des données de pêche	56
3.2.1. La question de la représentativité des données de pêche	56
3.2.2. Un travail précurseur	56
3.2.3. Observation simultanée des distributions des poissons et des pêcheurs	57
3.2.4. Hypothèse de distribution libre idéale	57
3.3. Comprendre les déterminants du comportement spatial des pêcheurs, prévoir l'allocation spatiale de l'effort, tester l'impact de mesures de gestion spatialement explicites	59

CHAPITRE II

ELEMENTS SUR L'ANCHOIS DU PEROU, SON ECOSYSTEME ET SON EXPLOITATION

Introduction 65

1. L'anchois du Système du Courant du Humboldt 66

1.1. Biologie : une stratégie de reproduction opportuniste	67
1.2. Une alimentation opportuniste	68
1.3. Limites de distribution et concept d'habitat pélagique	69
1.4. Distribution spatiale : des agrégations hiérarchiques emboîtées	70
1.5. Une pression de prédation importante	71

2. L'écosystème pélagique côtier d'upwelling du Pérou 72

2.1. Contexte océanographique	72
2.2. Contexte biologique	75
2.2.1. Phytoplancton	75
2.2.2. Zooplancton	76
2.2.3. Niveaux trophiques supérieurs	76
2.3. Echelles temporelles de variabilité de l'écosystème	79
2.3.1. Variabilité décennale : PDO	79
2.3.2. Variabilité inter-annuelle : ENSO	79
2.3.3. Variabilité intra-annuelle	81
2.4. Impacts de la variabilité climatique sur l'écosystème péruvien	82
2.4.1. Masses d'eau et communautés planctoniques	82
2.4.2. Population d'anchois	84

3. Exploitation : une pêcherie industrielle de senneurs	87
3.1. La flottille	87
3.2. Comportements de pêche, capturabilité et captures	88
3.3. Valorisation des captures	89
4. Outils de gestion et de suivi de l'écosystème exploité	89
4.1. Gestion adaptative	89
4.2. Suivi en temps réel des populations	90
4.2.1. <i>Opérations Eureka</i>	90
4.2.2. <i>Campagnes d'évaluation par acoustique</i>	90
4.2.3. <i>Campagnes d'estimation des œufs et larves</i>	91
4.2.4. <i>Suivis océanographiques et halieutiques en zones sélectionnées</i>	91
4.2.5. <i>Système de suivi de la flottille par satellite</i>	91
4.2.6. <i>Programme d'observateurs embarqués</i>	91
4.2.7. <i>Données de débarquement</i>	92

CHAPITRE III

ETUDE DE L'OCCUPATION DE L'ESPACE : LES DISTRIBUTIONS SPATIALES

Introduction	97
1. Outils pour caractériser la distribution du poisson	97
1.1. Données de campagne d'évaluation par acoustique	97
1.2. Des indices mono-échelle pour qualifier les propriétés macroscopiques de la distribution des anchois	98
1.3. Des indices 'multi-échelles' pour caractériser les modes d'agrégation	99
1.3.1. <i>Dimension fractale</i>	100
1.3.2. <i>Indice de concentration spatiale de la biomasse</i>	101
1.3.3. <i>Indice de proximité spatiale des unités d'échantillonnage à fortes abondances</i>	102
1.4. Discussion méthodologique sur les indices	104
2. Outils pour caractériser la distribution de l'activité de pêche	105
2.1. Données de pêche spatialisées et observateurs embarqués	105
2.2. Indices du comportement spatial lors du voyage de pêche	106
2.3. Vers une caractérisation de la distribution des coups de senne à l'échelle de la pêcherie	107
3. Caractérisation des distributions des poissons et de l'activité de pêche	107
3.1. Distribution du poisson	107
3.1.1. <i>Relations statistiques entre les indicateurs</i>	107
3.1.2. <i>Stratégie spatiale de l'anchois</i>	109
3.1.3. <i>Déterminisme environnemental de la distribution de l'anchois : l'hypothèse de l'habitat</i>	110
3.2. Distribution de l'activité de pêche	111
3.2.1. <i>Relations entre les indices d'effort</i>	112
3.2.2. <i>Variabilité du comportement de pêche entre navires et entre périodes</i>	113

3.3. Distributions relatives du poisson et de l'activité de pêche	117
3.3.1. <i>Matériel et méthodes</i>	117
3.3.2. <i>Résultats</i>	118
3.3.3. <i>Discussion</i>	121

CHAPITRE IV ÉTUDE DU MOUVEMENT DANS LA PECHERIE : CARACTERISATION DES TRAJECTOIRES DES NAVIRES DE PECHE
--

Introduction	127
---------------------	-----

1. Origine et structure des données	128
--	-----

1.1 Système de suivi des navires par satellite (VMS)	128
1.2. Données générées par le VMS	131
1.3. Nécessité d'algorithmes de prétraitement	131

2. Analyse et modélisation du mouvement	133
--	-----

2.1. Discrétisation d'une trajectoire et ré-échantillonnage des données	133
2.2. Approche probabiliste de la modélisation de la trajectoire et test d'autocorrélation des variables caractérisantes	134
2.3. Choix du modèle de marche aléatoire	135
2.3.1. <i>Tests analytiques pour choisir un modèle de marche aléatoire</i>	136
2.3.1.1. Analyse de la distribution de probabilité des longueurs des mouvements	136
2.3.1.2. Analyse de la distribution de probabilité des directions des mouvements	136
2.3.1.3. Estimation du type de diffusion	137
2.3.1.4. Synthèse	138
2.3.2. <i>Application pratique des tests à nos données</i>	139
2.4. Implications du modèle de marche aléatoire de Lévy	143
2.4.1. <i>Particularités analytiques des marches aléatoires de Lévy</i>	143
2.4.2. <i>Les pêcheurs se comportent dans l'espace comme des prédateurs naturels</i>	144
2.4.3. <i>Quels avantages écologiques peuvent conférer une marche aléatoire de Lévy ?</i>	147
2.4.4. <i>Une marche de Lévy 'optimale'</i>	149
2.5. La statistique μ comme indicateur	150
2.5.1 <i>Un descripteur du comportement des pêcheurs</i>	150
2.5.2. <i>Un indicateur en temps réel de la distribution multi-échelles du poisson</i>	151
2.5.3. <i>Perspectives : relations entre le comportement spatial des pêcheurs et les ondes de Kelvin équatoriales.</i>	153

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES	157
Références bibliographiques	161

Annexes	175
Annexe 1	177
Plan d'échantillonnage et détections acoustiques d'anchois pour les campagnes acoustiques réalisées entre 1984 et 2003.	
Annexe 2	181
Campagnes acoustiques 1984-2003, indices d'abondance et de distribution de l'anchois et anomalies de température correspondants.	
Annexe 3	183
Semi-variogrammes et ajustements linéaires servant à estimer la dimension fractale de la distribution de poissons.	
Annexe 4	185
Profils de concentration de la biomasse estimée lors des campagnes acoustiques 1984-2003 utilisés pour déterminer l'indice de concentration spatiale Ss.	
Annexe 5	187
Fonctions d'autocorrélation des variables décrivant les abondances et les modes de distribution du poisson.	
Annexe 6	189
Nuages de points et ajustements linéaires des relations bivariées entre les différents indices de description de la distribution du poisson, de sa biomasse et d'un indice de condition du milieu (anomalie de température).	
Annexe 7	191
Exploration des relations entre le comportement spatial des pêcheurs et le moteur physique de la dynamique côtière, les ondes de Kelvin équatoriales. Méthodes et résultats.	

INTRODUCTION

Approche écosystémique des pêches et analyse spatiale

La pêche constitue l'une des dernières activités de chasse de grande ampleur pratiquée par l'homme (Allen et MacGlade, 1986 ; Cury et Cayré, 2001). Elle repose sur l'exploitation d'une ressource naturelle, certes renouvelable, mais épuisable. Traditionnellement, la discipline scientifique s'intéressant aux pêches, l'halieutique, s'est employée à comprendre le fonctionnement du système ressource-pêcheur afin de proposer des règles de gestion qui permettent sa pérennité. L'halieutique a ainsi développé des schémas explicatifs de la dynamique des populations exploitées et de leur réaction face à l'exploitation. Force est cependant de constater que les modèles élaborés à partir des connaissances accumulées, s'ils sont en général explicatifs *a posteriori*, ne sont que rarement prédictifs de façon satisfaisante. La nouvelle donne du réchauffement global de la planète risque par ailleurs d'accentuer cette difficulté (Edwards et Richardson, 2004 ; Worm et Myers, 2004).

La difficulté à prédire exacerbe la difficulté à gérer. Le bilan mondial de l'état des ressources marines exploitées (FAO, 2004) est à cet égard explicite :

- la pêche a soustrait (captures officielles) aux écosystèmes marins 81.3 millions de tonnes de produits halieutiques en 2003 ;
- sur l'ensemble des stocks observés en 2003, 24% sont sous ou modérément exploités, 68% sont modérément ou sur-exploités, 7% sont épuisés, 1% sont en cours de recouvrement après épuisement.

Quel que soit le degré d'alarmisme sur l'état des écosystèmes marins exploités, il existe un consensus pour reconnaître que l'halieutique traditionnelle centrée sur le concept de population et les outils de gestion qui y sont associés n'ont pas permis d'atteindre l'objectif d'exploitation durable des écosystèmes (ex. Botsford *et al.*, 1997 ; Hutchings, 2000 ; Jackson *et al.*, 2001).

Face à ce constat, l'halieutique est en train de changer de cadre d'analyse : il s'agit de passer de l'étude d'une population exploitée à celle de l'écosystème exploité. C'est l'approche écosystémique des pêches (EAF, « Ecosystem Approach to Fisheries ») dont les principes ont été formalisés par la FAO (Food and Agricultural Organization) par le biais du code de conduite pour une pêche responsable (FAO, 1995 ; Garcia, 2000 ; FAO, 2003 ; Garcia et Cochrane, 2005). D'une façon générale, l'EAF vise à « équilibrer divers objectifs sociétaux en prenant en compte les connaissances et les incertitudes concernant les composantes biotiques, abiotiques et humaines de l'écosystème et leurs interactions, et d'appliquer une approche intégrée aux pêcheries » (FAO, 2003). En d'autres termes, il s'agit de (i) maintenir les niveaux des productions destinées à la consommation humaine et l'alimentation animale, (ii) maintenir la biodiversité, (iii) lutter contre les effets de la pollution et la dégradation de l'habitat (Larkin, 1996).

L'énoncé de ces grands objectifs doit ensuite se décliner en modalités pratiques et opératoires : que doit-on changer dans notre approche des écosystèmes marins exploités ? Tout d'abord, l'EAF ne signifie pas 'gérer un écosystème', ce qui est techniquement impossible (Link, 2002), mais bien réfléchir à une gestion de l'activité de pêche qui prenne explicitement en compte les dynamiques de l'écosystème au sein duquel elle se développe et les impacts qu'elle y génère. Les premières propositions pratiques visant à poursuivre l'objectif d'EAF ont recommandé une meilleure prise en compte des interactions multi-spécifiques, du forçage physique de grande échelle, et de l'impact des mesures de gestion, ainsi que la mise en application du principe de précaution (ex. Larkin, 1996 ; Botsford *et al.*, 1997). Mais la réussite de l'EAF demande une réforme plus en profondeur que la simple addition de quelques espèces ou d'un forçage externe dans nos modèles existants. Il s'agit aussi de redonner toute leur importance à des processus clés de la dynamique des écosystèmes qui avaient fini par être parfois négligés dans nos approches à force d'avoir été approximatés comme constants dans les modèles d'analyse, souvent pour des raisons de commodité

méthodologique (Beddington et May, 1977 ; Wilen, 2004). On sait par exemple depuis longtemps (Frontier, 1977) que si du point de vue thermodynamique, l'essentiel des flux énergétiques dans les systèmes vivants est réalisé par des interactions trophiques, l'existence de ces interactions et leur efficacité est conditionnée par la structure des écosystèmes. Une partie de l'énergie transitant dans l'écosystème est de fait consacrée à des modifications de structure, telles que les déplacements des organismes qui viennent modifier les relations spatiales entre les individus (Margalef, 1973).

Si du point de vue énergétique, la structuration spatiale peut être qualifiée 'd'auxiliaire', il en est tout autrement du point de vue fonctionnel. Le monde naturel est de fait constitué d'espaces hétérogènes (Steele, 1976 ; Haury *et al.*, 1978; Legendre et Fortin, 1989) caractérisés par de la surdispersion ('patchiness'). De nombreux travaux théoriques ont ainsi mis en évidence que le fait que les espèces puissent interagir dans un monde spatialisé détermine le degré de persistance et de fluctuation des populations (ex. Huffaker, 1958 in Frontier, 1977 pour un travail précurseur ; Margalef, 1979, et Kareiva et Wennergren, 1995 pour des travaux de synthèse). La structure spatiale peut constituer le déterminant ou le résultat visible (donc un indicateur) des interactions intra ou inter spécifiques comme la compétition, la prédation et la reproduction. Par conséquent, la description des structures doit aider à formuler des hypothèses sur les mécanismes qui les génèrent et les maintiennent (Levin, 1992 ; Gustafson, 1998), et par là même participer à la prévision de la dynamique des populations comme une fonction des attributs du paysage (Kareiva et Wennergren, 1995). En d'autres termes, l'hétérogénéité spatiale sous-tend et conditionne les relations fonctionnelles dans les écosystèmes. Sa prise en compte est donc essentielle à la compréhension du fonctionnement des écosystèmes (Legendre, 1993).

En sus de ces implications générales, la composante spatiale a des implications particulières en écologie des pêches. Tout d'abord, dans l'activité de pêche, c'est la recherche du poisson (que l'on pourrait traduire par la recherche active de co-occurrence spatiale) qui constitue souvent la phase la plus longue et la plus critique du voyage de pêche. Le type de structuration spatiale du poisson et sa variabilité conditionnent directement la capturabilité et le succès de pêche. Ensuite, la dynamique de la structuration spatiale des poissons participe à la non proportionnalité entre capture par unité d'effort (CPUE) et abondance du stock exploité (ex. Gaertner et Dreyfus-Leon, 2004). Elle a donc des impacts fondamentaux sur l'usage de la pêche comme échantillonneur de la population exploitée. Enfin, les outils de gestion consistant en des cantonnements spatiaux (réserves marines, zones d'interdiction d'engins destructifs, etc.) sont de plus en plus préconisés dans le cadre de l'EAF (Babcock *et al.*, 2005). Il est par conséquent essentiel de disposer d'outils permettant de mesurer leur efficacité. Pour toutes ces raisons, il est impératif de mieux prendre en compte la composante spatiale pour étudier et comprendre le fonctionnement des écosystèmes en général (Frontier, 1977 ; Legendre, 1993 ; Botsford *et al.*, 1997 ; Perry *et al.*, 2002 ; Pickitch *et al.*, 2004 ; Babcock *et al.*, 2005 ; Fréon *et al.*, 2005a) et permettre à l'EAF en particulier de poursuivre ses objectifs.

Quel contexte conceptuel pour aborder la question spatiale ?

D'une façon générale, les écosystèmes peuvent être considérés comme des systèmes complexes, hétérogènes dans le temps et dans l'espace, et sont constitués de nombreuses composantes en interaction (Gillson, 2004). La théorie de la hiérarchie (Allen et Starr, 1982) fournit un cadre permettant de structurer la connaissance sur ces systèmes complexes en identifiant systèmes et sous-systèmes comme des niveaux hiérarchiques imbriqués. Dans le cas de l'écosystème marin, l'environnement est structuré en premier lieu par des phénomènes physiques de grande échelle comme les courants et les vents qui, en introduisant de l'énergie dans le système sous la forme de turbulence, causent l'apparition de gradients d'une part, et de structures agrégatives séparées par des discontinuités (interfaces) d'autre part. La géométrie de la turbulence, qui consiste en des tourbillons qui se dissipent de façon continue en de plus petits tourbillons, et ce jusqu'à l'échelle de la viscosité, est par nature fractale (ex. Mandelbrot, 1982 ; Frontier, 1987). L'océan physique est donc fondamentalement structuré de façon hiérarchique selon une géométrie fractale.

Au sein de ce paysage océanique, les schémas de distribution spatiale de nombreux organismes marins montrent des variations sur une grande gamme d'échelles (Haury *et al.*, 1978; Rose et Legett, 1990). La distribution du plancton, est largement déterminée par les structures du paysage physique : elle est donc elle aussi hétérogène, sur-dispersée et à géométrie fractale. La distribution des petits poissons pélagiques pour sa part est typiquement contagieuse (ex. Fréon et Misund, 1999) : différents niveaux de structures agrégatives (le banc, la concentration de bancs, la population, etc.) sont imbriqués sur toute une gamme d'échelles. D'un point de vue structurel, les populations de petits pélagiques peuvent être considérées dans une large mesure comme des systèmes hiérarchiquement organisés (Kotliar et Wiens, 1990 ; Millischer, 2000 ; Fauchald et Erikstad, 2002).

Pour interpréter cette récurrence de la hiérarchie dans l'organisation spatiale des êtres vivants dans les écosystèmes marins, Frontier (1987) propose l'hypothèse de cascade comportementale : la distribution fractale du phytoplancton, déterminée par le paysage physique, entraîne une cascade de comportements fractals chez les prédateurs qui doivent rencontrer leur proies. Cette hypothèse a été confirmée expérimentalement par différents travaux (ex. Russel *et al.*, 1992 ; Fauchald *et al.*, 2000).

D'un point de vue méthodologique, de très nombreux travaux en écologie s'attachent à trouver une échelle caractéristique unique à laquelle les interactions prédateur-proie seraient maximisées. Or, cette approche néglige des réalités importantes des environnements naturels en général et de l'environnement marin en particulier (Russel *et al.*, 1992). Comme le souligne Steele (1989), les interactions prédateur-proies consistent en des interactions sur toute une gamme d'échelles. Il est donc nécessaire de développer des approches permettant de prendre en compte cette multiplicité d'échelles. Dans ce cadre, Levin (1992) souligne la puissance d'outils comme les fractales qui prennent en compte explicitement la notion d'échelle d'observation et ont la capacité à décrire la façon dont les processus changent le long des échelles. Si les distributions réelles des organismes vivants ne sont pas exactement fractales (Frontier *et al.*, 2004), elles ne sont certainement pas euclidiennes et il apparaît donc plus réaliste d'utiliser l'hypothèse fractale que de supposer une expansion continue d'un espace uniforme. Les fractales en tant qu'outil de description des formes, ont donc un rôle important à jouer comme hypothèse nulle contre laquelle tester des structures naturelles complexes (Halley *et al.*, 2004).

Problématique de cette thèse, écosystème d'étude

Ce travail de thèse a pour propos d'étudier les relations qu'entretiennent poissons et pêcheurs dans l'espace en comparant leurs dynamiques spatiales sur la base de données d'observation simultanées et indépendantes. Il s'agit ainsi d'améliorer notre compréhension des relations fonctionnelles au sein des écosystèmes marins exploités. Pour ce faire nous proposons de développer, adapter, et valider des outils permettant de caractériser et quantifier sur de multiples échelles les organisations et les comportements spatiaux. Les objectifs de cette démarche sont (i) l'explicitation des modalités de redistribution spatiale du poisson sous l'effet du forçage environnemental, (ii) la mise en relation de l'efficacité de pêche et du type de distribution spatiale de la ressource, (iii) la mise en évidence de relations de cause à effet entre organisation spatiale du poisson et comportement spatial du pêcheur, en relation avec l'hypothèse de la cascade comportementale, (iii) l'évaluation de la représentativité (et de sa variabilité) des données de pêche en tant qu'échantillonneur de l'écosystème.

Pour répondre à ces objectifs, l'anchois du Pérou (*Engraulis ringens*, Jenyns, 1842) et son écosystème constituent un cadre d'étude particulièrement adapté. Le système du courant de Humboldt (SCH) qui baigne les côtes péruviennes est le système d'upwelling le plus productif en poissons au monde (ex. Bakun et Broad, 2003). Cet écosystème est directement affecté par des forçages climatiques à différentes échelles spatio-temporelles. En particulier le SCH est probablement l'écosystème le plus directement affecté par les oscillations climatiques du type El Niño - La Niña. La population d'anchois qu'on y rencontre est célèbre pour ses biomasses considérables, mais aussi pour des effondrements spectaculaires. Du fait de l'importante variabilité

tant spatiale que temporelle de cette espèce, sa gestion n'a pour le moment d'autre choix que d'être adaptative et en temps réel, ce qui requiert notamment un suivi en continu des stocks. L'Institut de la Mer du Pérou (IMARPE), en charge de l'étude des écosystèmes aquatiques au Pérou, a donc mis en place un système de suivi de l'environnement et des ressources particulièrement détaillé et complet. Il est basé sur des campagnes scientifiques (océanographie, biologie et évaluation des stocks par acoustique), des programmes d'observateurs embarqués, le suivi des navires de pêche par satellite et diverses statistiques de pêche plus 'communes'. On dispose par conséquent de données extrêmement diversifiées, le plus souvent spatialisées, sur toute l'aire de distribution de l'anchois. Cet écosystème et les données disponibles pour le décrire nous fournissent donc des conditions idéales pour développer, adapter, et valider de nouveaux outils d'analyse spatiale.

Etant donné la multiplicité et la tendance au cloisonnement des disciplines ayant développé des approches spatiales, nous commencerons par proposer au chapitre I une revue des outils de l'analyse spatiale en écologie et des applications existantes en écologie halieutique. Nous y soulignerons entre autre le fait que les approches spatiales peuvent se distinguer selon qu'elles caractérisent l'occupation de l'espace (étude des distributions) ou l'occupation de l'espace-temps (étude du mouvement). Le chapitre II a pour objet de fournir au lecteur les traits les plus saillants concernant l'espèce d'étude (anchois du Pérou) et son écosystème, afin de faciliter l'interprétation des résultats proposés par la suite. Le chapitre III présente dans le détail des outils que nous avons utilisés pour caractériser et analyser les distributions des poissons et des pêcheurs. Nous verrons comment leur application à la pêcherie d'anchois du Pérou permet de discuter de la stratégie d'occupation de l'espace de ce poisson, et d'éclairer la nature des interactions entre succès de pêche et distribution spatiale du poisson en fonction des échelles d'observation. Le chapitre IV, enfin, explicite la démarche que nous avons adoptée pour caractériser le mouvement des navires de pêche. Nous verrons comment cette approche nous permet de formuler un certain nombre d'hypothèses sur le déterminisme et les conséquences du mouvement des pêcheurs, et d'utiliser le mouvement des pêcheurs (donnée accessible facilement et à faible coût de nos jours) en tant qu'indicateur de la distribution du poisson (toujours coûteuse à établir directement).

CHAPITRE I

APPROCHES SPATIALES EN ECOLOGIE



Schuiten et Peeters
Les cités obscures
La frontière invisible, Tome I

Introduction

L'intérêt pour les approches spatiales¹ en halieutique est relativement récent pour diverses raisons. Tout d'abord, « Rien n'est plus difficile que d'étudier un animal que par définition on ne voit pas » (Monod, 1991). Ensuite, la nécessité de prendre en compte la composante spatiale pour comprendre le fonctionnement des écosystèmes marins exploités n'est apparue comme une urgence qu'à la suite de l'effondrement d'importants stocks halieutiques (ex. de la morue du Canada, Rose et Kulka, 1999). Enfin, les technologies de positionnement par satellite permettent seulement depuis quelques années la collecte en routine de données spatialement explicites, précises et à grande échelle (Babcock *et al.*, 2005). Lorsqu'ils proposent un modèle général simulant la dynamique de stock et de flottille dans des pêcheries spatialement hétérogènes, Hilborn et Walters (1987) sont parmi les premiers à mettre en évidence que les dynamiques du « système pêche » reposent en grande partie sur les organisations spatiales de la ressource et sur les modes de comportements spatiaux des pêcheurs. Plus récemment, de nombreux travaux ont à nouveau souligné l'importance de la prise en compte du spatial dans la compréhension des écosystèmes marins exploités (par ex. Wilen *et al.*, 2002 ; Wilen, 2004 ; Sanchirico et Wilen, 2000 ; Fréon *et al.*, 2005b, Babcock *et al.*, 2005).

Par ailleurs, dans le nouveau cadre méthodologique 'd'approche écosystémique des pêches' (FAO 1995; Cury et Christensen, 2005 ; Garcia et Cochrane, 2005) qui s'impose à l'halieutique, l'importance du suivi ou 'monitoring' des dynamiques des écosystèmes marins exploités est renforcée. Il devient nécessaire de développer des outils ou indicateurs permettant de révéler les tendances évolutives de l'activité de pêche et de l'écosystème où elle se développe². Babcock *et al.* (2005) et Fréon *et al.* (2005b) soulignent l'importance de la prise en compte de la composante spatiale dans cette approche par 'indicateurs'.

L'halieutique s'est développée historiquement autour de méthodes propres et ne s'est pas constituée comme une simple branche de l'écologie. Ainsi, les écologistes des pêches ont en général fait un usage très limité du vaste corps des concepts et méthodes de l'écologie générale dans le développement de leur discipline (Franck et Legett, 1994). Cette tendance n'a cependant pas de raison de devenir une règle. Dans le cas particulier des analyses spatiales, l'écologie terrestre a, entre autre grâce à la 'facilité' d'observation des organismes, une expérience plus ancienne et plus développée que l'halieutique. Maintenant que les données expérimentales permettant de développer et valider des analyses spatiales deviennent de plus en plus disponibles pour les écosystèmes marins exploités, l'écologie des pêches a donc tout intérêt à se nourrir de l'expérience de l'écologie terrestre en analyse spatiale.

Une fois identifiée la nécessité de l'approche spatiale (cf. l'introduction de ce travail), se pose la question du comment ? Lorsque les écologistes s'intéressent pour la première fois à un problème à caractère spatial, ils sont souvent submergés par la multiplicité des techniques disponibles, incertains sur la combinaison de méthodes à utiliser, perplexes sur les conséquences de leurs choix méthodologiques et confondus par l'interprétation de résultats en apparence contradictoires (Perry *et al.*, 2002). Au niveau sémantique aussi, la profusion des termes génère la confusion. Ainsi, pour décrire différents aspects de données spatiales génériquement non-aléatoires, les termes : agrégé, sur-dispersé ('*patchy*'), contagieux, conglomeré ('*clustered*'), et groupé ('*clumped*'), se réfèrent tous à des associations positives ou attractives entre les individus. Les termes autocorrélé, structuré, et spatialement dépendant, indiquent la tendance d'échantillons voisins à avoir des valeurs plus proches que celles d'échantillons éloignés. Au contraire, les termes corrélés négativement, inhibé, uniforme, régulier ou homogène, se réfèrent à l'interaction négative ou

¹Les approches spatiales constituant le centre d'intérêt de cette revue, de nombreux travaux de référence concernant le comportement des pêcheurs et les dynamiques des pêcheries ne seront pas évoqués lorsqu'ils n'intègrent pas explicitement de composante spatiale. Pour une revue s'intéressant aux travaux étudiant le comportement des pêcheurs en général, on pourra par exemple se référer à Salas et Gaertner (2004).

² Le groupe de travail et le symposium SCOR 'Quantitative ecosystem indicators for fisheries management' constituent un effort important dans ce sens.

répulsive entre les individus. Pour toutes ces raisons, la question de 'comment aborder une question spatiale' est loin d'être triviale. Dans le souci de procéder à des choix méthodologiques raisonnés, un important travail de préparation dans cette thèse a consisté à 'débroussailler' une littérature très fournie et souvent cloisonnée dans des champs disciplinaires qui se méconnaissent. C'est ce qui nous amène à consacrer un chapitre entier à une revue des différents types d'approches spatiales utilisés en écologie en général et en écologie halieutique en particulier.

Pour pouvoir s'y retrouver dans la 'jungle' des méthodes d'analyse spatiale, il faut pouvoir les hiérarchiser. Une distinction majeure entre les méthodes d'étude des processus spatiaux peut se fonder sur le type de question posée. En effet, de la littérature émergent trois grands types d'approches permettant d'appréhender des problématiques spatiales : (i) l'étude du mouvement; (ii) l'étude des distributions ; (iii) l'étude des déterminants des processus spatiaux. Ces types émanent globalement de trois champs disciplinaires de l'écologie : l'écologie du comportement ('behavioural ecology'), l'écologie du paysage ('landscape ecology'), et l'écologie de la recherche de nourriture ('foraging ecology') respectivement. C'est sur la base de cette segmentation que nous articulerons ce chapitre. Les différents outils de l'analyse spatiale que nous évoquerons dans chacune de ces grandes parties feront l'objet de développements de longueurs très variables. Ce déséquilibre est en partie inhérent aux méthodes d'analyse (certains outils sont de fait plus complexes à manipuler et conduisent à des résultats plus délicats à interpréter, comme la dimension fractale par exemple). Ce déséquilibre est aussi en partie délibéré étant donné que nous avons volontairement développé davantage l'explicitation des outils qui nous serviront plus tard dans ce document.

1. Etude du mouvement

L'étude du mouvement est essentielle pour notre compréhension du fonctionnement des écosystèmes car, comme le soulignent With (1994), et Zollner et Lima (2005) les mouvements des animaux lient la dynamique des populations et la mosaïque spatiale de l'environnement. Deux types d'approches permettent d'aborder l'étude du mouvement. Le point de vue Lagrangien est centré sur un individu en mouvement. Etant basés sur l'individu, les modèles Lagrangiens représentent les effectifs de population comme une variable discrète. Le point de vue Eulérien pour sa part est centré sur un point dans l'espace. Ce point est caractérisé par des densités et des flux d'organismes en mouvement. Au lieu de considérer une trajectoire individuelle, on définit une probabilité de présence continue dans l'espace et le temps. Même s'il n'y a pas correspondance stricte, dans la pratique, les approches Lagrangiennes et Eulériennes s'avèrent particulièrement bien adaptées aux échelles de l'individu et de la population respectivement. Ces deux approches constituent les deux faces d'une même pièce, il est possible de passer analytiquement de l'une à l'autre.

1.1. Approche Lagrangienne

L'analyse spatiale Lagrangienne s'intéresse à des trajectoires individuelles, processus à une dimension par définition. La contrainte majeure de ce type d'approche est la disponibilité en données adéquates (échantillonnage régulier, à une échelle suffisamment fine pour capturer l'essence du déplacement observé). Dans ce cadre, la transmission de l'information par satellite a permis des progrès importants dans le suivi des animaux (ex. Block *et al.*, 1998). Pour étudier ces trajectoires, il existe dans la littérature tout un gradient de méthodes entre analyse empirique et modélisation mécaniste.

Le premier type d'approche consiste à extraire directement à partir des données de trajectoires des statistiques générales sur le déplacement des organismes : zones et temps de recherche de nourriture, types qualitatifs de stratégies de recherche, distance des zones de fourrage à la côte, variations inter-individuelles dans les modes de recherche de nourriture, etc. Parmi les travaux récents, citons Sims et Quayle (1998) qui adoptent cette démarche pour caractériser le comportement de requins baleines; Catry *et al.* (2004) pour l'albatros à tête grise; Newlands *et al.*

(2004) pour le thon rouge; Staniland *et al.* (2004) pour le phoque antarctique; Wanatuki *et al.* (2004) pour le cormoran japonais; Weimerskirch *et al.* (2005) pour le fou à pattes rouges, et Cardona *et al.* (2005) pour la tortue luth en Méditerranée.

Le second type d'approches consiste à caractériser la trajectoire par un indice général de tortuosité (se référer à l'encadré 'Indices de tortuosité d'une trajectoire' pour le détail des méthodes). L'indice de tortuosité doit permettre de comparer quantitativement différentes trajectoires : celles d'organismes d'une même espèce se déplaçant dans des environnements variables (ex. distribution de proies variables), ou celles de différentes espèces dans un même environnement (Bovet et Benhamou, 1988). Dicke et Burrough (1988), With (1994), Bascompte et Vilà (1997), Mouillot et Viale (2001), Mârell *et al.* (2002), Fritz *et al.* (2003) et Nams (2005) utilisent la dimension fractale à cet effet (le thème de la dimension fractale sera développé plus amplement au paragraphe 2.9. de ce chapitre). Bovet et Benhamou (1988) développent pour leur part un indice de sinuosité et Benhamou (2004), un indice de rectitude. L'indice de sinuosité de Bovet et Benhamou (1988) a notamment été appliqué à la caractérisation des trajectoires de rennes (Focardi *et al.*, 1996), de blattes (Durier et Rivault, 2001) et de poissons (*Sardinella aurita*, Brehmer, 2004). Enfin, Bowne et White (2004) ont étudié les mouvements de tortues en combinant des indices de rectitude, de sinuosité, de la dimension fractale et d'un angle de virage moyen.

La troisième approche consiste à modéliser les déplacements observés par une marche aléatoire (cf. cadre 'L'aléatoire : choix méthodologique ou hypothèse sur la nature des processus ?'). Cette approche correspond conceptuellement à un test d'hypothèse : 'les statistiques de la trajectoire observée correspondent-elles à l'un des types de marche aléatoire dont on connaît l'expression analytique et les bases mécanistes ?'. Trois grandes familles de marches aléatoires sont rencontrées dans la littérature pour modéliser le déplacement d'organismes.

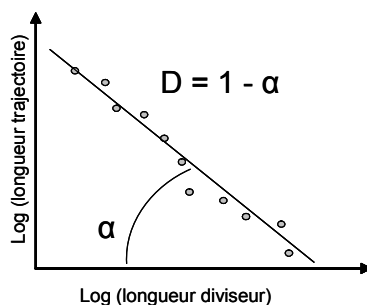
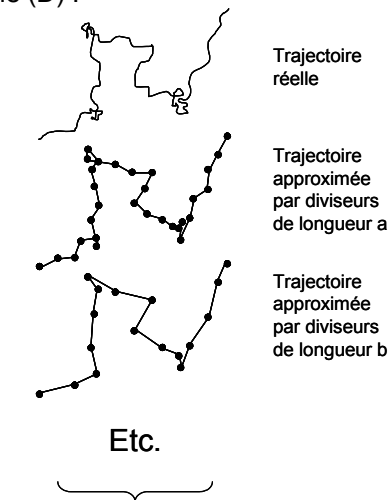
- 1) *Marche aléatoire de type brownien*. Ce type de modèle a été développé pour l'étude des trajectoires de particules en physique statistique. C'est un modèle bien adapté au déplacement bactérien par exemple.
- 2) *Marche aléatoire biaisée et/ou corrélée*. Une marche aléatoire biaisée (corrélacion de la direction des mouvements avec une direction absolue) est un comportement dans lequel les décisions de mouvement du prédateur sont stochastiques mais ont des biais qui rendent des choix plus probables que d'autres et conduit donc à un mouvement dirigé à long terme (Grünbaum, 1998). A l'origine de ce biais, peuvent exister plusieurs causes : (1) la réponse à des stimuli extérieurs (Turchin, 1998), dans ce cas, le modèle de marche aléatoire biaisé est adapté ; (2) de nombreux animaux présentent une polarisation céphalo-caudale qui rend les mouvements vers l'avant plus probables que les retours en arrière (Bovet et Benhamou, 1988). Il y a donc dans ce cas corrélation entre les probabilités de direction des mouvements successifs. La marche aléatoire corrélée (autocorrélation dans les directions des mouvements) est alors un modèle approprié.
- 3) *Marche aléatoire de Lévy*. Ce type de marche possède des propriétés d'invariance d'échelle et sont constituées d'un mélange de mouvements exceptionnellement longs mais rares et de mouvements courts. Mathématiquement, cette propriété se traduit par une variance infinie des longueurs des mouvements unitaires composant la trajectoire et pratiquement entraîne un comportement super-diffusif des organismes. En écologie, ce type de marche est bien adapté pour modéliser le comportement de prédateurs se nourrissant de proies ayant une distribution sur-dispersée, voire fractale (Viswanathan *et al.*, 1996).

Indices de tortuosité d'une trajectoire

Dimension fractale

▪ Méthode des diviseurs

La méthode des diviseurs (ex. Dicke et Burrough, 1988 ; With, 1994 ; Mouillot et Viale, 2001 ; Mårell *et al.*, 2002 ; Fritz *et al.*, 2003 ; Nams, 2005) consiste à estimer la longueur de la trajectoire en l'approximant comme la somme de segments ou diviseurs de longueur fixée. En répétant l'opération pour différentes longueurs de diviseurs, on obtient différentes estimations de la longueur de la trajectoire. La pente de la régression (α) entre le logarithme des longueurs estimées de trajectoire et le logarithme des longueurs des diviseurs est une estimation de la dimension fractale (D) :



▪ Méthode basée sur les angles de virage (VFractale ; Nams, 1996 et 2005)

Pour une trajectoire discrétisée en pas de longueur constante, on peut estimer la dimension fractale D à partir du cosinus moyen des angles de virage (θ) entre deux pas :

$$D = \frac{2}{1 + \log_2(\cos \theta + 1)}$$

▪ Méthode basée sur la longueur des pas et le diamètre plat de la trajectoire (Katz et Georges 1985, in Bascompte et Vilà, 1997)

$$D = \frac{\log(n)}{\log(n) + \log(d/L)}$$

avec n, le nombre de pas; L, la somme des longueurs de chaque pas et d le diamètre plat, c'est-à-dire distance maximale entre deux points de la courbe.

Indice de rectitude

$$R = \frac{D}{L}$$

avec D, la distance entre points d'arrivée et de départ et L, la longueur totale de la trajectoire (Benhamou, 2004).

Indice de sinuosité généralisé

$$S = 2 \left[p \left(\frac{1 - c^2 - s^2}{(1 - c)^2 + s^2} + b^2 \right) \right]^{-0.5}$$

avec p, la longueur moyenne des pas ; b, le coefficient de variation de la longueur des pas ; s, le sinus moyen des angles de virage et c, le cosinus moyen des angles de virage (Benhamou 2004).

La définition analytique et les caractéristiques de ces modèles de marches aléatoires seront détaillées au chapitre IV. Cette approche du mouvement par modélisation par marches aléatoires a été appréhendée de façon générale par Bovet et Benhamou (1988) et Turchin (1998). Elle a donné lieu à de nombreuses applications, pour une grande variété d'êtres vivants : albatros (Viswanathan *et al.*, 1996), être humain (Batty, 1997), chacal (Atkinson *et al.*, 2002), renne (Mârell *et al.*, 2002), cygne (Nolet et Mooij, 2002), punaise du cactus (Schooley et Wiens, 2003), phoque (Austin *et al.*, 2004), zooplancton (Seuront *et al.*, 2004), singe araignée (Ramos-Fernández *et al.*, 2004), tortue luth (Cardona *et al.*, 2005) et sans doute bien d'autres. Enfin, certains auteurs ont proposé récemment d'utiliser des combinaisons de marches aléatoires pour mieux prendre en compte la possibilité de changement de comportement des animaux (Nillsen et Bengtsson, 2004; Morales *et al.*, 2004).

La quatrième approche, la plus indépendante des données expérimentales, correspond à la modélisation individu-centrée ('Individual Based Modelling' ou IBM). Dans cette approche mécaniste, chaque individu est doté d'un jeu de règles de comportement qui lui permet de se déplacer dans son environnement. Là encore, on est dans le cadre d'un test d'hypothèse du type 'les mouvements observés expérimentalement peuvent-ils être reproduits par tel jeu de règles de comportement ?'. Ces modèles sont donc très utiles pour tester l'importance de différents facteurs internes ou externes à l'organisme dans le déterminisme de son mouvement. Par exemple, Beecham (2001) explore de cette manière l'influence du modèle cognitif (représentation interne de l'environnement par l'organisme ou 'umwelt') sur les stratégies de recherche de nourriture ('foraging') développées. Couzin *et al.* (2002 et 2005) étudient l'influence de la mémoire collective et du processus de décision dans un groupe sur le comportement spatial pour des espèces grégaires. Mitchell et Powell (2004) étudient l'impact de l'existence d'un habitat d'extension limitée ('home range') sur l'efficacité de détection dans l'espace des agrégations de proies. Russel *et al.* (2003) étudient les résultats en termes de distribution de population de règles de déplacement individuelles dans un environnement hétérogène. Zollner et Lima (1999) simulent des trajectoires individuelles résultant de mécanismes de recherche aléatoire ou de recherche systématique des agrégations de proies.

Approche Lagrangienne en halieutique

L'approche Lagrangienne (dans le sens strict d'analyse de trajectoires individuelles) en halieutique a essentiellement été développée dans le cadre de l'étude du mouvement des poissons. A notre connaissance, seul le travail de Millischer (2000), procédant à une modélisation individu-centrée des comportements de recherche des navires de pêche, constitue une approche Lagrangienne sensu stricto du compartiment 'pêcheurs'. Les différents travaux rencontrés dans la littérature procèdent d'une très large gamme d'échelles spatiales et abordent tout un gradient de questions entre éthologie et écologie.

Les travaux de très petite échelle sur le mouvement sont souvent menés par expérimentation en bassins, par des éthologistes cherchant à comprendre le déterminisme comportemental de la formation des bancs (Turchin, 1997 *in* Parrish et Hammer, 1997 ; Parrish *et al.*, 2002; Viscido *et al.*, 2004; Soria, travaux non publiés). Les trajectoires des poissons sont en général filmées et les coordonnées analytiques des positions déduites *a posteriori* (Figure 1). Ce type d'approche à échelle fine présente l'avantage de fournir des données d'une grande précision qui permettent l'application des méthodes d'analyse de trajectoire classiques. Mais leur échelle réduite rend par contre difficile l'étude des interactions entre mouvements du poissons et conditions environnementales (pêche comprise).

L'aléatoire : choix méthodologique ou hypothèse sur la nature des processus ?

L'constat de l'écologiste

Turchin (1998), remarquant que l'usage de modèles probabilistes pour décrire des phénomènes potentiellement non aléatoires intrinsèquement soulève parfois des interrogations, se penche sur le sens attribué à l'aléatoire dans ces approches. Il indique que toute personne ayant observé, par exemple, des animaux cherchant une ressource distribuée en patches, aura remarqué qu'il y a presque toujours un élément irrégulier, apparemment imprévisible dans leur mouvement. Chez les animaux avec un système sensoriel pauvre, comme beaucoup d'insectes herbivores par exemple, l'impression d'aléatoire est irrésistible voire accablante. Pourtant, les animaux ayant un système sensoriel complexe semblent également chercher d'une façon aléatoire lorsqu'il n'y a pas de stimulus directionnel disponible car la cible est trop distante. Bien sûr, on ne sait pas si les animaux se déplacent vraiment de façon aléatoire. Chaque individu pourrait être un parfait automate, réagissant strictement aux stimuli environnementaux et à ses états internes en accord avec un jeu de règles comportementales. Cependant, même si cela était vrai, on choisirait sans doute quand même de modéliser le comportement de tels animaux stochastiquement, car nous n'aurions pas une connaissance parfaite de toutes les règles déterministes régissant ces animaux. Il conclut que l'aléatoire est une convention de modélisation. Puisqu'il n'est pas pratique et même entravant, d'essayer de modéliser le mouvement individuel de façon déterministe, on utilise un modèle probabiliste plus parcimonieux.

Ramos-Fernández *et al.* (2004) étudient les déplacements de singes araignée, qui se nourrissent de fruits, et parviennent à la conclusion que des marches aléatoires de Lévy sont les plus adaptées pour la modélisation des déplacements observés. Ils soulignent par ailleurs que les marches de Lévy pourraient constituer une stratégie de recherche de nourriture dans laquelle les mouvements des singes araignée sont guidés par des stimuli visuels ou odorants dégagés par les fruits présents dans les arbres, à partir du moment où ces fruits sont dans leur sphère de détection. Alternativement, les mouvements décrits pourraient être le résultat d'une connaissance, basée sur la mémoire, que les singes pourraient avoir de la localisation des arbres fruitiers. Dans le cas où les singes auraient une telle connaissance spatiale, les auteurs précisent que les mouvements observés pourraient ne pas être du tout des recherches aléatoires intrinsèquement, mais résulter d'un voyage plus direct vers des sources de nourriture. Dans ce cas, les mouvements de recherche en marche de Lévy pourraient être le résultat de la distribution des arbres fruitiers eux-mêmes. Des mouvements très longs et rares pourraient correspondre à des déplacements entre les patches d'arbres, alors que les mouvements plus courts pourraient correspondre aux déplacements à l'intérieur d'un patch d'arbres fruitiers. On voit bien dans ce cas la valeur heuristique du modèle de marche aléatoire, qui loin de contraindre le phénomène observé à être intrinsèquement

aléatoire, permet l'émergence d'hypothèses mécanistes pertinentes expliquant les déterminismes des déplacements des animaux.

Le rappel théorique du statisticien

Matheron (1978) mène une réflexion plus théorique sur la question de l'aléatoire. Il indique « qu'il n'y a pas, qu'il ne saurait y avoir, de probabilité en soi ». Il n'y a que des modèles probabilistes. Ou, si l'on préfère, l'aléatoire n'est en aucune façon une propriété, univoquement définie, ni même définissable, du phénomène lui-même. Mais uniquement, une caractéristique du, ou des modèles que nous choisissons pour le décrire, l'interpréter, et résoudre tel ou tel problème que nous nous posons à son sujet. Dans les applications, il existe bien des manières différentes (et raisonnables) de probabiliser un phénomène donné, selon le point de vue adopté, le but poursuivi, etc.. La seule question qui se pose réellement, dans chaque cas particulier, et celle de savoir si tel modèle probabiliste, en relation avec tel phénomène réel, présente ou non un sens objectif.

Ainsi, lors du choix d'un modèle probabiliste, trois étapes majeures sont suivies.

1) Le choix épistémologique: on décide de recourir à des techniques probabilistes pour représenter le phénomène. C'est une décision, non une hypothèse, qui définit le cadre général dans lequel nous allons travailler et déterminer le choix des instruments à utiliser.

2) Formulation d'une hypothèse de nature physique sur le phénomène étudié (homogénéité dans l'espace, absence d'influence entre zones voisines) qui conduit au choix d'un modèle générique. Contrairement au choix précédent (qui ne se justifie que par son efficacité, par les succès auxquels il conduit, et sur lequel on ne peut porter de jugement qu'à la longue, après avoir traité un grand nombre de cas) ce second choix découle d'une hypothèse physique objectivement contrôlable. Il peut en conséquence, être confirmé ou infirmé par les données expérimentales, soit au moyen de tests statistiques soit par une autre méthode. Cette étape est capitale. C'est ici que l'on incorpore au modèle des hypothèses ayant une signification objective, et véhiculant une information positive non contenue dans les données numériques brutes. Seul, cet apport positif permet de comprendre que nous puissions tirer (en apparence) des données plus qu'il n'y est réellement contenu (une prévision plus une variance d'estimation). Le choix du modèle constitue une hypothèse anticipatrice, et implique toujours un risque d'erreur radicale. C'est pourquoi il doit impérativement tenir compte, non seulement des données numériques, mais également de toutes les autres sources d'information dont on peut disposer (connaissances générales sur ce type d'écosystème, expérience des praticiens, etc.).

3) Choix du modèle spécifique ou spécification du modèle. La statistique mathématique attribue une importance absolument prédominante à ce troisième aspect du choix du modèle, auquel elle donne le nom d'inférence statistique (i.e. estimation numérique des paramètres).

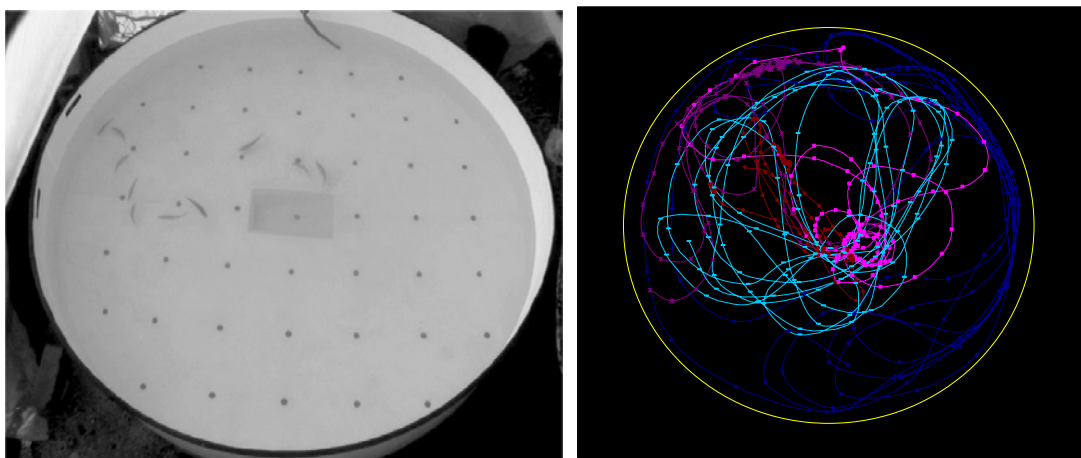


Figure 1. Exemple de bassin d'expérimentation (à gauche) dédié à l'étude du mouvement de poissons et exemple de trajectoires individuelles successives de 5 poissons reconstituées à partir d'enregistrements vidéo (M. Soria, données non publiées).

L'utilisation de marques acoustiques permet de suivre les trajectoires de poissons *in situ*. L'échelle que cette approche permet d'étudier est contrainte par la technique nécessaire à la récolte du signal acoustique : réseau de bouées faisant office de station d'écoute (Figure 2) ou suivi du poisson par un navire faisant office de station réceptrice (Dagorn *et al.*, 2000a et 2000b). Soria (com. pers.) utilise cette approche pour étudier les trajectoires individuelles de poissons à comportement grégaire en milieu naturel, et s'affranchir de l'effet du milieu confiné sur le comportement des poissons. Les travaux basés sur le suivi de poisson marqué en utilisant un navire 'récepteur' se sont davantage intéressés à l'étude de la relation entre mouvement du poisson et caractéristiques de l'habitat. Dans tous les cas, la re-estimation des positions en 3 dimensions à partir du signal acoustique reçu reste délicate et donc imprécise (Girard *et al.*, 2004). A une échelle immédiatement supérieure, celle du banc, Fréon *et al.* (1992) et Soria (1994) s'attachent à suivre les mouvements d'un petit banc dans son milieu naturel par photos aériennes, films vidéo sous-marins et acoustique sous-marine. Ces auteurs mettent ainsi en évidence l'importance de la composante éthologique dans la variabilité des modes de réaction dans l'espace des poissons à un événement de prédation par exemple.

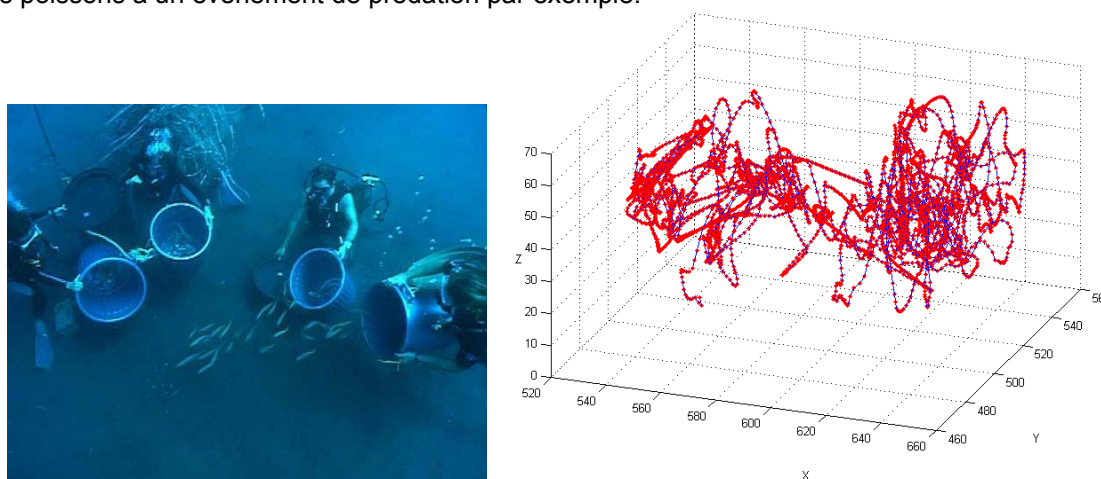


Figure 2. Etude *in situ* du mouvement des poissons à petite échelle grâce à des marques-émetteurs acoustiques et à un réseau de stations d'écoute. A gauche, relâchement des poissons équipés de marques émettrices ; à droite, exemple de trajectoire individuelle reconstituée à partir de cette expérimentation (M. Soria, données non publiées).

Enfin, l'utilisation de marques archives (capables d'enregistrer différents paramètres des milieux traversés par l'animal) permet d'appréhender des échelles beaucoup plus grandes. Elle concerne principalement des espèces de grande taille comme par exemple en domaine pélagique³ le thon rouge Atlantique (*Thunnus thynnus* ; Lutcavage *et al.*, 2000; Block *et al.*, 1998, 2005; Wilson *et al.*, 2005), le thon obèse (*Thunnus obesus* ; Sibert *et al.*, 2003) ou le requin blanc (*Carcharodon carcharias* ; Boustany *et al.*, 2002), qui posent moins de problèmes pratiques que les petites espèces pour la survie à la pose de marques. Malheureusement, les contraintes techniques associées à ce type d'approches sont lourdes. Les marques archives de type 'pop-up' qui transmettent leur information par satellite une fois relâchées (Block *et al.*, 1998), ne disposent pas de système de positionnement. Les positions doivent donc être estimées *a posteriori* et restent très imprécises puisque la longitude est inférée à partir de niveaux d'intensité lumineuse et la latitude à partir de niveaux de température de surface collectés par la marque (Block *et al.*, 2005).

Des techniques sont développées pour améliorer la qualité de ces données de position *a posteriori* (ex. Jonsen et Myers, 2003; Thompson *et al.*, 2003; Royer *et al.*, 2005). Cependant, l'incertitude associée aux positions reconstruites (de l'ordre de 0.5 degré en longitude et entre 1 et 3 degrés en latitude ; Royer *et al.*, 2005) reste encore importante et rend pour le moment l'application des méthodes classiques d'analyse de trajectoires délicate. Ces campagnes de marquage ont cependant d'ores et déjà fourni de nouvelles connaissances sur les mouvements à grande échelle, les lieux de ponte (Block *et al.*, 2005) et les grands types de comportement spatiaux (Newlands *et al.*, 2004) du thon rouge de l'Atlantique par exemple.

Enfin, une dernière catégorie de travaux s'intéressant aux mouvements des poissons procède par modélisation individu-centrée (ex. Huth et Wissel, 1992, 1993 et 1994; Tyler et Rose, 1994; Couzin *et al.*, 2002, 2005; Viscido *et al.*, 2004, 2005).

I.2. Approche Eulérienne

L'approche Eulérienne est particulièrement adaptée à l'étude du mouvement des populations. Un exemple typique de l'approche eulérienne est le modèle de diffusion (Okubo, 1980 ; Turchin, 1998). Les modèles de diffusion sont d'un intérêt majeur pour les recherches empiriques et théoriques sur les aspects spatiaux de l'écologie des populations. D'un point de vue empirique, les modèles de diffusion ont été spécialement utiles dans des situations où l'on ne peut suivre les individus et observer leurs comportements de mouvement, comme c'est le cas dans les expériences de marquage-recapture.

Les processus régissant les mouvements des populations relèvent de deux composantes distinctes (Maury, 1998): une composante dirigée, l'advection et une composante aléatoire, la diffusion. La diffusion correspond à des mouvements aléatoires (dispersion) et peut être rapprochée au niveau individuel de la kinésie (mouvement sans orientation). L'advection correspond à des mouvements polarisés, actifs ou passifs, pouvant être guidés par une taxie. Dans le cas des populations d'organismes aquatiques, ces mouvements advectifs peuvent, par exemple, correspondre au transport passif des larves et des très jeunes poissons par les courants marins, à des migrations trophiques, à des migrations reproductives ou à des mouvements de maintien dans un habitat mobile. Une troisième composante peut être prise en compte, la réaction, qui se définit comme la spatialisation des processus démographiques. Les modèles de diffusion-advection-réaction (DAR) ont été utilisés pour l'étude de la dynamique spatiale de nombreuses populations animales. Par exemple, Skellam (1951) développe un modèle DAR pour étudier la dispersion d'une population de rats musqués, Okubo (1980) et Murray (1993) étudient la dispersion d'insectes avec des modèles de diffusion-advection. Concernant les populations de poissons en particulier, on peut citer les travaux de MacCall (1990, modèle de bassin), et les modèles d'advection-diffusion-réaction de Sibert et Fournier (1994) et de Maury (1998) appliqués aux populations de thons.

³ Les exemples cités concernent des poissons du domaine pélagique ; il existe par ailleurs une abondante littérature relatant les expériences de marquage sur des poissons benthiques ou démersaux-benthiques et sur des mammifères (cétacés, phoques, etc.) ou reptiles marins (tortues).

Les travaux de Grünbaum (1998, 1999 et 2000) se situent quant à eux à l'interface entre approches Lagrangiennes et Eulériennes. L'approche de cet auteur vise à estimer la redistribution des populations en fonction de mécanismes comportementaux individuels (limitation sensorielles, cognitives et locomotrices par exemple). Il utilise ainsi un algorithme de simulation de trajectoires dont les résultats sont utilisés comme analogue à des observations empiriques. Il en déduit des coefficients de vitesse de diffusion et d'advection pour les ré-introduire dans des équations d'ADE qui donnent les flux d'animaux au niveau de la population.

Les modèles de diffusion Eulériens et les marches aléatoires Lagrangiennes, bien que relevant de formalismes mathématiques distincts (Turchin, 1998), peuvent être déduits l'un de l'autre. En effet, on peut montrer que les modèles de diffusion sont des approximations continues de marche aléatoires discrètes, et biaisées dans le cas des modèles d'advection-diffusion (Tableau 1, Turchin, 1998).

Tableau 1. Correspondances entre marches aléatoires et modèles de diffusion.

<u>Mouvement individuel</u> Type de marche aléatoire	<u>Redistribution de la population</u> Approximation de la diffusion par
Marche aléatoire brownienne avec longueur de mouvement constante	Equation de Fokker-Planck ou Kolmogorov
Marche aléatoire avec longueur de mouvement variable	Equation de Fick
Marche aléatoire avec persistance (corrélation entre les directions des mouvements successifs = 'Area-restricted-search') et/ou biais (corrélation des directions des mouvements avec une direction absolue)	Modèle de Patlak (Turchin, 1991)
Marche aléatoire de Lévy	La variance infinie de la longueur des mouvements rend l'estimation de la diffusion non triviale.

Bien entendu, chacune des approches que nous venons d'évoquer, Eulérienne ou Lagrangienne, a ses forces et ses limites (Turchin, 1998). Les approches empiriques sont très utiles pour quantifier la dispersion dans la nature, mais ne peuvent nous fournir de solides explications mécanistes sur le phénomène de redistribution de la population. Les modèles de réaction-diffusion ont apporté des éléments de compréhension importants dans les dynamiques de distribution spatiale, mais font en général des hypothèses trop simplificatrices sur le mouvement réel des organismes. Les modèles IBM explicitent précisément les règles de comportement des individus et peuvent être reliés à des observations de terrain précises, mais les généralisations à partir de ces études très spécifiques à des cas particuliers ont du mal à émerger. Les statistiques calculées sur les trajectoires sont utiles pour résumer le type de mouvement des animaux et pour effectuer des comparaisons inter-spécifiques. Cependant, elles ne peuvent être utilisées pour décrire explicitement et prévoir la redistribution et la dynamique spatiale des organismes. Certains travaux tentent de combiner des approches Eulériennes et Lagrangiennes afin de bénéficier des atouts de chacune (ex. Maury, 1998 ; Grünbaum, 1999 et 2000 ; Adiou *et al.*, 2003).

2. Etude des distributions

Historiquement, l'intérêt pour l'étude des distributions a émergé de façon indépendante dans plusieurs disciplines (géologie, géographie, écologie, hydrologie, ingénierie, etc.). Probablement en raison des différentes motivations et applications propres à chacune de ces disciplines, il existe une grande variété de méthodes d'analyse des distributions spatiales dans la littérature. Cette grande variété reflète aussi la diversité des données qui sont susceptibles d'être analysées : localisations d'objets dans le plan (processus ponctuels) ; localisation d'objets associés à une caractéristique (processus ponctuels marqués) ; échantillons spatialement dispersés, régulièrement arrangés ou

non ; radiales d'unités d'échantillonnage contiguës enregistrant les abondances de différentes espèces ; grille d'unités possédant chacune une caractéristique quantitative ou qualitative, etc. Pour cette synthèse sur les descripteurs de distributions spatiales, on s'est appuyé très largement sur deux travaux de revue : Dale *et al.* (2002) et Perry *et al.* (2002) qui proposent respectivement des entrées par les types de méthodes et par les types de données.

2.1 Centre de gravité et inertie

Le centre de gravité fait partie des notions assez intuitives permettant de résumer une distribution spatiale à un point central moyen, l'inertie quantifiant la dispersion autour de ce point.

2.1.1. Calcul de la position du centre de gravité et de l'inertie d'une distribution

Pour déterminer la position du centre de gravité d'une distribution, on a besoin de connaître x_i la position de l'échantillon i , z_i la densité associée à l'échantillon i , et S_i la surface d'influence associée à l'échantillon i dans le cas d'un échantillonnage irrégulier (Tableau 2). La position x_i d'un individu aléatoire doit être interprétée comme un vecteur aléatoire ayant autant de composantes que l'espace a de dimensions. Le calcul de la position du centre de gravité et de l'inertie correspondante dépend alors du type d'échantillonnage auquel on a procédé pour récolter les données (Tableau 2).

Tableau 2. Formules du calcul de la position du centre de gravité et de l'inertie en fonction du plan d'échantillonnage adopté. Repris de Bez (1997).

	Cas d'un échantillonnage régulier	Cas d'un échantillonnage irrégulier
Centre de gravité	$\hat{\bar{x}}_I = \frac{\sum_i x_i z_i}{\sum_i z_i}$	$\hat{\bar{x}}_I = \frac{\sum_i x_i z_i S_i}{\sum_i z_i S_i}$
Inertie	$\hat{\sigma}_{x_I}^2 = \frac{\sum_i (x_i - \bar{x}_I)^2 z_i}{\sum_i z_i}$	$\hat{\sigma}_{x_I}^2 = \frac{\sum_i (x_i - \bar{x}_I)^2 z_i S_i}{\sum_i z_i S_i}$

Bez (1997) a utilisé cette méthode pour caractériser les distributions d'œufs de maquereaux échantillonnés par chalutages planctoniques. Murawski et Finn (1988) proposent l'utilisation de la distance moyenne au centre de gravité de la distribution pour caractériser la distribution de diverses espèces marines échantillonnées au chalut de fond. Atkinson *et al.* (1997) utilisent une ellipse statistique d'inertie pour suivre les changements de distribution de la morue de Terre-Neuve.

2.1.2. Axes principaux de la dispersion

La dispersion des individus d'une population autour de leur centre de gravité n'a aucune raison d'être identique dans toutes les directions de l'espace (isotrope). Il existe en général des directions privilégiées d'allongement ou au contraire de concentration (agrégation) conduisant la dispersion à être anisotrope. Pour tenir compte d'éventuelles anisotropies, Bez (1997) propose de décomposer l'inertie d'une population selon ses axes principaux. Le premier axe représente la direction d'inertie maximum, c'est-à-dire l'axe autour duquel le moment d'inertie est minimum. Rechercher les axes principaux revient donc à faire une Analyse en Composantes Principales (ACP) des coordonnées des individus de la population, c'est-à-dire une ACP des coordonnées des échantillons pondérées par les densités observées. En prenant soin de centrer les coordonnées préalablement aux analyses, les valeurs propres indiquent l'importance relative de chaque axe par le pourcentage de l'inertie totale expliquée par cet axe. Si l'on souhaite établir une représentation graphique, il est recommandé (Bez, 1997) d'utiliser des quantités homogènes à des distances (donc utiliser la racine carrée de l'inertie plutôt que l'inertie elle-même).

2.1.3. Limitations

De même qu'une moyenne et une variance ne permettent pas de rendre compte de la totalité d'un histogramme, l'utilisation du centre de gravité et de l'inertie d'un individu aléatoire ne décrit que sommairement une régionalisation. Le parallèle s'étend également au fait que la moyenne n'est un critère pertinent que dans le cas d'une distribution unimodale. L'inertie ne permet pas de savoir si la population était répartie en deux ou plusieurs sous-populations et peut conduire à des pièges d'interprétation, en plaçant par exemple le centre de distribution de la population dans une zone où il n'y a pas de poisson (Swain et Sinclair, 1994) (Figure 3).

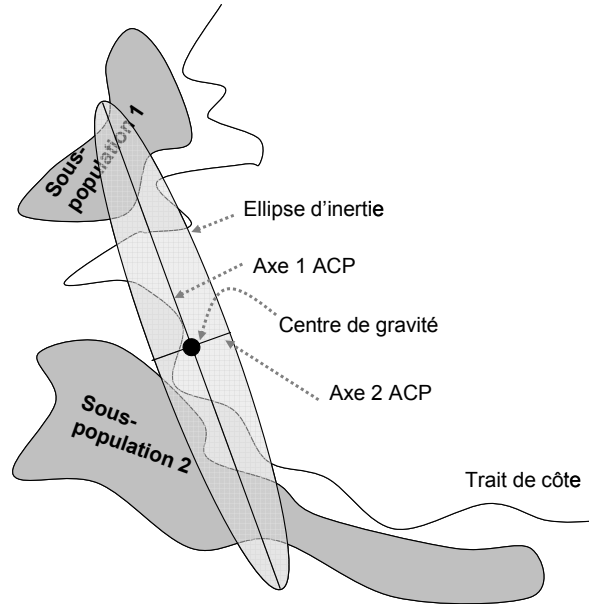


Figure 3. Illustration schématique de la représentation de la distribution d'une population par son centre de gravité et son ellipse d'inertie. On peut remarquer ici les pièges d'interprétation potentiels liés à cette méthode : localisation du centre d'inertie en dehors des zones de présence effective des organismes ; impossibilité de différencier une distribution unimodale de distributions multimodales.

2.2. Relations moyenne-variance

L'une des approches les plus anciennes et les plus intuitives pour caractériser une distribution spatiale repose sur la comparaison de la moyenne et de la variance du comptage d'individus dans des unités d'échantillonnage (Pielou, 1977).

2.2.1. Base théorique dans le cas d'une distribution aléatoire (poissonienne)

Si on considère n unités d'échantillonnage, chacune caractérisée par un comptage x_i d'individus, on a alors pour la zone d'étude dans son ensemble :

Moyenne (moment d'ordre 1)

$$m_1 = \sum_{i=1}^n \frac{x_i}{n}$$

Variance

$$\sigma^2 = \frac{\sum_{i=1}^n x_i^2 - nm_1^2}{n-1}$$

Dans le cas le plus simple, on s'intéresse directement au quotient

$$q = \frac{\sigma^2}{m_1}$$

L'interprétation de ce quotient repose sur l'idée que lorsque des points sont organisés de façon aléatoire, c'est-à-dire qu'ils présentent une distribution de Poisson, la moyenne est égale à la variance. Selon les valeurs de q , on peut donc qualifier globalement la distribution d'aléatoire ($q=1$), de sur-dispersée ou agrégée ($q>1$) ou de sous-dispersée, régulière ou inhibée ($q<1$).

Cette interprétation doit cependant être menée avec précaution. Il existe en effet des distributions non Poissonniennes pour lesquelles on peut obtenir l'égalité entre moyenne et variance (Hurlbert, 1990, *in* Dale *et al.*, 2002) ; il est aussi possible qu'une distribution Poissonnienne ne présente pas un arrangement aléatoire des points, au moins pour une taille de carré d'échantillonnage donnée (Dale, 1999, *in* Dale *et al.* 2002). Par ailleurs, cette approche ne permet habituellement qu'un diagnostic grossier sur la distribution spatiale (aléatoire, régulière, agrégée) souvent trivial et non quantitatif.

2.2.2. Indicateurs dérivés

Divers indices dérivés sont basés sur ce quotient moyenne-variance. David et Moore (1954) proposent un indice de peuplement C_{DM} :

$$C_{DM} = \frac{\sigma^2}{m_1} - 1$$

Morisita (1959) quantifie l'agrégation de N objets distribués dans n unités d'échantillonnage sous la forme suivante :

$$I_\delta = \frac{\frac{N}{N-1} \left[\frac{\sigma^2}{m_1} + m_1 - 1 \right]}{m_1}$$

Murawski et Finn (1988) utilisent l'indice de dispersion de Green pour étudier la distribution relative de différentes espèces marines échantillonnées par chalutage de fond :

$$Ig = \frac{\sigma^2}{m_1} - \frac{1}{n-1}$$

Lloyd (1967) propose deux indices adaptés à la caractérisation de comptage d'individus : l'indice de peuplement (nombre moyen de voisins qui peuvent être rencontrés autour d'un individu du peuplement) et l'indice de sur-dispersion ('patchiness'). Soient x_i le comptage d'individus dans l'unité d'échantillonnage i , et S la surface de l'unité d'échantillonnage. On a alors:

$z_i = x_i / S$ qui représente la densité en organismes sur une unité d'échantillonnage;

$P_m = \frac{\sum_i (x_i - 1)x_i}{\sum_i x_i}$ qui est l'indice de peuplement moyen de Lloyd;

$P = 1 + \left[(\sigma^2 - m_1) / m_1^2 \right]$ qui est l'indice de sur-dispersion ou 'patchiness' de Lloyd.

Quand les comptages ont une distribution de type Poisson, la moyenne est égale à la variance et l'indice de sur-dispersion vaut 1. Des valeurs d'indice excédant 1 indiquent que la variance est supérieure à la moyenne et sont interprétées comme des distributions sur-dispersées ou agrégées.

Bez (2000) souligne que ces relations sont malheureusement souvent utilisées hors de leur champ d'application (données de densité et non de comptage). En effet, hormis le cas de comptages, soustraire une moyenne d'une variance n'a pas de sens vu la différence d'unités. Il propose deux autres indices analogues mais qui permettent quant à eux de travailler avec des données de densité :

- la densité moyenne par individu (c'est-à-dire la densité moyenne en poissons autour de chaque individu de la population) comme analogue de l'indice de peuplement moyen :

$$P_{DI} = \frac{\sum_i z_i^2}{\sum_i z_i}$$

- un indice d'agrégation qui mesure la probabilité que deux individus choisis au hasard dans la population soient localisés dans la même unité d'échantillonnage, comme analogue de l'indice d'agrégation de Lloyd :

$$I_a = \frac{\sum_i z_i^2}{S\left(\sum_i z_i\right)^2}$$

Cet indice a la dimension de l'inverse d'une aire (ex. mn^{-2}). Bez (2000) souligne que même si I_a porte le nom d'indice d'agrégation, il ne doit pas être confondu avec la notion d'agrégation qui en statistique spatiale correspond communément à un écart au schéma Poissonien et se manifeste par une variance supérieure à la moyenne. Notons enfin que ces quatre indices ont des sensibilités différentes face à la présence de valeurs nulles dans la distribution étudiée : alors que les deux indices de peuplement et l'indice d'agrégation de Bez (2000) sont identiques quel que soit le domaine d'étude pris en compte autour de la population à analyser, l'indice d'agrégation de Lloyd est lui sensible à l'ajout ou au retrait de zéros selon le domaine considéré autour de la population.

2.2.3. Adaptation à d'autres lois de distribution

La relation moyenne-variance est par ailleurs connue de façon analytique pour un certain nombre d'autres distributions statistiques que la distribution de Poisson (Tableau 3). Dans chaque cas, la définition de la distribution peut être donnée en fonction de la moyenne, m_1 , et pour les lois gamma et binomiale négative, en fonction d'un second paramètre, k . Rappelons que la variance pour un processus Poissonien est égale à la moyenne. Pour des distributions exponentielles ou gamma, la variance croît de façon proportionnelle à la moyenne. La variance pour une loi binomiale négative croît à un taux intermédiaire, qui dépend de la valeur k .

En écologie, le coefficient k de la loi binomiale négative a été utilisé comme un index d'agrégation (ex. Pielou, 1977 ; Welsh et Ishida, 1993), de fortes valeurs indiquant des distributions spatiales peu agrégées. Welsh et Ishida (1993) l'utilisent pour caractériser la distribution spatiale du saumon pacifique échantillonné au filet maillant. Cette interprétation 'écologique' de k a donné lieu à controverse pour deux raisons. Tout d'abord l'usage de k fait l'hypothèse *a priori* que la distribution observée peut être modélisée par une loi binomiale négative, hypothèse qui n'est soutenue par aucune évidence mécaniste. Ensuite, Taylor (1961) indique que le coefficient de dispersion k de la loi binomiale négative est susceptible de varier en fonction de la moyenne. En d'autres termes, k est un indice satisfaisant pour rendre compte du degré d'agrégation à un certain niveau de densité, mais il ne peut rendre compte des modifications d'un degré d'agrégation qui pourrait accompagner un changement de densité (Gauthiez, 1997).

Tableau 3. Propriétés de quelques distributions statistiques. La définition analytique de certaines distributions est donnée dans une forme non-standard afin d'être exprimée en fonction de la moyenne. Repris de Welsh et Ishida (1993).

Distribution	$f(x)$	Paramètres	Variance
Normale	$\frac{1}{\sqrt{2\pi}\sigma} e^{-\frac{(x-m_1)^2}{2\sigma^2}}$	m_1, σ	σ^2
Poisson	$\frac{m_1^x e^{-m_1}}{\Gamma(x+1)}$	m_1	$\sigma^2 = m_1$
Gamma	$\frac{k^x x^{k-1} e^{-\frac{x}{m_1}}}{m_1 k \Gamma(k)}$	m_1, k	$\sigma^2 = \frac{m_1}{k}$
Binomiale négative	$\frac{\Gamma(x+k)}{\Gamma(x+1)\Gamma(k)} \left(\frac{k}{m_1+k}\right)^k \left(\frac{m_1}{m_1+k}\right)^x$	m_1, k	$\sigma^2 = m_1 + \frac{m_1^2}{k}$
Exponentielle	$m_1 e^{-m_1 x}$	m_1	$\sigma^2 = m_1^2$

Note : $x \in \mathbb{N} \Rightarrow \Gamma(x+1) = x!$

Partant de cette limitation de k et du fait que de nombreux auteurs aient observé l'existence d'une relation linéaire, en coordonnées logarithmiques, entre moyenne et variance empiriques calculées à partir de comptage d'organismes vivants, Taylor (1961) propose d'utiliser comme modèle empirique du ratio moyenne-variance la relation puissance suivante :

$$\sigma^2 = \alpha m_1^\beta$$

Cette relation s'ajuste de façon satisfaisante aux données de comptage d'un très large spectre d'espèces (Gauthiez, 1997). La robustesse statistique de cette relation a amené des questions sur sa signification écologique. Taylor (1961) affirme que la valeur de β est typique de chaque espèce et caractérise la réponse comportementale de l'espèce face à un changement de densité. Le second paramètre, α est plutôt interprété comme un paramètre dépendant des conditions d'échantillonnage et de l'environnement.

La loi de Taylor et son hypothétique caractère universel, ont aussi donné lieu à une série de controverses (voir Gauthiez, 1997 pour une revue des critiques). Cependant, comme le souligne Gauthiez (1997), il est sans doute vain de chercher à donner un sens universel à cette relation. Elle est observée de façon empirique et n'est probablement qu'une approximation. D'autre part, la généralité de son interprétation est rendue impossible par la multiplicité des processus de nature différente qui engendrent cette relation.

2.2.4. Limitations

Mello et Rose (2005) indiquent que ces méthodes basées sur des comparaisons moyenne-variance sont souvent (i) dépendantes d'hypothèses comme une densité, une abondance ou une surface de distribution de population constante ; et (ii) dépendantes de la compréhension des relations fonctionnelles des paramètres du modèle utilisé. Par conséquent, elles ne devraient être utilisées pour comparer des distributions que quand le nombre moyen d'individus par échantillon, le nombre total d'individus n et le nombre d'unités d'échantillonnage sont les mêmes. Dans la pratique, ces contraintes sont difficiles à satisfaire et par conséquent, ces indices basés sur le ratio moyenne-variance ne sont sans doute pas souvent une bonne mesure du degré d'agrégation dans la population. Notons finalement que toutes ces approches ne prennent pas en compte la position dans l'espace des unités d'échantillonnage. Il s'agit donc d'approches spatialement non explicites de données spatiales.

2.3. Variance par carré d'échantillonnage ou par blocs de carrés d'échantillonnage, notion lacunarité

Les méthodes de calcul de variance par carré d'échantillonnage permettent de quantifier l'hétérogénéité de la distribution en prenant en compte la localisation spatiale des unités d'échantillonnage. Les données doivent être collectées comme un recensement complet de chaînes ou de grilles de carrés d'échantillonnage contigus. Les données peuvent correspondre à des comptages d'individus ou à des densités.

Dans le cas de données en chaîne à une dimension, la variance par carré d'échantillonnage permet de donner une estimation de la lacunarité. A l'origine, le concept de lacunarité a été développé pour décrire les propriétés d'objets à caractère fractal, mais il peut s'entendre comme une mesure, indépendante de l'échelle, de l'hétérogénéité ou de la texture d'un objet, qu'il soit fractal ou non. C'est une représentation sans dimension du quotient moyenne-variance (pour une revue plus détaillée et plus générale sur les analyses de lacunarité, on pourra se référer à Plotnick *et al.*, 1996). Le principe consiste à utiliser des fenêtres englobant r unités d'échantillonnage, r variant de 1 au nombre total d'unités d'échantillonnage (n). La fenêtre est placée au début de la chaîne et l'on établit le comptage ou la somme des densités à l'intérieur de cette fenêtre. On glisse ensuite la fenêtre d'une unité d'échantillonnage, on répète le calcul jusqu'à ce que la fenêtre atteigne la dernière unité d'échantillonnage de la chaîne. Une estimation de la lacunarité dans la chaîne d'unités d'échantillonnage, fonction de l'échelle d'observation r est alors donnée par :

$$\Lambda(r) = \frac{m_2(r)}{(m_1(r))^2}$$

avec, m_1 , moment d'ordre 1 (moyenne)

$$m_1(r) = \sum_{i=1}^n \frac{x_i}{n}$$

et m_2 , moment d'ordre 2

$$m_2(r) = \sum_{i=1}^n \frac{x_i^2}{n}$$

La Figure 4, d'après Plotnick *et al.* (1996), illustre la capacité de l'estimation de lacunarité à discriminer des types de distributions agrégées, aléatoires ou régulières. D'une façon générale, plus la lacunarité est forte, plus la structure est agrégée. Les ruptures de pente observées dans la fonction $\Lambda(r)$ peuvent être interprétées comme indicatrices des échelles caractéristiques de la distribution observée. L'exemple donné ici concerne des données de présence-absence en une dimension. Plotnick *et al.* (1996) soulignent que cette méthode d'estimation de la lacunarité peut être généralisée et appliquée à des données de n'importe quelle dimension, quelles soient de type binaires ou en densité, que la structure observée soit fractale ou non.

De nombreuses méthodes dérivées de ce principe de variance par quadrat permettent d'identifier des pics de variance dans la série de données qui sont interprétés comme des échelles caractéristiques des distributions observées :

- 'Two term local quadrat variance' (TTLQV, Hill 1973, in Dale *et al.*, 2002);
- 'Paired quadrat variance' (PQV, Ludwig et Goodall, 1978, in Dale *et al.*, 2002);
- 'Three term local quadrat variance' (3TLQV, Hill 1973, in Dale *et al.*, 2002);
- 'Triplet quadrat variance' (tQV, Dale 1999, in Dale *et al.*, 2002).

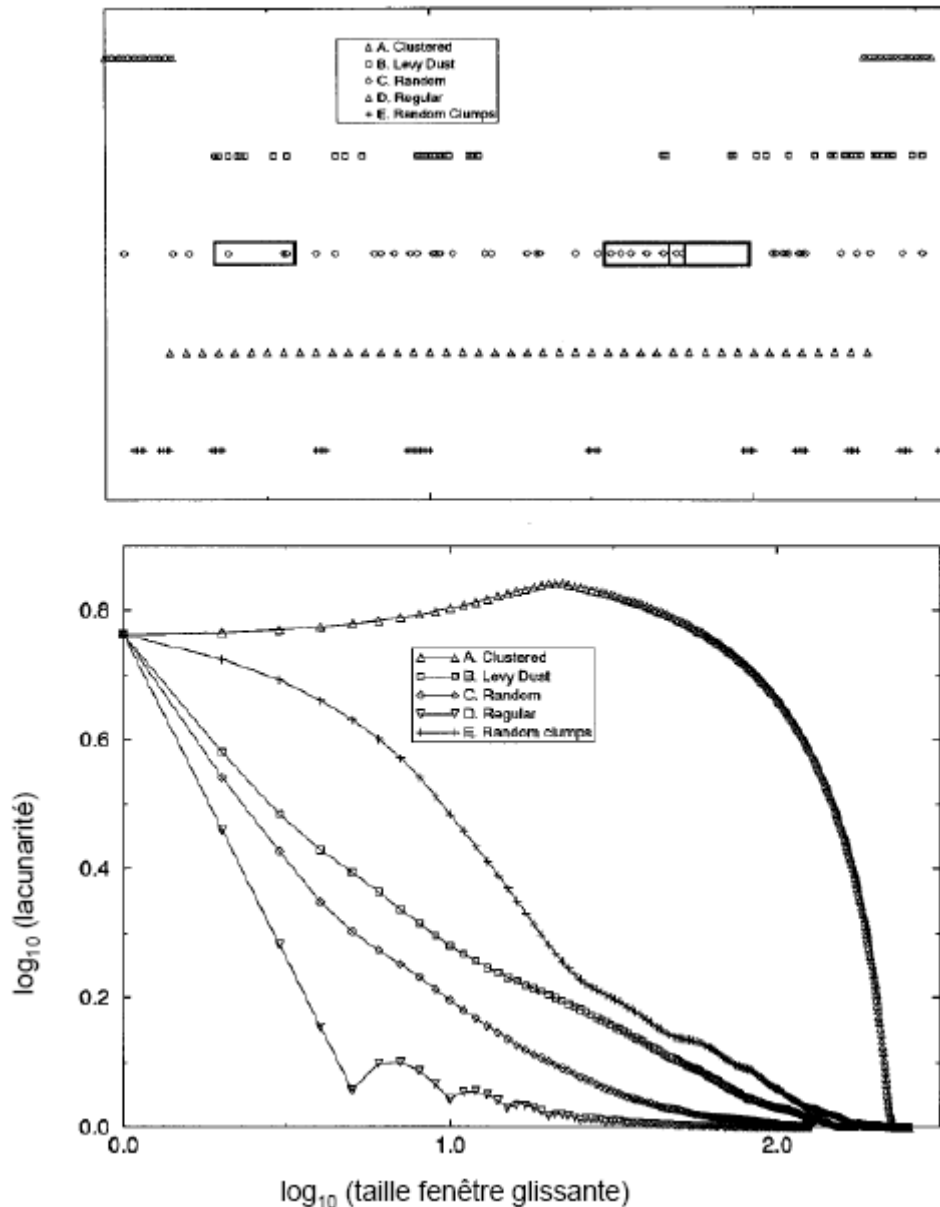


Figure 4. Estimation de la lacunarité de distributions uni-dimensionnelles. En haut, cinq distributions uni-dimensionnelles contenant le même nombre de points mais différant par leur distribution; les unités d'abscisse sont arbitraires; les carrés sur la troisième distribution représentent trois positions d'une fenêtre glissante de 9 unités. En bas, analyses de lacunarité correspondantes; la lacunarité est une grandeur sans dimensions. Les abscisses pour lesquelles on observe une rupture de pente dans la fonction de lacunarité correspondent à des échelles spatiales où les structures spatiales changent (et donc possiblement les processus sous-jacents). Redessiné de Plotnick et al. (1996).

2.4. Mesures de l'autocorrélation spatiale

Puisque les structures spatiales que l'on trouve dans la nature sont communément des agrégations ou des gradients, les probabilités de présence (ou de densité) du phénomène observé en chaque point de l'espace sont spatialement dépendantes ou autocorrélées (Gustafson, 1998). L'estimation du degré d'autocorrélation constitue une façon de caractériser une distribution spatiale hétérogène.

2.4.1. Indices d'autocorrélation

Soient x et y deux variables. Rappelons que l'on a alors :

$$\text{Covariance} \\ \text{Cov}(x, y) = E(xy) - E(x).E(y)$$

$$\text{Corrélation} \\ \rho(x, y) = \frac{\text{Cov}(x, y)}{\sqrt{\text{Var}(x).\text{Var}(y)}}$$

L'autocovariance et l'autocorrélation sont simplement les mesures de covariance et de corrélation des valeurs d'une variable unique, pour toutes les paires de points séparées par une distance donnée. Deux autres indices d'autocorrélation sont rencontrés fréquemment :

- l'indice de Moran (1950); voir Fauchald *et al.*, 2000 pour une application)

$$I(d) = \frac{\sum_i \sum_j w_{ij}(d)(x_i - \bar{x})(x_j - \bar{x}) / W(d)}{\sum_i (x_i - \bar{x})^2 / (n-1)}$$

- l'indice de Geary (1954)

$$c(d) = \frac{\sum_i \sum_j w_{ij}(d)(x_i - x_j)^2 / W(d)}{\sum_i (x_i - \bar{x})^2 / (n-1)}$$

avec d_{ij} la distance entre deux échantillons i et j dont les valeurs associées sont x_i et x_j (comptages ou autres types de mesures) ; $w_{ij}(d)$, une fonction de la distance qui vaut 1 si d_{ij} est comprise dans la classe de distance d et 0 autrement ; $W(d)$, la somme des $w_{ij}(d)$.

Ces deux indices présentent l'avantage d'autoriser des tests de significativité du caractère aléatoire complet de la distribution étudiée (Perry *et al.*, 2002).

2.4.2. Géostatistique

En géostatistique (Matheron, 1962), l'autocorrélation dans une distribution spatiale est décrite pour par le variogramme expérimental, qui représente pour toute une gamme de distances d la semi-variance $\gamma(d)$. Soient d_{ij} la distance entre deux échantillons i et j dont les valeurs associées sont x_i et x_j (comptages exprimés en densités ou autres types de mesures) ; $w_{ij}(d)$, une fonction de la distance qui vaut 1 si d_{ij} est comprise dans la classe de distance d et 0 autrement ; $W(d)$, la somme des $w_{ij}(d)$. Le variogramme omnidirectionnel expérimental est alors donné par :

$$\hat{\gamma}(d) = \sum_i \sum_j \frac{w_{ij}(d)(x_i - x_j)^2}{2W(d)}$$

Ce genre de méthode peut être utilisé pour des échantillons séparés (non contigus) ou non dans l'espace.

Les méthodes géostatistiques ont été largement appliquées aux populations des écosystèmes marins exploités sur des données d'échantillonnage récoltées par acoustique sous-marine (ex. Gohin, 1985; Gerlotto et Marchal, 1987; Simmonds *et al.*, 1992 ; Bez, 1997; Petitgas, 1993; Maravelias, 1996; Bez et Rivoirard, 2000; Rivoirard *et al.*, 2000; Mello et Rose, 2005). En effet, les campagnes d'évaluation acoustique produisent typiquement des données autocorrélées: à la distribution intrinsèquement hétérogène des organismes s'ajoute le plan d'échantillonnage régulier

et sous forme de radiales habituellement utilisé lors des campagnes d'évaluation par acoustique. Les méthodes classiques d'estimation et d'inférence basées sur la théorie de l'échantillonnage aléatoire sont donc particulièrement inadéquates (Maravélias *et al.*, 1996). Au contraire, la géostatistique permet de prendre en compte la corrélation spatiale (Petitgas, 1993) et c'est ce qui a fait son succès dans le traitement des données de campagnes acoustiques. La géostatistique est largement employée dans les estimations d'abondance des stocks de poissons (Rivoirard *et al.*, 2000). Elle peut aussi être utilisée comme méthode de caractérisation de la structure spatiale des stocks de poissons. En effet, le variogramme peut être caractérisé par trois paramètres (Figure 5):

- le palier, valeur maximum de semi-variance ($\gamma(h)$) obtenue dans l'échantillon;
- la portée, distance (h) pour laquelle la semi-variance se stabilise;
- la pépité, valeur non nulle de la semi-variance lorsque l'on tend vers l'origine ($h \rightarrow 0$).

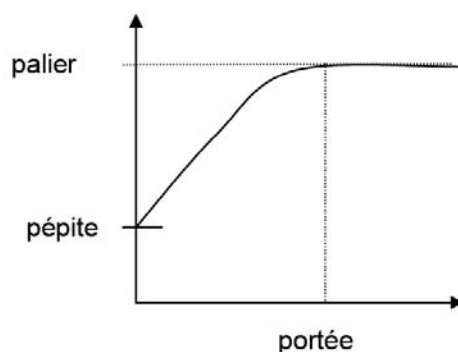


Figure 5. Paramètres du variogramme.

La portée (correspondant à la distance à laquelle les corrélations disparaissent), est classiquement interprétée comme la taille des structures (agrégations ou vides) présentes dans une distribution (Petitgas, 1993 ; Rivoirard *et al.*, 2000). Maravélias *et al.* (1996) analysent ainsi la distribution du hareng de Mer du Nord et mettent en évidence la présence de deux portées : la première (12 km) est interprétée comme la taille des agrégations de bancs (clusters) et la seconde (37 km) comme des agrégations de plus grande échelle. Petitgas et Levenez (1996) relient la portée et le plateau du variogramme aux dimensions et nombres de clusters de bancs de poissons pélagiques par surface d'unité d'échantillonnage respectivement. Bez et Rivoirard (2001) utilisent les paramètres du variogramme pour décrire la structure spatiale (niveau d'agrégation et inertie de la distribution) et identifier les échelles associées aux agrégations d'ichtyoplancton du maquereau Atlantique (*Scomber scombrus*). Gerlotto et Marchal (1987), et Gerlotto (1993) utilisent les différents paramètres du variogramme pour définir des "populations acoustiques". Bahri et Fréon (2000) calculent des variogrammes sur les caractéristiques des bancs pour analyser l'effet de l'environnement en Méditerranée sur leur structure. Gerlotto et Paramo (2003) ajustent des variogrammes sur des variables décrivant la structure interne des bancs et mettent ainsi en évidence l'existence de 'noyaux'.

Le comportement du variogramme à proximité de l'origine révèle par ailleurs le degré de continuité spatiale ou de régularité de la variable analysée (Rivoirard *et al.*, 2000). Ainsi, le variogramme d'une variable régulière est différentiable à l'origine (le variogramme a un comportement en h^2 à l'origine). Une puissance inférieure (en valeur absolue) à 2 c'est-à-dire un comportement linéaire correspond à une variable relativement moins continue. Le variogramme d'une variable purement aléatoire prend une valeur constante pour toutes les distances h différentes de 0, et présente donc une discontinuité à l'origine (Figure 6). Plus généralement, cette discontinuité, connue comme l'effet de pépité, indique une composante hautement irrégulière (en pratique cela représente des micro-structures qui ne sont pas accessibles à la résolution de l'échantillonnage, en sus de possibles erreurs de mesures).

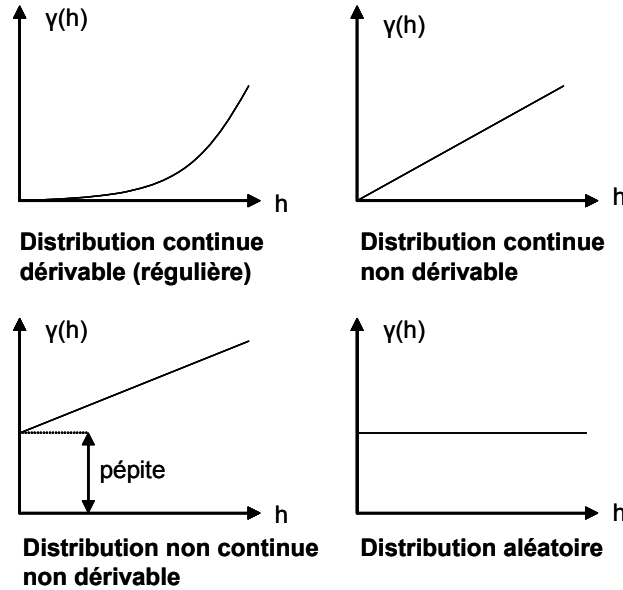


Figure 6. Comportement du variogramme à l'origine et régularité de la variable. Redessiné de Rivoirard et al. (2000).

2.5. Caractérisation du voisinage (processus ponctuels)

Lorsque l'on a affaire à un processus ponctuel, mesuré sous la forme d'une distribution de points, l'une des voies permettant de décrire la distribution consiste à donner une description du voisinage des points de la distribution. Différentes méthodes sont disponibles pour cela.

2.5.1. Réseaux de voisins

La méthode du plus proche voisin a été développée par Clark et Evans (1954) dans le cadre de l'étude de distributions spatiales en botanique. Le principe consiste à comparer les distances entre les points observés les plus proches avec les distances auxquelles on pourrait s'attendre si le processus générant la distribution était aléatoire. Il s'agit donc dans un premier temps de calculer la distance au plus proche voisin expérimentale :

$$d(NN) = \sum_{i=1}^N \frac{\min(d_{ij})}{N}$$

avec, $\min(d_{ij})$, la distance entre chaque point i et son plus proche voisin j et N le nombre total de points dans la distribution.

Pour une distribution théorique aléatoire, on aurait :

$$d(\text{aléatoire}) = 0.5 \sqrt{\frac{\text{aire}}{N}}$$

L'indice du plus proche voisin (Nearest Neighbour Index) est alors :

$$NNI = \frac{d(NN)}{d(\text{aléatoire})}$$

Si $NNI=1$, la distribution observée est qualifiée d'aléatoire.

Si $NNI<1$, la distribution observée est qualifiée d'agrégée.

Si $NNI>1$, la distribution observée est qualifiée d'inhibée ou régulière.

Par ailleurs, Clark et Evans ont proposé un test de significativité :

$$Z = \frac{d(NN) - d(\text{aléatoire})}{SE_{d(\text{aléatoire})}} \quad \text{avec} \quad SE_{d(\text{aléatoire})} = \sqrt{\frac{(4 - \pi) \text{aire}}{4\pi N^2}}$$

Il existe des variantes reposant sur des choix différents quant au réseau de voisins considéré :

- k plus proches voisins;
- graphique de Gabriel;
- réseau de Delaunay.

On pourra se référer à Legendre et Legendre (1998) pour plus de détail sur ces variantes.

2.5.2. K de Ripley

La fonction K(t) de Ripley (Ripley, 1976) est un outil pour analyser des processus spatiaux ponctuels pour lesquels on connaît la localisation des événements. Elle correspond à l'espérance du nombre d'événements dans un disque de rayon t. La fonction K(t) de Ripley peut être utilisée pour 'résumer' une structure ponctuelle, pour tester des hypothèses sur la structure, pour estimer des paramètres et ajuster des modèles. Cette méthode a été appliquée dans la littérature à l'étude des distributions spatiales d'arbres, de plantes herbacées, de nids d'oiseaux et de cas de maladies (Voir Dixon, 2002). La fonction K(t) permet de décrire les caractéristiques des processus ponctuels sur une large gamme d'échelles. Pour un processus Poissonien homogène (caractère aléatoire spatial complet), on a

$$K(t) = \pi t^2$$

La fonction K(t) empirique est estimée en sommant, pour tous les points, le nombre d'autres points présents dans un rayon de t à partir d'un point de la distribution.

$$\hat{K}(t) = \frac{A}{n^2} \sum_i \sum_{j \neq i} I(d_{ij} < t)$$

avec A, la surface de la zone d'étude, d_{ij} la distance entre le $i^{\text{ème}}$ et le $j^{\text{ème}}$ point, et I une fonction indicateur prenant la valeur 1 si x est vrai et 0 dans le cas contraire. Cet estimateur est malheureusement biaisé, surtout pour de grandes valeurs de t. En effet, des effets de bord génèrent un biais car les points en dehors de la frontière de la zone d'étude ne sont pas pris en compte dans le dénombrement. Il existe toute une gamme d'estimateurs comportant une correction de bord. Le plus commun est celui proposé par Besag (1977):

$$\hat{K}(t) = \frac{A}{n^2} \sum_i \sum_{j \neq i} w(l_i, l_j) I(d_{ij} < t)$$

avec $w(l_i, l_j)$ une fonction de pondération qui réalise la correction de bord. Elle vaut 1 lorsque le disque centré sur l_i et comprenant le point l_j est complètement compris dans l'aire d'étude. Si une partie du disque tombe en dehors de la zone d'étude, alors $w(l_i, l_j)$ est la proportion de la surface du disque qui est comprise dans la zone d'étude. Les effets de la correction de bord sont plus importants pour des grandes valeurs de t puisque des grands cercles sont plus susceptibles de tomber en dehors de la zone d'étude. Ajoutons que bien que K(t) puisse être estimée pour n'importe quelle valeur de t, il est de pratique courante de ne considérer que des t satisfaisant :

$$t < (A/2)^{1/2}$$

Souvent on utilise en fait une version corrigée de l'estimateur de la fonction K, L(t) (Besag, 1977) qui présente l'avantage de croître linéairement avec t dans le cas d'une distribution aléatoire Poissonienne :

$$\hat{L}(t) = t - \sqrt{\hat{K}(t) / \pi}$$

L'utilisation la plus simple de la fonction K(t) de Ripley consiste à tester l'hypothèse du caractère totalement aléatoire de la distribution spatiale, qui stipule que la distribution des événements observés est consistante avec un processus de Poisson (Figure 7b). Des valeurs positives pour L(t) indiquent une sous-dispersion ou une distribution régulière (Figure 7a). Des valeurs négatives de L(t) indiquent un processus agrégé (Figure 7c). Des intervalles de confiance locaux (valides pour

une valeur de t) peuvent être obtenus par des simulations de type Monte Carlo et permettent d'établir des diagnostics statistiquement significatifs (Figure 7). Lancaster et Downes (2004) proposent une bonne illustration des possibilités offertes par cette approche pour caractériser les distributions spatiales de ressources.

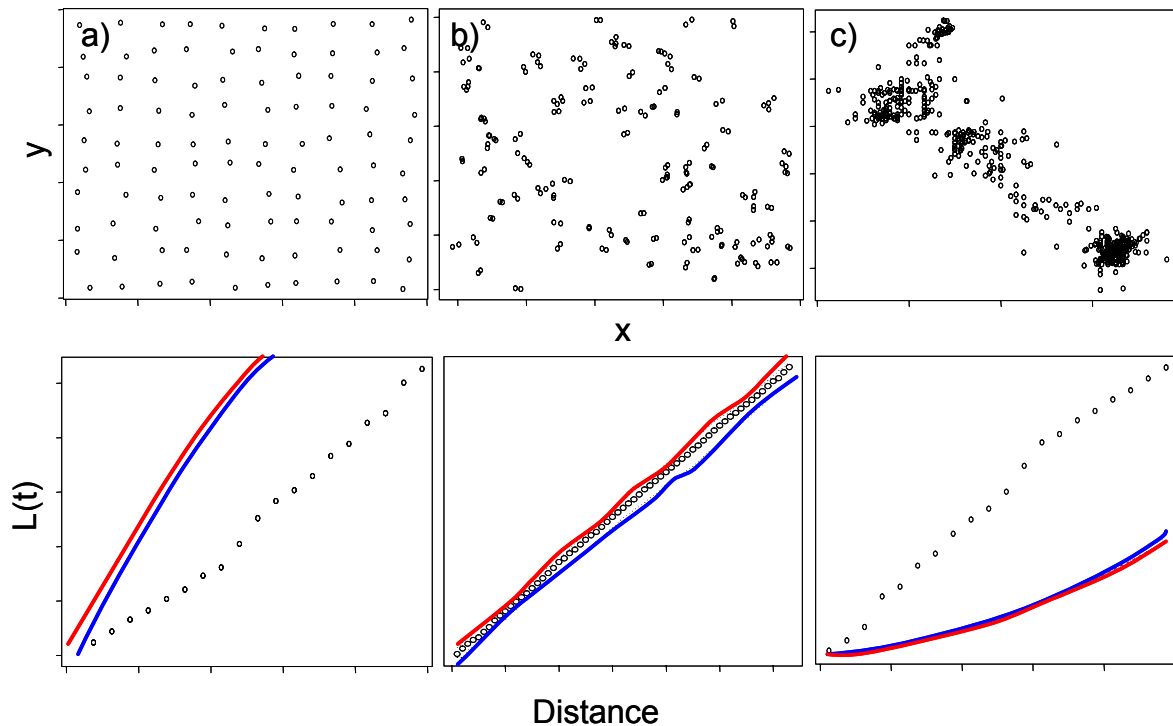


Figure 7. Grands types de distributions ponctuelles observées (en haut) et types de fonctions $L(t)$ de Ripley correspondantes (en bas) ; en bas, la courbe composée de ronds est l'estimation expérimentale de $L(t)$ en fonction du rayon du disque considéré ; les courbes en trait plein représentent les limites inférieures (bleu) et supérieures (rouge) de l'intervalle de confiance à l'intérieur duquel on peut qualifier la distribution d'aléatoire ; a) distribution de type inhibée (régulière) ; b) distribution de type aléatoire (Poisson) ; c) distribution de type agrégée.

L'estimation de la fonction $K(t)$ de Ripley peut être adaptée pour caractériser la distribution des densités associées aux points (processus ponctuels marqués). Pour une description plus détaillée de ces méthodes et de leurs applications, on pourra se référer par exemple à Ripley (1981), Dixon (2002) ou Stoyan et Stoyan (1995).

2.5.3. Applications en halieutique

Les plans d'échantillonnage des campagnes d'évaluation par acoustique sont réguliers et fournissent des données contiguës le long des transects. A partir de ces données, on peut reconstituer des bases de données 'dérivées' dont l'individu unitaire peut devenir l'agrégation par exemple (au lieu de l'unité d'échantillonnage), pourvu de variables de localisation, de taille, etc. C'est l'approche qu'adopte Petitgas (2003) pour identifier et caractériser les agrégations de bancs le long des transects d'une campagne d'évaluation acoustique. Lorsque les données sont considérées sous ce point de vue, les bancs peuvent être considérés comme des événements discrets d'un processus spatial ponctuel. L'intérêt de considérer l'occurrence des bancs comme un processus ponctuel réside dans le fait que l'on peut caractériser les agrégations sur toute une gamme d'échelles et non seulement à l'échelle unique de la portée du variogramme. Dans ce travail, l'agrégation de l'occurrence des bancs est caractérisée par une fonction de corrélation par paires, dérivée de la fonction K de Ripley. Par cette méthode, Petitgas (2003) met en évidence qu'entre la structure spatiale collective la plus petite (le banc) et la plus grande (la population), il

existe deux autres échelles d'organisation : l'agrégation de bancs (le cluster) et l'assemblage de clusters dont les dynamiques seraient déterminées par le comportement et les facteurs environnementaux respectivement.

2.6. Méthodes basées sur des mesures de distances

2.6.1. SADIE (Spatial Analysis by Distance Indices)

Les analyses spatiales par indices de distance (SADIE, ex. Perry, 1995) opèrent par comparaison de l'arrangement spatial de l'échantillon observé avec d'autres arrangements dérivés de lui, par exemple, ceux où les individus sont le plus groupés possible, ceux où ils sont organisés au hasard, et ceux où ils sont organisés de façon régulière. Ainsi, en partant d'un nombre donné d'individus pour chaque carré d'échantillonnage de l'aire analysée (la méthode est aussi transposable à des distributions de points), le principe consiste à calculer la distance totale que les individus devraient parcourir pour qu'ils se retrouvent tous dans un seul carré d'échantillonnage, la 'distance au peuplement'. Cette distance est utilisée comme un indice d'arrangement spatial. Alternativement, on peut aussi calculer la distance à parcourir pour obtenir le même nombre de points (i.e. la moyenne) dans chaque carré d'échantillonnage, la 'distance à la régularité'. Cette approche est une révision spatialement explicite des mesures moyenne-variance basées sur des comptages par carré d'échantillonnage. Elle est pourvue d'un test de significativité basé sur une procédure qui permute l'allocation des comptages entre les unités d'échantillonnage. Ces méthodes sont adaptées pour détecter des structures spatiales sous la forme de clusters, que ce soit de patches ou de vides.

2.6.2. Test de Mantel

Le test de Mantel (Mantel, 1967 in Dale *et al.*, 2002; Legendre et Legendre, 1998) est une méthode largement utilisée pour évaluer les relations entre deux matrices de distance, les distances pouvant correspondre à des positions géographiques ou à tout autre mesure de dissimilitude. La procédure par exemple a été originellement développée pour mettre en relation une matrice de distances spatiales et une matrice de distances temporelles par une régression généralisée. D'une façon générale, le test de Mantel simple est une procédure qui teste l'hypothèse selon laquelle les distances (ou les similarités) entre les objets d'une matrice A sont linéairement indépendants des distances (ou similarités) des objets dans une autre matrice B. Ce test peut être utilisé pour évaluer l'hypothèse que le processus qui a généré le premier groupe de distances est indépendant du processus qui a engendré le second groupe. La statistique de Mantel standardisée (r_M) correspond au simple coefficient de corrélation linéaire calculé entre deux groupes de distances (r_M élément de $[-1 ; 1]$).

2.7. Aires de répartition ou 'home ranges'

Le 'home range' est la zone dans laquelle un animal réalise ses activités normales (Worton, 1995). Cette définition, bien que donnant une description concise du phénomène biologique, ne donne aucune indication sur la manière dont cette zone devrait être estimée à partir de l'observation de l'animal. En halieutique, quelques indices très simples ont été utilisés dans le but d'estimer ce type d'aire de répartition. Crecco et Overholts (1990) pour estimer un indice de surface de stock sur une série temporelle de campagnes de chalutage de 20 ans calculent une 'surface d'anomalie positive d'abondance' (l'indice est défini comme la somme de tous les carrés d'échantillonnage pour lesquels la moyenne arithmétique des captures d'adultes par coup de chalut excède la valeur moyenne de capture d'adultes par coup de chalut pour toutes les zones et toutes les années). Swain et Wade (1993) établissent des surfaces pour lesquelles les captures à un âge donné excèdent le quantile des 60%.

Guo *et al.* (2005) adoptent une approche par simulation et élaborent un modèle pour estimer l'impact de différents facteurs environnementaux et démographiques sur la variabilité de l'aire de répartition. Worton (1987) propose une revue des méthodes empiriques permettant de déterminer quantitativement le « home range » sur la base de données expérimentales. Deux approches

paramétriques sont évoquées : la méthode du polygone qui rend compte de l'étendue de l'aire de distribution et la méthode du centre d'activité qui, en plus de décrire l'étendue de l'aire d'occupation, prend en compte son intensité d'usage. Le concept de « home range » peut par ailleurs être formalisé par un modèle probabiliste faisant l'hypothèse qu'un animal a une utilisation fixe mais inconnue du plan pour une période donnée. En utilisant ce modèle conceptuel, on peut définir la taille du home range comme la zone minimum dans laquelle l'animal a une probabilité spécifiée (ex. 95%) de se trouver : c'est la zone délimitée par un contour établi par une densité de probabilité de distribution d'utilisation.

De façon pratique, cette approche probabiliste du « home range » peut être abordée grâce aux estimateurs Kernel (ex. Petitgas, 2003; Austin, 2004). Les estimateurs Kernel de densité appartiennent à la catégorie des estimateurs non-paramétriques. Les estimateurs non paramétriques n'ont pas de structure fixe et dépendent de l'ensemble des points de données pour parvenir à une estimation. De façon formelle, les estimateurs Kernel lissent la contribution de chaque point d'observation sur un voisinage local dans le jeu de données. La contribution du point d'observation x_i à l'estimation à produire en un point x dépend de la distance qui sépare ces deux points. L'importance de la contribution du point d'observation dépend de la forme de la fonction de Kernel et de sa bande passante. Soit $f(x)$ la fonction de densité de probabilité à être estimée ; soit $k(x)$ la fonction de densité Kernel ; le Kernel est habituellement une fonction symétrique : $k(x)=k(-x)$ de bande passante h , centrée sur x . L'estimateur Kernel de $f(x)$ est alors :

$$\hat{f}(x) = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n k\left(\frac{x - x_i}{h}\right)$$

Même si les fonctions Kernel gaussiennes sont les plus souvent utilisées, il en existe différentes autres formes (exemple en

Figure 8):

- Uniforme : $K(u) = \frac{1}{2}$
 - Triangle : $K(u) = 1 - |u|$
 - Epanechnikov : $K(u) = \frac{3}{4}(1 - u^2)$
 - Quartic : $K(u) = \frac{15}{16}(1 - u^2)^2$
 - Triweight : $K(u) = \frac{35}{32}(1 - u^2)^3$
 - Gaussien : $K(u) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}} \exp(-\frac{1}{2}u^2)$
 - Cosinus : $K(u) = \frac{\pi}{4} \cos(\frac{\pi}{2}u)$
- Avec $u = \frac{x - x_i}{h} \leq 1$

Les valeurs échantillonnées en dehors de la bande passante n'interviennent pas dans l'estimation de f en x . La fonction $f(x)$ estimée sera rugueuse pour de faibles valeurs de h et deviendra plus lisse au fur et à mesure que h croît. Le choix particulier de la forme du Kernel est moins décisif que celui de la bande passante et il est recommandé que des essais préliminaires soient menés avec différentes valeurs de bande passante. Notons qu'il est très aisé de procéder à du bootstrap sur l'estimation de densité Kernel. Cela signifie que l'estimateur Kernel de densité est plus qu'une représentation graphique heuristique, mais peut aussi être utilisé dans des analyses statistiques comme une fonction de densité de probabilité (Fortin et al, 2005). Le bootstrap peut aussi être utilisé pour construire des intervalles de confiance pour les estimations.

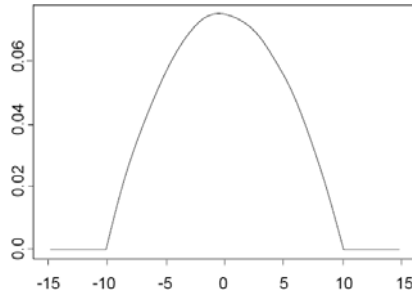
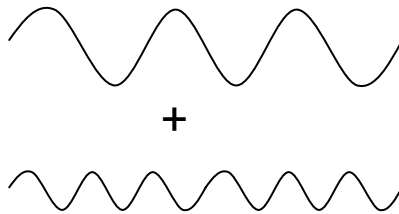


Figure 8. Kernel de Epanechnikov (ordonnée) avec une bande passante (abscisse) $h=10$. Repris de Petitgas (2003).

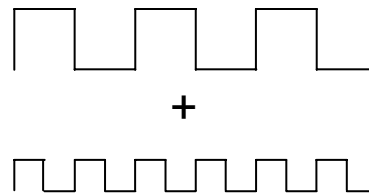
2.8. Analyses fréquentielles

2.8.1. Analyse spectrale

L'analyse spectrale est une technique qui examine la périodicité contenue dans les distributions spatiales en ajustant des fonctions sinus et cosinus aux données et en déterminant quelles fréquences ou longueurs d'onde s'ajustent le mieux (Ripley, 1978). Habituellement, on applique ce genre de méthode à des données correspondant à des séries de mesures de type continues ou régulièrement espacées. L'une des techniques pour ce genre d'analyse est la transformation de Fourier (Figure 9), qui décompose le signal contenu dans la série de données en une combinaison d'ondes sinus de fréquences et de positions diverses (voir Legendre et Legendre, 1998). Une technique étroitement liée est la transformation de Walsh (Figure 9) qui décompose le signal en une combinaison d'ondes carrées de diverses fréquences et positions (Ripley, 1978).



Transformation de Fourier



Transformation de Walsh

Figure 9. Types de transformées pour l'analyse spectrale : combinaison de fonctions sinus (Transformation de Fourier), combinaison de fonctions carrées (Transformation de Walsh).

2.8.2. Ondelettes

L'analyse en ondelettes (ex. Torrence et Compo, 1997, pour une introduction) est une approche pour analyser les données spatiales (ou temporelles), du même type de l'analyse spectrale, mais qui utilise un gabarit ou ondelette fini plutôt que des fonctions sinus et cosinus. L'analyse procède en fournissant des mesures de la qualité d'ajustement de l'ondelette à la donnée (Figure 10).

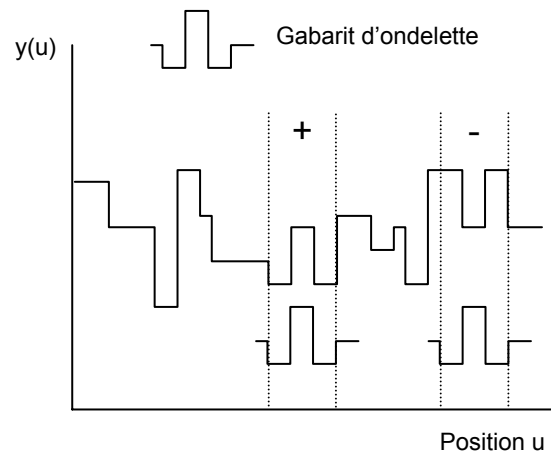


Figure 10. Illustration du concept de base de l'analyse en ondelettes. Le gabarit d'ondelette, pour toute une gamme de tailles et de positions, est comparé à la série de données. Les tailles et positions qui fournissent des bons ajustements produisent des valeurs très positives de la transformée d'ondelette. Celles qui fournissent de mauvais ajustements produisent des valeurs très négatives. Redessiné de Dale et al., (2002).

De même que l'analyse spectrale, l'analyse en ondelettes s'applique en général à des données correspondant à des séries de mesures de type continu ou régulièrement espacées. La transformée d'ondelette est fonction de la taille et de la position d'ondelette. Elle présente des valeurs positives lorsque l'ajustement entre les données en un point particulier et le gabarit d'ondelette est très bon. Inversement, la transformée d'ondelettes présente des fortes valeurs négatives lorsque l'ajustement est très mauvais. Différents types de fonctions peuvent être utilisés pour la transformée d'ondelette: le 'Mexican hat', le 'Haar', le 'French top hat' et le 'Morlet' (Figure 11).

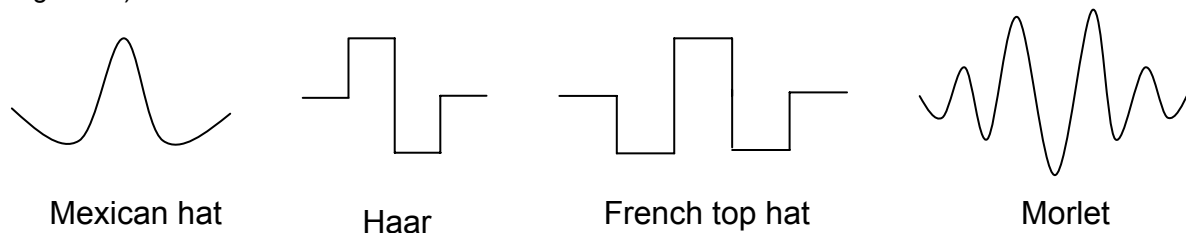


Figure 11. Fonctions usuelles utilisées comme gabarit d'ondelette.

L'analyse en ondelettes appliquée à des données spatiales permet de mettre en évidence une périodicité dans les structures. Elle a par exemple été employée par Csillag et Kabos (1996 in Dale et al., 2002) pour procéder à une décomposition hiérarchique de la variance des densités d'une couverture végétale de prairie observée par images satellites.

2.9. Dimension fractale

Aborder le thème de la dimension fractale ne peut se résumer à la présentation de méthodes d'estimation. Proposé par Mandelbrot (ex. Mandelbrot, 1977), le concept de fractale s'accompagne d'une géométrie propre. Son application à l'étude d'objets écologiques nécessite des accommodements ou hypothèses simplificatrices qui rendent le calcul et l'interprétation de la dimension fractale non triviaux. C'est pour ces raisons que ce paragraphe sera délibérément plus développé que les précédents.

De façon intuitive, la dimension fractale indique un certain degré d'occupation de l'espace physique par une forme fragmentée, ramifiée, tortueuse (Frontier, 1987). En d'autres termes, la dimension fractale décrit la complexité d'une forme (Sugihara et May, 1990). Rappelons que la dimension du

point est 0, celle de la ligne 1, celle d'une surface 2 et celle d'un volume 3 (c'est ce que nous appellerons par la suite dimension topologique). La dimension fractale est une dimension non-entière comprise entre deux dimensions topologiques. Elle décrit un 'degré d'occupation' de l'espace euclidien de dimension entière immédiatement supérieure (Frontier *et al.*, 2004). Par conséquent, la dimension fractale d'une distribution de points ou d'une courbe décrit leur capacité à remplir l'espace à 2 dimensions et sera donc comprise entre 0 et 2 pour une distribution de points, et 1 et 2 pour une courbe. La dimension fractale d'une surface si elle décrit la capacité de remplissage de l'espace à 3 dimensions sera donc comprise entre 2 et 3. La Figure 12 donne des exemples de distribution de points, de courbes et de surfaces à caractère fractal.

Selon la nature des données disponibles, la dimension fractale d'un objet peut être estimée de différentes façons (voir Tableau 4 pour une synthèse). On présentera dans la suite les méthodes d'estimation les plus courantes. Pour une revue plus détaillée des méthodes utilisées dans diverses disciplines, on pourra se reporter par exemple à :

<http://www.umanitoba.ca/faculties/science/botany/labs/ecology/fractals/fractal.html>.

Nous terminerons cette partie par la présentation de quelques applications de cette approche en écologie et par quelques éléments sur les difficultés d'utilisation qui peuvent lui être associées.

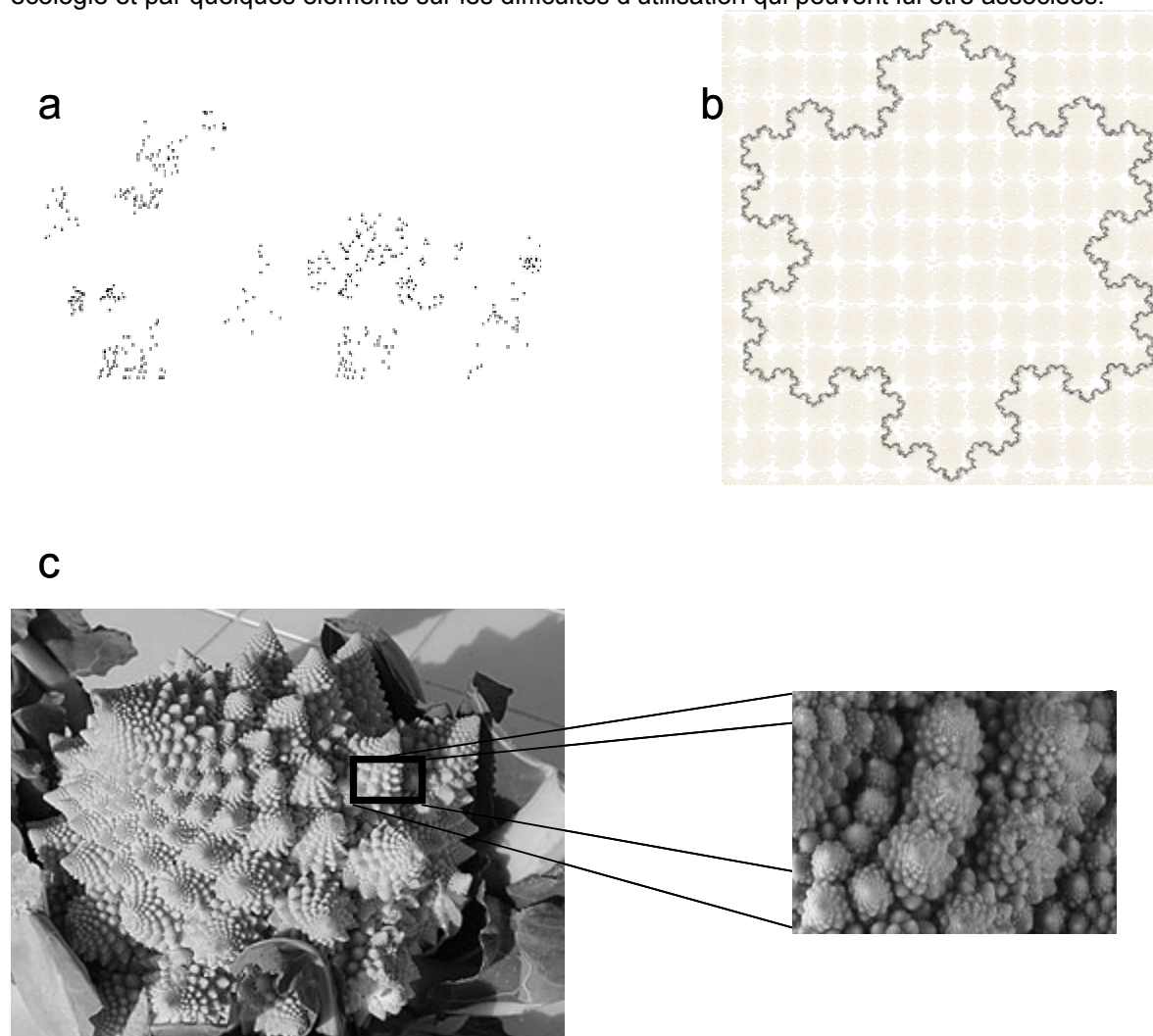


Figure 12. Exemples de formes fractales dans des espaces de dimensions topologiques différentes. (a) Distribution fractale de points (dimension topologique 0) générée par le processus des poussières de Lévy (Mandelbrot, 1977); la dimension fractale correspondante sera comprise entre 0 et 2; (b) Courbe fractale (courbe de Koch, Mandelbrot, 1977 par ex.); la dimension fractale

correspondante sera comprise entre 1 et 2 ; (c) Surface fractale du chou fleur romanesco ; la dimension fractale correspondante sera comprise entre 2 et 3.

2.9.1. Méthode des diviseurs

Cette méthode est adaptée à la détermination de la dimension fractale d'une courbe (objet à 1 dimension comme une trajectoire (Dicke et Burrough, 1988), bordure d'une structure à 2 dimensions, etc.). Il se trouve que la longueur L de nombreux objets de ce type dépend de l'échelle de mesure δ , selon une simple loi puissance (Sugihara et May, 1990) :

$$L(\delta) = K\delta^{1-D}$$

avec D , la dimension fractale ($1 < D < 2$).

De façon pratique, l'idée est d'arpenter la courbe en y déplaçant un segment de longueur donnée δ . Les modalités pratiques d'estimation de D avec cette méthode ont déjà été présentées dans l'encadré 'Indices de tortuosité d'une trajectoire'.

Comme l'estimation de la longueur de la courbe $L(\delta)$ est susceptible de varier avec le point de la courbe où l'on démarre la mesure, il est recommandé que la procédure soit réitérée avec différents points initiaux (Sugihara et May, 1990).

2.9.2. La VFractale: estimateur de la dimension fractale de trajectoires d'animaux

La tortuosité des trajectoires animales, qui permet d'avoir une idée de la façon dont les organismes perçoivent leur environnement, a été principalement mesurée par la dimension fractale, estimée la plupart du temps par la méthode des diviseurs. Pour mesurer la façon dont les animaux utilisent leur habitat à différentes échelles, il est important de mesurer une dimension fractale globale mais aussi de voir comment celle-ci change avec l'échelle. Lorsque l'on mesure plusieurs fois la longueur du même objet avec des diviseurs de longueur variable, les différents points obtenus sont corrélés. Par conséquent, pour le nuage de points en coordonnées logarithmiques utilisé par la méthode des diviseurs, il n'existe pas de test statistique valide pour mesurer si le changement de la dimension fractale avec l'échelle est significatif. Pour trouver une parade à cette limitation, Nams (1996) propose une nouvelle façon d'estimer la dimension fractale d'une trajectoire, l'estimateur VFractale (voir encadré 'indices de tortuosité trajectoire'). La VFractale et la méthode des diviseurs ont des atouts différents. La méthode des diviseurs est plus efficace pour calculer une dimension fractale générale si les données viennent d'une trajectoire de mouvement continue. La VFractale donne aussi une mesure de l'erreur d'estimation.

2.9.3. Méthode des grilles ou comptage de boîtes

Cette méthode est recommandée lorsque les données, qu'elles soient des points, ou des courbes ou des frontières de surface sont représentées relativement à un plan ('image' d'une distribution). Le principe consiste à superposer sur l'image de la distribution une grille régulière composée de carrés de côté δ (Figure 13).

Lorsque l'on a affaire à des courbes (trajectoires ou bordures, Figure 13b, c), pour une valeur de δ donnée, on compte le nombre de carrés $C(\delta)$ de la grille qui contiennent une partie de la courbe. On répète l'opération pour différentes valeurs de δ , et on estime la pente (m) de la régression entre $C(\delta)$ et δ en coordonnées logarithmiques. On a alors :

$$D = -m$$

Notons bien que dans le cas de l'étude de surfaces, cette dimension fractale caractérise la fractalité de la bordure des agrégations et non la fractalité des surfaces en elles-mêmes.

Lorsque l'on a affaire à une distribution de points (voir Frontier *et al.*, 2004 pour la notion de nuage de points à structure hiérarchisée ou poussière fractale générée par un processus de Lévy), on remplace le comptage de carrés 'occupés' (Figure 13a) par l'estimation de la dispersion relative $R(\delta)$:

$$R(\delta) = \frac{\sigma^2(\delta)}{m_1(\delta)}$$

On estime la pente (m) de la régression entre $R(\delta)$ et δ et on a alors :

$$D = 1 + m$$

Comme de faibles re-orientations de la grille peuvent produire des valeurs différentes de $C(\delta)$ et de $R(\delta)$, les placements de grille devraient être répliqués aléatoirement pour obtenir une distribution des valeurs de D .

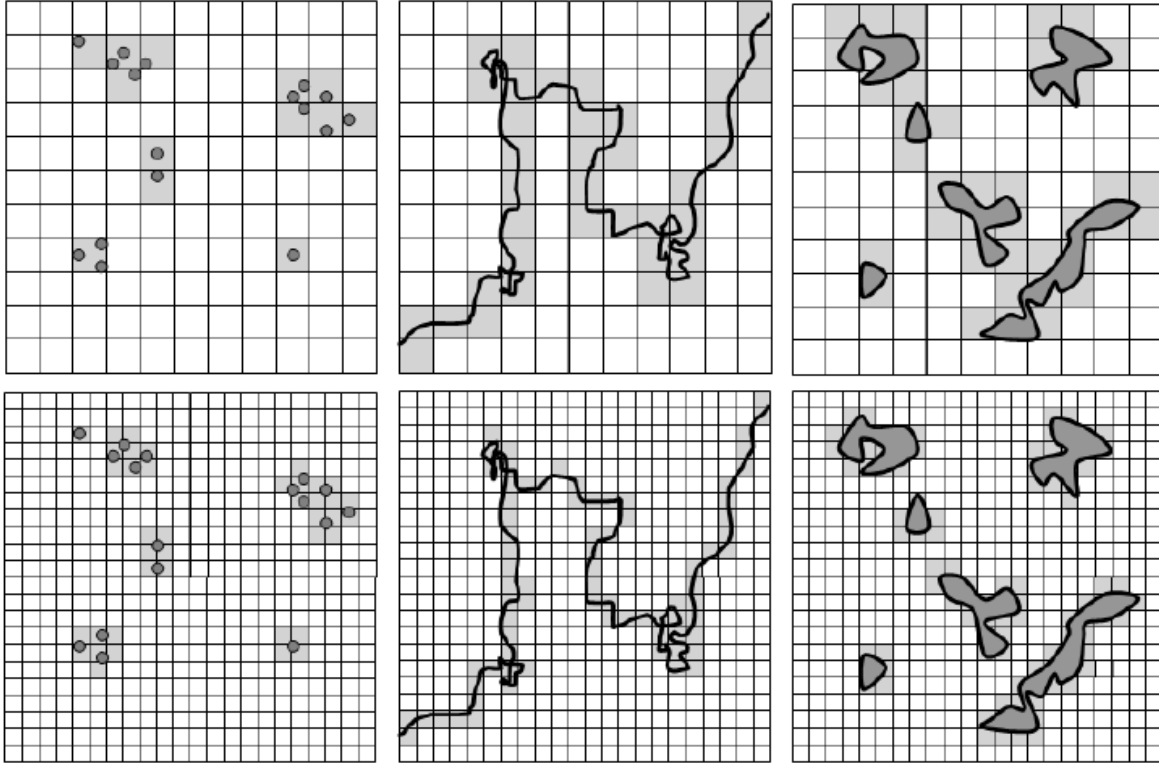


Figure 13. Méthode de comptage par boîte pour estimer la dimension fractale de distributions de points (a), de courbes (b), des bordures d'une distribution d'agrégats (c). Pour chaque cas, on a l'illustration de 2 résolutions de grille différentes.

Insistons à nouveau sur le fait que l'estimation d'une dimension fractale par l'application d'une grille sur une distribution d'îlots caractérisera bien la complexité de la bordure des agrégats (Bradbury et Reichelt, 1983; Bradbury *et al.*, 1984). La méthode du comptage par boîte peut être étendue à la détermination de la dimension fractale de surfaces (comme le corail par exemple, Basillais, 1997 in Frontier *et al.*, 2004, 'annexe fractales') qui sera alors comprise entre 2 et 3; la grille est alors tridimensionnelle (Sugihara et May, 1990).

2.9.4. Relation aire-périmètre

Si l'objet d'étude est constitué d'une mosaïque d'îlots ou d'agrégats irréguliers, (par exemple des images de couleur de l'océan ou d'agrégats de végétation), la dimension fractale des frontières de ces îlots peut être estimée à partir des estimations de périmètre et d'aire, en utilisant la relation suivante :

$$P = A^{D/2}, \text{ en d'autres termes } D = 2 \frac{\log(P)}{\log(A)}$$

Cela revient donc à estimer périmètre et aire de chaque îlot à une échelle δ donnée et à représenter ces valeurs en coordonnées logarithmiques. La pente de la régression entre aires et périmètres correspondants est une estimation de $D/2$. Le choix de l'échelle δ ne devrait pas affecter le résultat, tant que les objets sont à caractère fractal, générés par des processus similaires quelle que soit l'échelle.

Cependant les objets naturels ont rarement des caractéristiques fractales 'pures', c'est-à-dire que le caractère fractal n'existe souvent que sur une gamme finie d'échelles. Pour cette raison, D peut varier avec l'échelle δ . Cette dépendance de D avec l'échelle est de fait utilisée en écologie. En effet, une variation dans D est susceptible d'indiquer un changement dans le processus générateur de la distribution observée (Sugihara et May, 1990).

Notons bien que l'estimation de D par cette méthode repose sur un ensemble de mesures pour un ensemble d'îlots ou agrégations. Cela est en contraste avec la méthode précédente du comptage par boîte qui peut être appliquée à l'enveloppe d'une seule agrégation.

2.9.5. Distribution hyperbolique

Certains processus générant des agrégations auto-similaires (c'est-à-dire analogues mais à des échelles différentes ; voir par exemple les îlots de Koch, Mandelbrot, 1977 ; Pascual *et al.*, 2002) produisent des distributions de surfaces hyperboliques (Burrough, 1986; Dale *et al.*, 2002):

$$\Pr(A > a) = ca^{-B}$$

avec $\Pr(A > a)$ la proportion d'agrégations dont l'aire A est supérieure à une valeur spécifique a , c et B des constantes positives.

Des distributions hyperboliques ont par exemple été mises en évidence pour des patches de végétation (Hastings in Sugihara et May, 1990). Mandelbrot (1977) suggère que, dans ce genre de cas et sous certaines hypothèses sur le mécanisme générateur, il est possible d'ajuster une distribution hyperbolique aux données d'aires d'agrégations, et d'obtenir par là une estimation de la dimension fractale de l'enveloppe des agrégations. En particulier, quand le processus générateur a une forme géométrique spécifique, on peut démontrer que $D = 2B$.

Comme pour les relations aire-périmètre, l'estimation de D est basée sur la distribution d'un ensemble de mesures, mais tout ce qui est requis ici est l'aire de chaque agrégation à une échelle δ donnée.

2.9.6. Pente à l'origine du semi-variogramme

L'estimation de la dimension fractale d'une distribution à partir du semi-variogramme d'ordre 2 (voir aussi chapitre III) est relativement courante dans la littérature (ex. Bradbury *et al.*, 1984; Russel *et al.*, 1992; Leduc *et al.*, 1994; Dale *et al.*, 2002). Cependant, les fondements théoriques permettant ce type d'estimation sont rarement rappelés. L'équation d'estimation de D , $D = 2 - (\text{pente variogramme en log-log} / 2)$, est rarement explicitée et présente par là-même le risque d'être 'plaquée' sur n'importe quel type de données et de sortir de ses limites d'applicabilité. Ce 'flou' méthodologique mérite d'être levé pour éviter un usage erroné de la méthode.

Rappelons donc pour commencer que d'une façon générale, une distribution spatiale vue comme la réalisation d'une fonction aléatoire $Z(x)$ peut être caractérisée par les variogrammes d'ordres 1 et 2 :

$$\gamma_1(h) = \frac{1}{2} E(|Z(x) - Z(x+h)|)$$

$$\gamma_2(h) = \frac{1}{2} E((Z(x) - Z(x+h))^2)$$

h représentant une distance.

Dans le cas d'une distribution à caractère fractal, il a été démontré que le variogramme d'ordre 1 de la distribution peut être modélisé par une fonction puissance isotropique dont l'exposant correspond à la dimension fractale (ex. Mandelbrot, 1977; Bruno et Raspa, 1989):

$$\begin{aligned}\gamma_1(h) &= ch^\alpha \text{ avec} \\ D &= (N+1) - \alpha\end{aligned}$$

N étant la dimension topologique de l'objet étudié.

Les logiciels les plus courants proposant des traitements géostatistiques permettent quasiment exclusivement l'estimation du variogramme d'ordre 2. Il est donc intéressant d'établir les relations existant entre $\gamma_1(h)$ et $\gamma_2(h)$ afin de pouvoir estimer la dimension fractale D à partir de la pente à l'origine β du variogramme d'ordre 2 en coordonnées logarithmiques. Ces relations dépendent du modèle de distribution des densités auquel peut se rapporter la distribution observée :

- si les données sont exprimées en présence-absence, les densités sont constantes dans les partitions de l'espace (0 ou 1) et le modèle de fonction aléatoire le plus approprié est le modèle de type mosaïque (Mandelbrot, 1977). On a alors:

$$\gamma_1(h) = \gamma_2(h)$$

Dans ce cas, la dimension fractale peut être déduite directement de la pente à l'origine du variogramme d'ordre 2. Pour ce faire, on établit le variogramme expérimental d'ordre 2 en coordonnées logarithmiques et la pente d'une régression à l'origine donne une estimation de la dimension fractale :

$$\begin{aligned}\log(\gamma_1(h)) &= \log(\gamma_2(h)) = \log(c) + \alpha \log(h) = \log(c) + \beta \log(h) \\ D &= (N+1) - \beta\end{aligned}$$

- si les données sont exprimées en densités, et que l'on peut faire l'hypothèse d'une distribution normale de ces densités, on peut utiliser le modèle gaussien et on a alors:

$$\begin{aligned}\gamma_1(h) &= \sqrt{\gamma_2(h)} = ch^\alpha \\ \gamma_2(h) &= c^2 h^{2\alpha} \\ \log(\gamma_2(h)) &= 2\log(c) + 2\alpha \log(h) = 2\log(c) + \beta \log(h) \\ D &= (N+1) - \beta/2\end{aligned}$$

Rappelons que la construction d'un variogramme nécessite des données ayant pour le moins une dimension d'espace et une élévation. Cette méthode basée sur le variogramme n'est donc pas appropriée pour l'estimation de la dimension fractale d'une distribution de points ou d'une trajectoire. Elle est par contre adaptée à l'analyse des trajectoires et des surfaces pourvues d'une élévation ou d'une densité. A partir d'une surface de densité, trois approches sont possibles (Figure 15):

- on projette sur le plan la surface de densité en ayant au préalable converti les densités en données de type présence-absence ou inférieure-supérieure à un seuil de densité. L'objet d'étude, correspondant dans ce cas à des tâches de présence obtenues par la projection, a une dimension topologique égale à 2. On obtiendra alors une estimation de la dimension fractale caractérisant la complexité de l'occupation de l'espace par les tâches par

$$D = 3 - \beta$$

- on réalise des coupes verticales dans la surface d'étude et l'on obtient alors un nouvel objet d'étude composé d'une dimension spatiale et d'une densité. Etant représenté par une courbe, cet objet a une dimension topologique égale à 1. L'estimation de la dimension fractale de chaque coupe de la surface est alors donnée par :

$$D = 2 - \beta/2$$

La moyenne des dimensions fractales par coupe, augmentée d'une dimension (+1) donne une estimation de la dimension fractale de la surface (Mandelbrot, 1977).

- on projette sur le plan la surface de densité. On a alors un objet composé de deux dimensions spatiales et d'une densité, et donc de dimension topologique 2. L'estimation de la dimension fractale de la surface est donnée par :

$$D = 3 - \beta/2$$

La conclusion majeure de cette réflexion est donc que l'estimation de la dimension fractale par la pente à l'origine du variogramme en coordonnées logarithmiques :

- dépend des données disponibles;
- ne caractérise pas les mêmes objets selon les données auxquelles elle s'applique.

Bruno et Raspa (1989) soulignent enfin que l'estimation de la dimension fractale à partir du variogramme présente des avantages par rapport aux méthodes classiques des diviseurs ou du comptage par boîte. Cette estimation décrit en effet mieux le comportement du processus près de l'origine, ce qui est souvent la gamme d'échelles intéressante et qui est mal décrite par les autres méthodes à cause d'un problème de limite de résolution des diviseurs ou de la grille.

2.9.7. Multifractales

De nombreuses structures naturelles s'apparentant aux fractales sont déterminées par un grand nombre de processus générateurs opérant à différentes échelles. De telles structures, dénommées multi-fractales, sont caractérisées par des dimensions fractales qui varient avec l'échelle et qui requièrent donc, non pas une valeur unique de dimension fractale mais plutôt un spectre de dimensions fractales pour être décrites correctement. On pourra se référer par exemple à Seuront *et al.* (1999 et 2004) pour des exemples d'application des multifractales à l'étude de la distribution du phytoplancton.

2.9.8. Quelques applications écologiques

Dans la littérature l'estimation de la dimension fractale est appliquée à un large panel de problématiques écologiques. L'une des applications les plus immédiates de la notion de dimension fractale est la quantification de la texture d'un espace (Sugihara et May, 1990). Par exemple, Morse *et al.* (1985) cherchent à comprendre pourquoi dans un habitat donné, on rencontre en général beaucoup plus d'individus d'espèces de petite taille que de grande taille. En utilisant la dimension fractale comme mesure de l'habitat disponible à différentes échelles dans couvert végétal où vivent des espèces d'arthropodes de tailles variables, ils montrent que une espèce A pour laquelle la longueur des individus est inférieure d'un ordre de grandeur à celle d'une espèce B, dispose de 3.6 à 10 fois plus d'habitat disponible que l'espèce B. Bradbury et Reichelt (1983) et Mark (1984) caractérisent la topographie des bordures d'un récif corallien à l'aide de l'estimation de sa dimension fractale et discutent de l'intérêt d'une organisation à caractère fractal pour une surface biologique où doivent se réaliser des échanges.

La mise en évidence de structures à caractère fractal peut par ailleurs permettre d'élaborer des hypothèses sur les mécanismes générateurs des structures observées. Dans leur revue très complète sur les usages et mésusages de la géométrie fractale, Halley *et al.* (2004) proposent une liste des mécanismes susceptibles de générer l'apparition de structures ou de distributions fractales dans la nature :

- par empreinte, une structure fractale peut apparaître simplement par réflexion d'une autre structure fractale sous-jacente. Par exemple, la distribution fractale d'une espèce est susceptible de refléter une distribution fractale de son habitat et/ou de son champ de proies;
- par de l'aléatoire multi-échelle, certaines combinaisons de processus aléatoires, opérant à différentes résolutions, peuvent générer des structures résultantes statistiquement fractales;
- par des règles de ramification successives, comme par exemple la morphologie des plantes;
- par des croissances d'agréations par accréation d'éléments aux déplacements aléatoires;

- par des processus de dispersion suivant une loi puissance. C'est le cas par exemple du processus de poussière de Lévy (Mandelbrot, 1977; Cole, 1995);
- par des processus de naissance-mortalité dans lesquels le processus de naissance est aléatoire mais le processus de mortalité spatialement agrégé, ou vice-versa;
- par de la criticité⁴ auto-organisée.

Tsuda (1995), par exemple, estime la dimension fractale de la distribution d'une population de copépodes. Comme celle-ci est bien supérieure à la dimension fractale habituellement proposée pour les structures turbulentes, Tsuda suggère que la distribution des copépodes est donc influencée par d'autres processus que la turbulence comme les migrations nycthémerales, la phototaxie, la rhéotaxie, les comportements sociaux.

Par ailleurs, un changement de la dimension fractale à des échelles particulières est susceptible d'être le témoin d'un changement dans les origines fonctionnelles des structures observées (Frontier, 1987 ; Sugihara et May, 1990 ; With, 1994 ; Nams, 1996 ; Bascompte et Vilà, 1997 ; Fritz, 2003 ; Nams, 2005). Bradbury *et al.* (1984) mettent en évidence que la dimension fractale de la bordure de la barrière de corail australienne dépend de la gamme d'échelles considérée. Ils mettent en relation ces gammes d'échelles avec (i) la taille des structures anatomiques unitaires (branches et convolutions), (ii) la taille d'une colonie adulte, et (iii) la taille des structures géomorphologiques majeures comme les massifs. With (1994) et Nams (1996, 2005) utilisent les changements de la dimension fractale caractérisant les trajectoires d'animaux pour mettre en évidence les transitions dans la façon dont les animaux perçoivent leur environnement et répondent à la structure sur-dispersée de leur environnement. Bascompte et Vilà (1997) estiment la dimension fractale de trajectoires de renards et montrent que la dimension fractale des trajectoires des femelles change au cours de l'année, en fonction des périodes où elles ont ou non charge de jeunes.

Enfin, l'estimation de la dimension fractale peut constituer une mesure de la connexion entre les structures spatiales fractales et la persistance des dynamiques browniennes modifiées (Sugihara et May, 1990). En effet, une persistance forte dans un système (i.e. existence de mémoire dans les processus) devrait être à l'origine de structures aux frontières relativement lisses et d'agrégaions aux surfaces relativement grandes et uniformes (D faible). *A contrario*, une persistance réduite dans un système devrait se traduire par des paysages complexes et fragmentés, dominés par de nombreuses petites surfaces (D élevée). A ce sujet, Sugihara et May (1990) évoquent un travail non publié sur l'écosystème du courant de Californie à base d'imagerie satellite qui met en évidence empiriquement cette relation entre persistance et complexité : ils comparent les structures observées dans l'écosystème entre des périodes stables de faible productivité des années typiques et des conditions transitoires type El Niño. Lors des phénomènes transitoires el Niño (faible persistance), on observe un mélange de zones hautement et faiblement productives, qui présentent une apparence plus agrégée et plus disséquée que lors des années typiques (D élevée).

2.9.9. Difficultés associées à l'usage de la dimension fractale

L'un des intérêts des fractales pour les écologistes réside dans leur capacité à résumer la complexité et l'hétérogénéité d'une distribution spatiale et/ou temporelle en une seule valeur, la dimension fractale, censée être indépendante de l'échelle (Leduc, 1994). La contrepartie de cette puissance de synthèse réside dans les précautions qu'il est nécessaire de prendre lors de l'estimation et de l'interprétation de la dimension fractale.

Ne pas confondre autohomothétie et rugosité

Une fractale est un objet complexe dont on peut mesurer l'habilité à occuper l'espace de dimension topologique immédiatement supérieure (par exemple, capacité d'une courbe 1D à occuper le plan 2D). Cette complexité de l'objet peut être qualifiée de rugosité (Figure 14a). Les fractales sont aussi étroitement associées au concept d'auto-similarité ou homothétie, c'est-à-dire l'imbrication de structures analogues sur toute une gamme d'échelles (voir l'exemple typique de l'effigie de 'la

⁴ La criticité est une notion qui a été introduite par les physiciens dans le cadre de l'étude des phases de transition des matériaux ; dans cet état, les systèmes s'arrangent spontanément selon une organisation instable (Gisiger, 2001).

vache qui rit', Figure 14c). C'est sans doute l'association quasi-systématique de ces deux notions dans les travaux sur les fractales qui a entraîné leur assimilation abusive. En effet, il n'y a pas identité entre rugosité et auto-homothétie (Figure 14b). Certains objets auto-homothétiques (ex. la ligne droite, la spirale) ne sont pas rugueux et inversement, certains objets rugueux ne sont pas auto-homothétiques (ex. une trajectoire, la surface d'un paysage). Une fois établie cette non-identité entre les deux propriétés, il est intéressant de constater que la dimension fractale, selon la méthode choisie pour sa détermination, ne caractérise pas forcément les mêmes propriétés des objets. Ainsi, les méthodes basées sur une répétition de mesures à des résolutions différentes (ex. méthode des diviseurs, du comptage par boîtes, distribution hyperbolique), de par leur principe même, estiment une dimension fractale qui décrit les propriétés globales d'auto-homothétie de l'objet. Par contre, les méthodes basées sur les relations aire-périmètre ou sur le variogramme caractérisent plutôt le degré de complexité des objets c'est-à-dire leur propriété locale de rugosité. Nous en concluons donc que selon la méthode d'estimation choisie pour la dimension fractale d'un objet son interprétation 'bio-éthro-écologique' pourra être différente. Alternativement, des dimensions fractales identiques, si elles proviennent de modes de calcul différents, ne seront pas toujours strictement comparables.

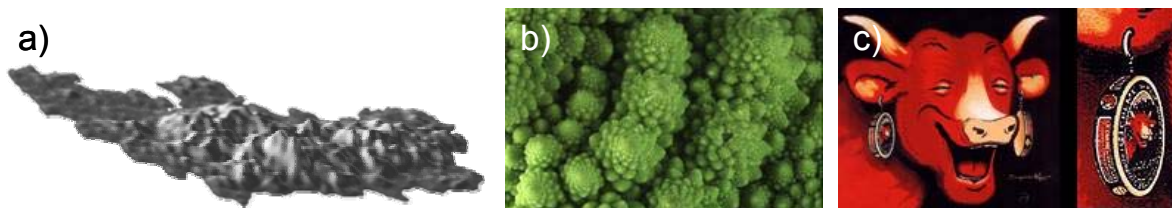


Figure 14. (a) Surface rugueuse ; (b) surface auto-homothétique et rugueuse ; (c) image auto-homothétique

Nécessité de mesures sur une grande gamme d'échelles

Si l'objet de l'étude est de démontrer la nature auto-homothétique de la structure observée, il faut considérer au moins 3 ordres de grandeur d'échelles (Halley *et al.*, 2004), ce qui est très rarement le cas dans la littérature, étant donnée la difficulté de collecter des données correspondant à ces 3 ordres de grandeur d'échelle. Les données d'observation par satellite, et les données de sonar multi-faisceaux pour l'observation des agrégations de poissons, sont prometteuses dans ce cadre.

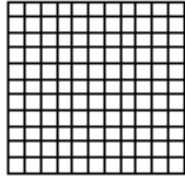
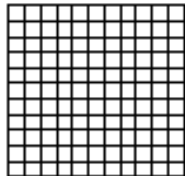
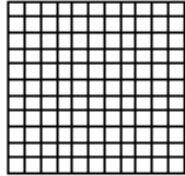
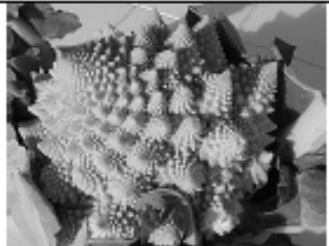
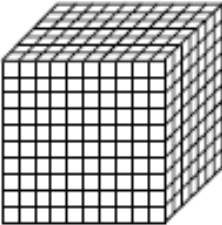
Effet de l'abondance et de la gamme d'échelles

Certaines méthodes d'estimation de la dimension fractale, en particulier l'une des plus répandues, celle du comptage par boîtes, sont très sensibles à la proportion et au mode d'occupation de la grille. La fraction des cellules occupées tend à augmenter au fur et à mesure que les cellules sont agrégées à des échelles plus grandes, jusqu'à ce que toute la grille soit occupée. Au-delà de cette limite, la dimension fractale mesurée sera forcément égale à 2. Même avant sa saturation, progressivement, des régions de plus en plus grandes de la grille seront occupées, résultant en une augmentation artificielle de la dimension fractale. A l'inverse, si la proportion d'occupation de la grille est faible, alors aux échelles d'analyse larges, toute la zone d'occupation est susceptible d'être contenue dans une seule cellule et la structure se comportera comme un point unique ($D=0$).

Difficultés liées à la régression linéaire

Diverses méthodes d'estimation de la dimension fractale reposent sur une régression linéaire. Si ces régressions peuvent fournir une estimation tout à fait acceptable de la dimension fractale, on ne peut malheureusement pas en extraire les statistiques habituellement associées (probabilité du risque de première espèce et intervalles de confiance). En effet, les points de la régression ne sont pas indépendants puisqu'on analyse le même objet à des échelles différentes. Des méthodes de simulation du type Monte Carlo permettent de résoudre ce type de problème et d'obtenir des intervalles de confiance.

Tableau 4. Synthèse des méthodes d'estimation de la dimension fractale applicables (x) ou non (-) en fonction de la nature de l'objet.

Type d'objet	Nature des données	Dimension topologique de l'objet	Dimension topologique de l'espace de représentation	Méthode des diviseurs	VFractale	Comptage par boîte	Relation aire-périmètre	Distribution hyperbolique	Pente du semi-variogramme
	Données de position (x,y)	Points ↓ 0	Plan ↓ 2	-	-		-	-	-
	Données de position (x,y)	Courbe ↓ 1	Plan ↓ 2	x	x		-	-	-
	Données de présence-absence ou Données de position (x,y)	Bordure de surfaces ou surfaces de présence ↓ Courbes ou aires ↓ 1 ou 2	Plan ↓ 2	x (dimension fractale de la bordure des agrégats)	x (dimension fractale de la bordure des agrégats, si on assimile la bordure à une trajectoire)	 (dimension fractale de la surface de présence)	x (dimension fractale de la bordure des agrégats)	x (dimension fractale de la bordure des agrégats)	x (dimension fractale de la surface de présence : rugosité du paysage)
	Données de position et de densité (x,y,z)	Surface ↓ 2	Espace ↓ 3	-	-		-	-	x (différents traitements possibles ; voir figure ?)

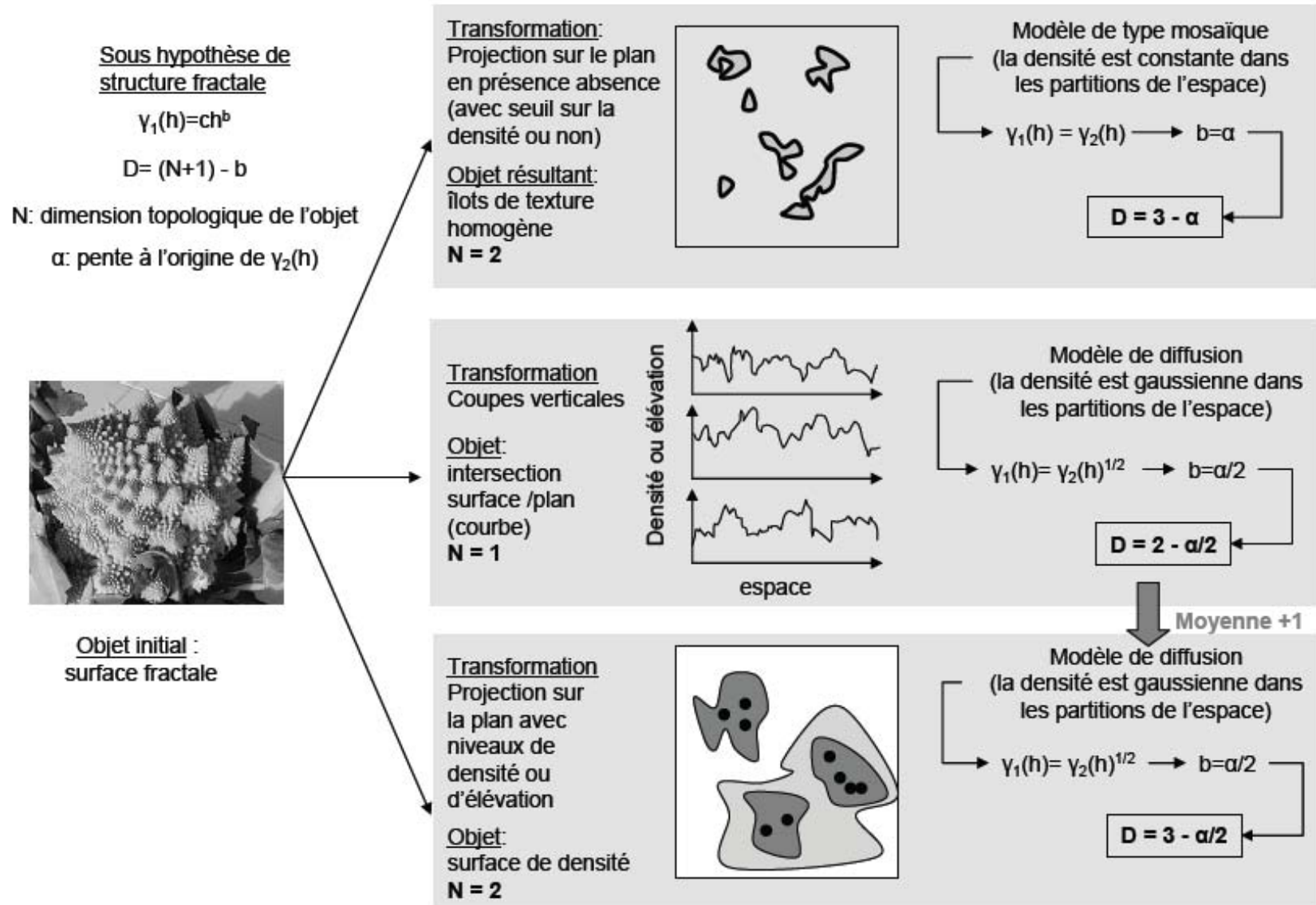


Figure 15. Estimation de la dimension fractale à partir de la pente à l'origine du variogramme. Sont présentés les 3 types de dimensions fractales pouvant être estimés à partir de la même surface et les caractéristiques de la forme qu'elles décrivent.

Que représente la dimension fractale estimée ?

Halley *et al.* (2004) soulignent que l'un des mésusages les plus courants dans les travaux utilisant la dimension fractale consiste en la confusion de la dimension fractale d'un objet par lui-même et de celle de ses bordures. Nous avons vu par exemple que lorsque l'on a affaire à une surface, selon la méthode d'estimation choisie, on estime la dimension fractale de la bordure de la ou des agrégations ou la dimension fractale de la surface en elle-même (Tableau 4). Au niveau écologique, les propriétés fractales d'une frontière et d'une surface ont des implications et des interprétations très différentes et il est donc crucial d'éviter toute confusion.

Les objets naturels ne sont pas strictement auto-similaires

On ne doit pas s'attendre à rencontrer de vraie fractale (dans le sens de strictement auto-similaire) dans la nature pas plus qu'on n'y rencontre de vrai plan (Frontier, 1987). Chez les êtres vivants, la distribution sous forme de fractale est forcément tronquée, c'est-à-dire qu'elle ne peut être absolue. La perception fractale d'un objet est seulement un modèle mathématique, pertinent entre deux échelles. Une fois ce constat établi, il est intéressant d'aller plus loin et de noter que plutôt que l'estimation par elle-même de la dimension fractale, ce sont la détermination des échelles auxquelles D change qui peut présenter un intérêt. En effet, à ces échelles critiques, les contraintes de l'environnement qui agissent sur la biomasse changent aussi (Frontier, 1987; Leduc *et al.*, 1994).

Utilisation de radiales individuelles pour estimer la dimension fractale d'une variable distribuée sur une surface.

Leduc *et al.* (1994) montrent par simulation que bien que souffrant d'imprécision, la dimension fractale estimée à partir de données en radiales n'est pas biaisée. L'échantillonnage sous forme de radiales n'est donc pas un obstacle majeur à l'estimation d'une dimension fractale. Par contre, l'estimation de D paraît être relativement sensible à l'anisotropie (orientation des transects).

2.10. Mesure du recouvrement de distributions

L'étude des interactions entre les organismes est une question fondamentale en écologie. En termes d'analyse spatiale, on peut estimer la possibilité d'interaction entre deux phénomènes en quantifiant leur co-occurrence spatiale ou recouvrement.

2.10.1. Cartographie comparative

L'approche la plus immédiate et intuitive pour évaluer le niveau de recouvrement entre les distributions de différentes populations ou organismes est bien entendu la cartographie comparative. Cette approche seule peut permettre d'aboutir dans certains cas à des conclusions assez fortes comme dans les travaux de Sims et Quayle (1998) qui concluent sur la seule étude comparative de cartes que le requin pèlerin est un véritable marqueur de la dynamique de la distribution du zooplancton.

2.10.2. Nombre de Frost

Avec le propos de quantifier la disponibilité en proies pour un prédateur, Grünbaum (2002) développe un indicateur de 'potentialité' de recouvrement spatio-temporel de types de populations d'organismes : le nombre de Frost. Cet indice caractérise les échelles temporelles de l'activité de recherche des concentrations de ressource par le prédateur, relativement à la longévité de ces concentrations de ressource, dans des environnements variables dans le temps et dans l'espace:

$$Fr = \frac{c^2 T \tau}{L^2}$$

avec c la vitesse du prédateur, τ sa période (inverse de la fréquence) de changement de direction, et T et L les échelles caractéristiques de temps et de taille de la distribution de proies.

Il existe des procédures simples pour estimer L et T à partir de données empiriques:

- Pour des données récoltées le long de transects, on a

$$\hat{L} = \text{mediane}(d_i)$$

avec d_i , les distances depuis des points choisis aléatoirement sur le transect, dans des directions aléatoires, jusqu'aux point les plus proches pour lesquels la concentration en ressource excède un certain seuil.

- Pour des observations de densités de ressource $r(t_1)$ et $r(t_2)$ effectuées au même endroits, à deux périodes différentes t_1 et t_2 , on a :

$$\hat{T} = \text{médiane} \left[\text{abs} \left(\frac{t_2 - t_1}{\log(r(t_2)/r(t_1))} \right) \right]$$

Une valeur forte du nombre de Frost ($\gg 1$) indique que le prédateur n'est pas limité par le temps de recherche lorsqu'il tente de localiser des patches de proies. Cela implique que le prédateur s'agrège au niveau des agrégations de proies et que la population de proies peut être considérée comme disponible au prédateur, dans le sens où il y a co-occurrence spatiale et temporelle possible entre prédateur et proies (Figure 16). Au contraire, une faible valeur du nombre de Frost ($\ll 1$) indique que le prédateur est dans l'impossibilité de localiser les concentrations éphémères de ressource car leur temps de recherche excède la longévité des patchs de ressource. La ressource est alors indisponible pour le prédateur. Différents travaux de simulation spatialement explicites ont suggéré que le nombre de Frost pourrait être un bon prédicteur de la covariance et autres statistiques spatiales reliant prédateurs et proies, pour des prédateurs dont les comportements de recherche sont assimilables à des marches aléatoires biaisées.

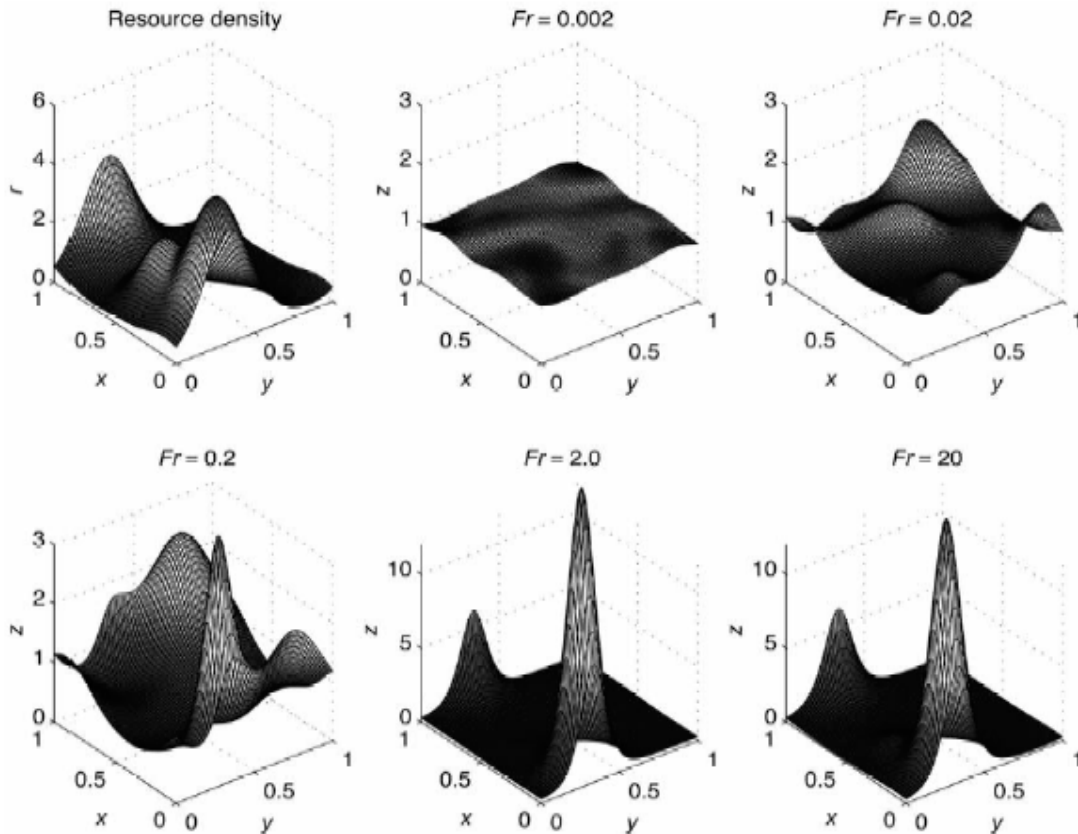


Figure 16. Distributions spatiales simulées d'une ressource et d'un prédateur en fonction du nombre de Frost. Dans cette simulation, le prédateur présente un comportement de recherche basé sur la taxe. Le nombre de Frost détermine si le prédateur peut identifier et s'agréger suffisamment rapidement sur les agrégations de proies pour pouvoir les exploiter. Source: Grünbaum (2002).

2.10.3. Comparaison des dimensions fractales

Russel *et al.* (1992) proposent pour leur part la comparaison des dimensions fractales des distributions d'un prédateur (oiseau marin) et de ses proies (zooplancton). Russel *et al.* (1992) soulignent que l'emploi de ce type d'indice décrivant une distribution sur toute une gamme d'échelles est sans aucun doute plus pertinent pour détecter des relations entre distributions de prédateurs et de proies que l'emploi de simples analyses de corrélation sur des indicateurs inféodés à une échelle particulière. En effet, des prédateurs qui prélèvent des proies dans leur voisinage génèreront potentiellement des corrélations négatives entre présences de prédateurs et de proies à petite échelle (Cuddington et Yodzis, 2002).

2.10.4. Double K de Ripley

Les approches par processus ponctuels ont aussi donné lieu à des développements permettant d'évaluer la relation entre deux processus spatiaux. L'estimateur du double K de Ripley est alors formulé de la façon suivante (Dixon, 2002) :

$$\hat{K}_{12}(t) = \frac{A}{n_1 n_2} \sum_k \sum_l w(i_k, j_l) I(d_{i_k, j_l} < t)$$

avec n_1 et n_2 les effectifs respectifs des événements de chaque structure, A l'aire de la zone d'étude, $w(i_k, j_l)$ la fraction du disque centré sur la $k^{\text{ième}}$ position de la structure i contenue dans la zone d'étude et d_{i_k, j_l} la distance entre la $k^{\text{ième}}$ position de la structure i et la $l^{\text{ième}}$ position de la structure j .

Deux types de questions peuvent être appréhendés par cette approche (Dixon, 2002): (1) existe-t-il une relation entre les distributions relatives des événements des deux processus (étude de la dépendance des deux processus)? (2) existe-il une relation entre les distributions des densités associées aux événements des deux processus (approche de processus ponctuels marqués)?

Lorsque les deux événements sont indépendants, la $K(t)$ de Ripley croisée vaut :

$$K_{12}(t) = \pi t^2 \text{ et } L_{12}(t) = t$$

quelles que soient chacune des structures (Fonction L définie p.34)

Si $L(t)-t$ est positif, il existe une attraction entre les deux processus à une distance t . Si $L(t)-t$ est négatif, les deux processus se répulsent. Il est plus délicat de déterminer les intervalles de confiance locaux dans le cas multivarié. En effet, il faut pour cela maintenir la structure spatiale de chacun des processus unitaires, mais briser la dépendance qui peut exister entre eux. Si les deux processus unitaires peuvent être décrits par des modèles paramétriques, alors il est aisé d'estimer la valeur critique en simulant des réalisations indépendantes de chacun des processus spatiaux paramétriques. Sinon, la méthode des translations toroïdales constitue une façon non paramétrique de tester l'indépendance lorsque l'aire d'étude est rectangulaire (voir Dixon, 2002 pour plus de détail). Divers exemples d'applications de ce double K de Ripley se rencontrent dans la littérature, par exemple dans les travaux de Davoren *et al.* (2002; et 2003a) pour évaluer le degré d'interaction spatiale entre une population d'oiseaux marins et leur population de proies de petits poissons pélagiques. Cette méthode qui prend en compte toute une gamme d'échelles permet elle aussi de mettre en évidence des relations variables entre les distributions de prédateurs et de proies selon l'échelle spatiale.

2.10.5. Indice de recouvrement de Williamson

Enfin, Garrison *et al.* (2002) estiment le recouvrement spatial entre ichthyoplancton et poissons pélagiques par l'estimation de l'indice de recouvrement de Williamson (1993 in Garrison *et al.*, 2002).

$$O_{ij} = \frac{\sum_{z=1}^m (N_{jz} \cdot N_{iz}) m}{\sum_{z=1}^m N_{jz} \cdot \sum_{z=1}^m N_{iz}}$$

avec N_z , l'abondance de chaque prédateur ou proie dans chacune des m unités spatiales.

Cet indice caractérise l'importance de la déviation entre la corrélation entre présences de prédateurs et de proies et celle que l'on obtiendrait sous l'hypothèse d'une distribution spatiale uniforme. Lorsque l'indice prend une valeur inférieure à 1, le recouvrement entre les populations est important alors qu'une valeur inférieure à 1 témoigne d'un 'anti-recouvrement', c'est-à-dire un niveau de recouvrement inférieur à celui que l'on obtiendrait par hasard avec deux distributions spatiales uniformes.

3. Etude des déterminants des processus spatiaux

Sans doute dans le but de répondre à des impératifs de gestion, c'est la recherche des déterminants des processus spatiaux qui a constitué l'approche la plus commune de la question spatiale en halieutique. Les travaux qui s'y rapportent sont relativement nombreux et nous les hiérarchiserons ici en fonction de la question à laquelle ils se proposent de répondre.

3.1. Etude des stratégies spatiales des poissons

En halieutique on entend classiquement par 'stratégie spatiale' la relation entre la densité locale et l'abondance de la population (Petitgas, 1994). En d'autres termes, on cherche à comprendre comment la distribution des densités (ou surface de densité) du poisson change d'une année sur l'autre lorsque l'abondance totale de la population varie. Les études empiriques sur la relation entre extension géographique et abondance ont donné des résultats contrastés: aussi bien des corrélations positives (Winter, 1985; Rose et Legget, 1991) que l'absence de corrélations. Swain et Sinclair (1994) par exemple estiment la surface nécessaire pour contenir $x\%$ de la biomasse de la population. Ils trouvent pour la morue atlantique (*Gadus morhua*) que la surface contenant la majorité de la population (90 ou 95%) s'accroît lorsque la taille de la population augmente. Par contre, l'aire de plus grande concentration (celle contenant 50% de la population) ne varie pas de façon significative lorsque la taille de la population augmente. Ces résultats d'observation ont été formalisés sous la forme d'un modèle d'agréations emboîtées (Hutchings, 1996): au fur et à mesure que l'abondance décline, la surface des zones de forte densité reste constante tandis que les surfaces des zones de moyenne et faible densités déclinent et croissent respectivement.

Sur un plan méthodologique, pour étudier ces stratégies spatiales, on s'appuie en général sur des données de campagnes scientifiques et l'on établit la distribution des fréquences de densité observées en fonction de la surface occupée correspondante: courbes de Lorenz (Myers et Cadigan, 1995), profils de concentration (Hilborn et Walters, 1992) ou courbes d'agréation géostatistiques (Petitgas, 1998). Si l'on construit les mêmes distributions de fréquences en version cumulée, on peut estimer quantitativement l'hétérogénéité spatiale en mesurant la courbure de ces distributions (Petitgas, 1994). Pour pouvoir comparer des distributions pour lesquelles la densité moyenne locale est différente, on établit une distribution cumulée de pourcentage d'abondance de population contenue dans un pourcentage de surface occupée (Petitgas, 1994). Classiquement, la courbure des distributions cumulées est estimée comme deux fois l'aire séparant la distribution expérimentale de la fonction identité (représentant une distribution spatiale théorique uniforme, Figure 17): index de Gini pour Myers et Cadigan (1995); index de concentration spatiale pour Petitgas (1998).

Notons que les courbes d'agréation ainsi définies permettent de comparer la forme générale de distributions de fréquences, mais ne décrit pas les changements de localisation des zones de forte

densité. Il est donc intéressant d'accompagner cette approche par la cartographie des densités de poissons pour estimer les changements de localisation (Petitgas, 1998).

Sur un plan théorique, quatre modèles ont été proposés pour décrire la réponse de la densité locale à des changements d'abondance de la population (Figure 18):

- modèle à densité proportionnelle (Figure 18a, Hilborn et Walter, 1992). L'aire de distribution du stock est constante. Une augmentation d'abondance du stock se traduit par une augmentation de la densité locale en tous points, la densité en chaque point restant une proportion constante de l'abondance de la population. Ce modèle est cohérent avec l'hypothèse de distribution libre idéale (Fréon et Misund, 1999);
- modèle à densité constante (Figure 18b, Hilborn et Walter, 1992). L'aire de distribution du stock varie avec l'abondance du stock, mais l'histogramme des densités locales reste constant;
- modèle de bassin (Figure 18c, MacCall, 1990). L'aire de distribution et les densités locales varient avec l'abondance du stock. Ce type de dynamique a été décrit pour l'anchois⁵ (Mac Call, 1990) et pourrait être généré par des processus de sélection de l'habitat densité-dépendant;
- Modèle d'effet local (Figure 18d, Petitgas, 1998). L'aire de distribution du stock est constante. Une augmentation de l'abondance du stock se traduit par l'augmentation de la densité locale en poisson dans une ou plusieurs sous-aires spécifiques, les densités ailleurs ne changeant pas. Ce type de dynamique est susceptible d'être observé lorsque la densité locale en poissons est davantage déterminée par l'environnement local que par l'abondance totale.

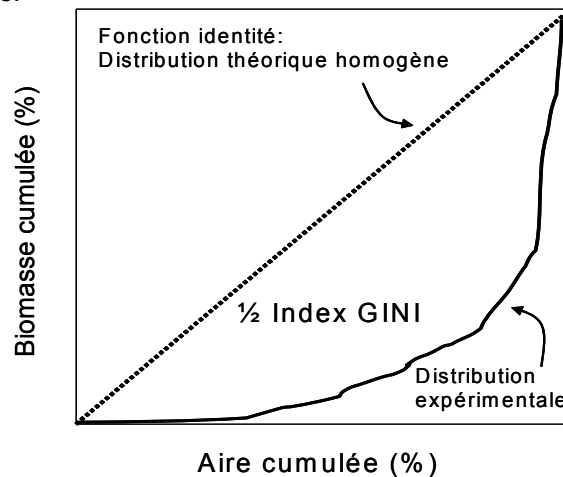


Figure 17. Schéma du mode d'estimation d'un indice de concentration spatiale (ex. Indice de Gini) à partir du profil de concentration.

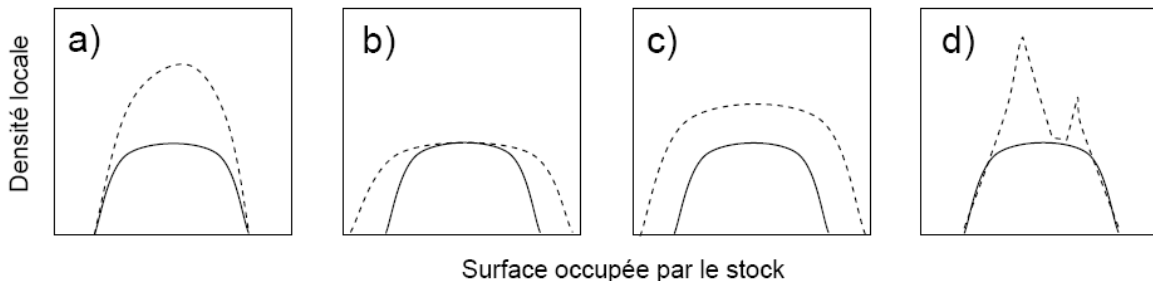


Figure 18. Modèles de variation spatiale de la densité locale en poissons selon une variation de l'abondance du stock. Les courbes pleines représentent un scénario d'abondance de stock faible et les courbes en pointillés, d'abondance élevée : (a) Modèle à densité proportionnelle ; (b) Modèle à densité constante ; (c) Modèle de bassin ; (d) Modèle d'effet local. Repris de Petitgas (1998).

⁵ Nous reviendrons sur la pertinence de ce modèle dans le cas de l'anchois au chapitre III

Il est intéressant de remarquer que les trois premiers modèles (modèles à densité proportionnelle, densité constante et de bassin) partagent tous trois l'hypothèse implicite que les dynamiques spatiales dépendent uniquement de processus densité-dépendants (Shepherd et Litvak, 2004). Dans la théorie de la sélection densité-dépendante de l'habitat appliquée aux pêcheries (MacCall, 1990), la dynamique spatiale des poissons pélagiques est vue comme un processus où le poisson colonise en priorité les zones les plus favorables, mais au fur et à mesure que l'abondance augmente, les facteurs densité-dépendants les obligent à coloniser des zones moins favorables (Figure 19a). Pitcher (1997 in Fréon et al., 2005a) affirme cependant que la sélection densité-dépendante de l'habitat n'est pas requise pour expliquer des zones de densités locales plus fortes, puisqu'elles peuvent aussi être attribuées au comportement grégaire (Figure 19b). Fréon et al. (2005a) indiquent enfin que l'on peut interpréter la dynamique spatiale des poissons en considérant un certain nombre de bassins dynamiques qui sont colonisés par le poisson, mais qui sont dynamiques vue la variabilité de l'environnement (Figure 19c).

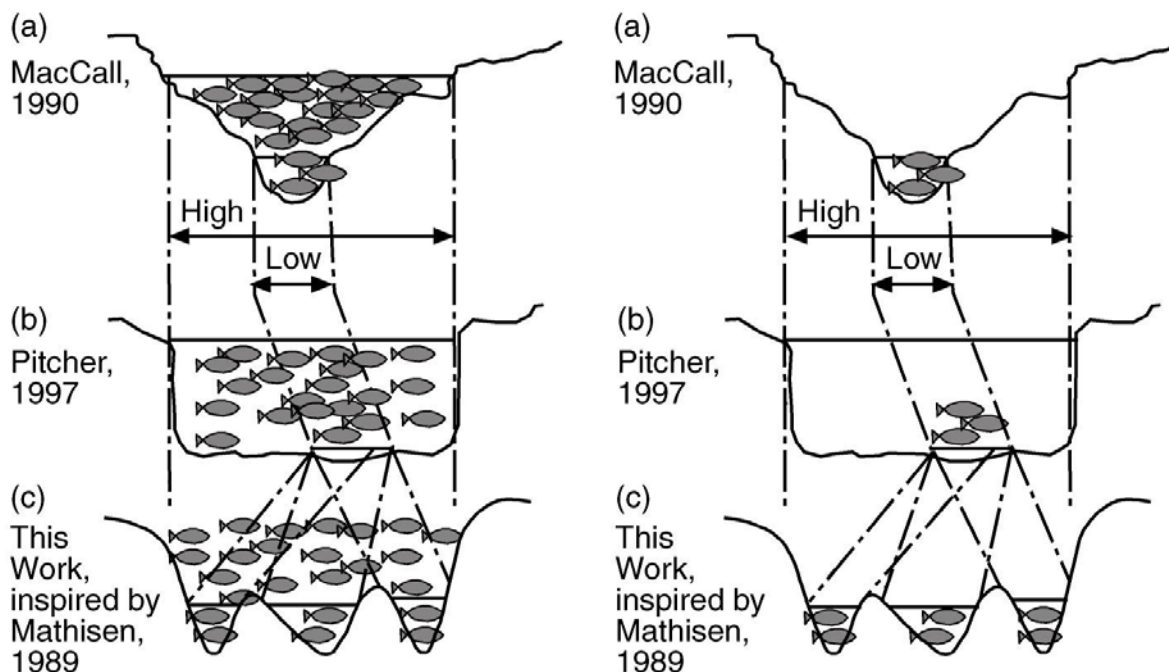


Figure 19. Trois variantes de la théorie de bassin montrant les changements dans la surface d'habitat en fonction de scénarii de haute (à gauche) ou faible (à droite) abondance. Les profils de bassin indiquent la qualité relative de l'habitat : plus le bassin est profond, plus l'habitat est favorable. Source : Fréon et al. (2005a).

Shepherd et Litvak (2004) vont plus loin et indiquent qu'une multitude de facteurs autres que la seule densité d'individus sont susceptibles de faire varier la qualité de l'habitat : la variabilité de l'environnement physique, les effets Allee, les phénomènes d'auto-organisation, le niveau d'agrégation, l'interférence par compétition, l'attraction conspécifique, la proximité génétique, le phénotype, les contraintes perceptuelles et les coûts de déplacement par exemple. Concernant les contraintes perceptuelles, à l'échelle à laquelle la plupart des populations de poissons marins sont distribuées (la centaine de km), il est assez improbable que les individus soient informés de façon adéquate au-delà de leur propre portée de perception. Ils ne peuvent dans ce cas prendre une 'décision' sur la qualité optimale d'habitat conformément à la théorie.

Finalement, on peut considérer que les différents modèles de bassin ne peuvent certainement pas rendre compte à eux seuls des modalités et dynamiques de distribution des poissons dans l'espace⁶. Ils ont cependant une valeur heuristique incontestable. Ils permettent en effet

⁶ Ce point sera d'ailleurs re-discuté au chapitre III lors de l'interprétation des résultats de nos analyses.

d'appréhender des dynamiques qui sont essentielles en gestion des pêches (Fréon *et al.*, 2005a). En effet, dans les trois variantes de la théorie de bassin susmentionnées, la capturabilité du poisson est susceptible d'augmenter lorsque la biomasse décroît. La surexploitation des poissons pélagiques et les biomasses faibles en résultant probablement n'affectent pas que leur aire d'extension, mais sont aussi susceptibles de réduire leur espérance de vie et leurs distances de déplacement, les rendant par là même encore plus accessibles aux pêcheries à de bas niveaux de population (Fréon *et al.*, 2005a).

3.2. Comprendre les interactions spatiales entre poissons et pêcheurs pour mieux appréhender la capturabilité et donc la représentativité des données de pêche

3.2.1. La question de la représentativité des données de pêche

D'une façon générale en écologie, il est admis que les prédateurs apicaux intègrent, tamponnent et reflètent les dynamiques des écosystèmes au travers de leur comportement et de leurs traits d'histoire de vie (Davoren *et al.*, 2003a). Ainsi, bien que l'on ne comprenne pas entièrement les réponses exactes d'un prédateur particulier aux changements de distribution des proies, les variations temporelles du comportement du prédateur sont susceptibles de fournir des éléments d'information sur la distribution spatiale d'une source de proies hautement dynamique, qui peut être difficile à suivre par d'autres voies (Boyd, 1996). Cela est de prime importance dans les systèmes pélagiques car il est difficile (et/ou coûteux) d'y mesurer les variables clés par observation directe.

D'autre part en halieutique, l'un des objectifs centraux de l'évaluation des stocks est de disposer d'un indice d'abondance qui soit proportionnel à la taille du stock et qui reflète donc ses tendances (Hilborn et Walter, 1992). De très nombreuses procédures d'évaluation des stocks font l'hypothèse que la CPUE issue des captures commerciales répond à ce critère. La capturabilité, qui mesure l'interaction entre l'abondance de la ressource et sa capture (ou CPUE), est donc supposée constante dans ce cas. Pourtant, dès 1957 (Beverton et Holt, 1957), la pertinence de l'usage des CPUE commerciales comme indicateur de biomasse est sinon mise en doute, du moins relativisée. Divers travaux par la suite vont même jusqu'à mettre en évidence que la capturabilité, loin d'être constante, peut présenter une relation inverse (relation dépensatoire) avec l'abondance de la population pour des petits pélagiques (voir Arreguin-Sanchez, 1996 et Harley *et al.*, 2001 pour une synthèse ; Csirke, 1989 pour l'anchois du Pérou ou Crecco *et al.*, 1990 pour le hareng) et même pour des poissons démersaux (Rose et Leggett, 1991, morue au Canada). En effet, pour ces espèces qui forment des agrégations, la capturabilité augmente quand l'abondance du stock diminue. De telles populations sont composées de plusieurs agrégations dispersées sur la zone de pêche. Quand l'exploitation augmente, la taille des agrégations diminue. Les poissons qui restent forment de nouvelles agrégations. La taille de la population et de l'habitat décroissent et l'efficacité de l'effort de pêche augmente car l'effort de recherche diminue. L'augmentation de capture est alors classiquement interprétée par les pêcheurs comme une augmentation d'abondance alors qu'elle est due à une augmentation de capturabilité. Mackinson *et al.* (1997) proposent une discussion développée sur les conséquences de l'usage d'un modèle de capturabilité constant sur la gestion de pêcheries de petits pélagiques grégaires. On voit donc que la connaissance des modalités d'interactions dans l'espace entre poissons et pêcheurs est déterminante pour (i) comprendre les causes de la relation non proportionnelle entre CPUE et abondance (Gaertner et Dreyfus-Leon, 2004) dans un contexte 'classique' d'évaluation des stocks, et (ii) pour inférer des informations sur la distribution spatiale de la ressource dans une approche plus 'écologique' de ces systèmes exploités.

3.2.2. Un travail précurseur

L'un des premiers travaux à prendre en compte l'effet de la structuration spatiale du système pêche sur son fonctionnement est celui de Clark et Mangel (1979). Leur propos est de comprendre l'interaction entre l'agrégation de la ressource (du thon en l'occurrence) et la dynamique de la pêcherie (thoniers senneurs). Ils développent un modèle où la rencontre du poisson par les

pêcheurs est décrite par un modèle probabiliste du type Poisson. Dans ce travail précurseur, l'espace n'est donc pas introduit de façon totalement explicite, mais en termes de conséquences sur la probabilité de rencontre des poissons. Malgré cette limitation, ce modèle a permis aux auteurs de mettre en évidence à quel point la structuration spatiale du système pêche était importante et combien sa prise en compte pouvait faire varier radicalement les diagnostics établis avec les modèles traditionnels de production utilisés en évaluation de stocks. Ils soulignent entre autre l'absence de corrélation significative entre CPUE et abondance du stock que peut introduire l'hétérogénéité spatiale.

3.2.3. Observation simultanée des distributions des poissons et des pêcheurs

De fait, très peu de travaux relatent l'observation simultanée de distributions de navires et de la distribution sous-jacente de poissons qui permettrait de proposer des hypothèses fondées sur les interactions dans l'espace entre poissons et pêcheurs. Hancock *et al.*, (1995) étudient les relations entre les détails du comportement de recherche, les variations d'effort et le comportement des bancs de poissons. Pour ce faire, ils récoltent les informations relatives au comportement de recherche du navire et les informations relatives au poisson (grâce à l'équipement électronique de détection de ce navire) à l'occasion de 11 campagnes de pêche (un seul navire) au chinchard, à la senne, au Chili. Ils décrivent ainsi les relations entre la distribution spatiale de l'effort de pêche et la structure spatiale des agrégations de poisson. Potier *et al.* (1997) étudient, en mer de Java, les distributions spatiales relatives du poisson (mesurée par campagne acoustique) et des navires (détectés par radar lors des campagnes acoustiques). Ils mettent ainsi en évidence que dans les zones de présence des navires de pêche, les densités et les structures spatiales du nombre de bancs sont modifiées. En combinant l'analyse de données de pêche et de données de campagne acoustiques, Neilson *et al.* (2002) mettent en évidence, d'une part, que la localisation des agrégations d'une population de gadidés ne change pas significativement de mois en mois et, d'autre part, que la capturabilité de ses agrégations change au cours de l'année en fonction de leur affinité avec le fond.

Divers travaux se sont par ailleurs attachés à extraire, de la variabilité de différents indicateurs de l'activité de pêche, le signal qui pourrait correspondre à la variabilité du stock de poissons. Mangel et Beder (1985) proposent un modèle d'estimation de la taille du stock à partir du temps accordé à la recherche lors des voyages de pêche. Vignaux (1996a) analyse la structuration spatiale de la distribution de poissons en étudiant la corrélation des résidus d'un modèle linéaire appliqué aux CPUE. Salthaug *et al.* (2003) étudient la relation entre la capturabilité et la concentration spatiale de la flottille et mettent en évidence que celle-ci varie avec les stocks considérés. Campbell (2004) établit des indices d'abondance de stocks à partir de CPUE standardisées et étudient les biais qui peuvent émerger d'une distribution spatiale de l'effort variable.

3.2.4. Hypothèse de distribution libre idéale

Formulée initialement par Fretwell et Lucas (1970) pour prédire la colonisation des sites de nidification par les oiseaux, la théorie de la distribution libre idéale (IFD) s'attache à décrire la façon dont les animaux prédateurs sont censés se distribuer dans un environnement composé d'agrégations de nourriture de diverses qualités. L'IFD, approche mécaniste de la distribution des organismes, peut être vue comme l'application spatiale de la théorie de « l'Optimal Foraging » dans le sens où elle présuppose que chaque prédateur se comporte dans l'espace en fonction des autres prédateurs de telle sorte qu'il optimise ses apports énergétiques. Ainsi, l'IFD prédit que pour un nombre donné de sites comportant des agrégations de nourriture, la proportion de prédateurs présents dans chaque agrégation sera proportionnelle à la ressource disponible. En d'autres termes, les prédateurs sont censés se distribuer asymptotiquement de telle sorte qu'aucun individu ne puisse faire ni mieux ni moins bien en changeant de site (Westerberg et Wennergen, 2003).

De nombreux travaux ont abordé la question du découplage entre CPUE et abondance à travers cette hypothèse de l'IFD. Le succès de prédation pour des navires de pêche est mesuré par la CPUE (Gillis *et al.*, 1993), et selon l'IFD, elle est censée être identique pour tous les navires, quelle que soit la zone où ils pêchent (Gillis et Frank, 2001). Sous cette hypothèse d'IFD, la distribution de

la flottille peut être utilisée comme approximation de la distribution du poisson (Abrahams et Healey, 1990). L'IFD est principalement utilisée en tant qu'hypothèse nulle. Certains auteurs ont pu vérifier sa validité sur des données expérimentales (Healey et Morris (1992) pour la flottille de ligneurs pêchant le saumon au Sud-Ouest de l'île de Vancouver). D'autres ont mis en évidence des distributions de navires divergentes par rapport à l'IFD (Abrahams et Healey, 1990; Begossi, 1992; Gillis et Showell, 2002; Gillis, 2003). De fait, les études empiriques montrent une déviation assez systématique par rapport à cette hypothèse d'IFD, avec une tendance générale à la sur-utilisation des agrégations pauvres et la sous-utilisation des agrégations riches (Abrahams et Healey, 1990 ; Westerberg et Wennerger, 2003). Swain et Wade (2003) suggèrent par exemple que le niveau d'interférence existant entre les navires rend variable la représentativité de la distribution spatiale des CPUE comme approximation de la distribution des poissons. Enfin, les études appliquant l'IFD aux pêcheries se limitent en général à étudier l'interaction des distributions des poissons et des pêcheurs en se basant sur les seules données de CPUE et sans information indépendante sur les distributions sous-jacentes du poisson. Ces études présentent donc un risque tautologique (Shepherd et Litvak, 2004) assez élevé puisqu'elles affirment qu'une IFD est réalisée sur la simple constatation que les CPUE s'égalisent, sans vérifier si les densités sous-jacentes en poissons sont de fait proportionnelles à la densité en navires les exploitant.

L'hypothèse de l'IFD repose sur un faisceau d'hypothèses sous-jacentes (ex. Abrahams, 1986):

- pour que la distribution 'prévue' s'établisse (situation d'équilibre permise par le maintien de la qualité relative des agrégations de nourriture), il faut que la qualité intrinsèque des agrégations de nourriture soit constante dans le temps. Cela sous-entend aussi que la prédation n'affecte pas les agrégations et qu'il y a donc régénérescence permanente des ressources ;
- tous les prédateurs ont une connaissance idéale (parfaite, totale et continue) de leur environnement ;
- les prédateurs sont totalement libres de se déplacer entre les agrégations de nourriture (i.e. pas de restriction ou de coût associés au déplacement) ;
- tous les prédateurs sont identiques;
- les prédateurs cherchent à maximiser leur bénéfice personnel.

Après avoir donné lieu à de nombreux débats au regard de l'irréalisme de ces hypothèses, par exemple Pierce et Ollason (1987) qui nous donnent '8 raisons pour lesquelles l'IFD est une complète perte de temps', les promoteurs de cette théorie la présentent aujourd'hui comme une hypothèse nulle à valeur heuristique (Gillis, 2003) contre laquelle tester des distributions observées. De fait un nombre très important de travaux s'attache soit à comparer des distributions observées à cette hypothèse (oiseaux, Alonso *et al.*, 1995), soit à étudier par simulation l'effet du non respect des hypothèses sous-jacentes en termes de déviation à l'IFD:

- limites perceptuelles (Abrahams, 1986);
- interférence entre les prédateurs (Sutherland, 1983);
- capacités différentes entre les prédateurs (Houston et McNamara, 1988);
- agrégations de nourriture variables en quantité et position (Krivan, 1997; Richard et De Roos, 2001);
- limites perceptuelles et variabilité inter-individuelle des prédateurs (Spencer *et al.*, 1995, 1996);
- information imparfaite des prédateurs (Adler et Kotar., 1999);
- distribution non-agrégée de la ressource (Arditi et Dacarogna, 1988; Stephens et Stevens, 2001);
- mémoire limitée des prédateurs (Bélisle et Cresswell, 1997);
- prédateurs non omniscients (Bernstein *et al.*, 1988);
- multiplicité des types de nourriture (Berec, 2000);
- existence d'un coût de déplacement (Bernstein *et al.*, 1991);
- non-omniscience et contraintes de déplacement (Jackson *et al.*, 2004).

Notons finalement que comme le soulignent Stephens et Stevens (2001), si l'IFD est un modèle spatial, ce n'est pourtant pas un modèle spatialement explicite. En effet, l'IFD n'est pas vraiment un modèle de distribution des organismes dans l'espace, mais un modèle de distribution d'organismes entre des sites donnés.

3.3. Comprendre les déterminants du comportement spatial des pêcheurs, prévoir l'allocation spatiale de l'effort, tester l'impact de mesures de gestion spatialement explicites

Les pêcheries commerciales font partie d'un écosystème marin complexe incluant le climat de l'océan, l'hydrographie, l'océanologie biologique, l'écologie halieutique, et le système humain contenant le comportement et le savoir du pêcheur, les demandes de traitement de l'industrie et les marchés des produits de la mer, les politiques gouvernementales, les régulations et les pressions politiques (Allen et McGlade, 1986). Pour intervenir de façon pertinente dans un tel système et pour formuler des politiques d'aménagement appropriées, il est important d'identifier les processus et les causalités qui déterminent le comportement des pêcheurs en général et leur comportement spatial en particulier. Les régulations mises en place par les organismes de gestion des pêches ont généralement une composante spatiale, qu'elle soit explicite, au travers de fermetures de zones ou de saisons, ou implicite, au travers de quotas par région ou par secteurs de flottilles ayant des distributions différentes (Babcock *et al.*, 2005). Une meilleure compréhension de l'allocation spatiale de l'effort de pêche permet donc une prévision plus précise des effets potentiels d'une mesure de gestion. Elle est donc susceptible d'améliorer la conception de nouvelles mesures de gestion spatialement explicites.

Une vaste bibliographie rend compte de modèles d'allocation spatiale de l'effort de pêche. Ces modèles, correspondant pour la plupart à des modèles de prise de décision ('decision making models') ou RUM ('Random Utility Model') expliquent en général les mouvements des pêcheurs en fonction de paramètres comme l'attractivité d'une zone (définie par exemple comme un compromis entre les espoirs de capture associés et le coût pour s'y déplacer), l'histoire récente de capture ainsi que les captures réalisées par les autres navires, etc.. L'ajustement de ces modèles repose sur un critère à optimiser, en général le profit. Ils se distinguent entre eux entre autres par quelques variantes méthodologiques : modèles logistiques (Eales et Wilens, 1986; Holland et Sutinen, 1999; Smith, 2002), modèle additif généralisé (GAM, Dorn, 1997), modèle markovien (Dorn, 1998), modèles de gravité (Walters et Bonfil, 1998; Walter *et al.* 1999), et autres (Mangel et Clark, 1983; Allen et MacGlade, 1986; Hilborn et Walters, 1987; Vignaux, 1996b; Sanchirico et Wilen, 2000; Wilen *et al.*, 2002; Hutton *et al.*, 2004). Ces modèles se distinguent aussi par l'usage qui en est fait. Nous donnerons ci-dessous quelques exemples de questions spécifiques qui ont été abordées à l'aide de ce type de modèles.

Mangel et Clark (1983), cherchent à estimer quelle peut être l'allocation optimale de l'effort selon des comportements de concurrence ou de coopération entre pêcheurs. Ils utilisent pour cela un modèle où le comportement des pêcheurs dépend de l'image qu'ils se font de la distribution du poisson. Cette image est construite au fur et à mesure de leurs expériences de captures et est actualisée en permanence par une procédure bayésienne.

Allen et MacGlade (1986) étudient les dynamiques spatiales des pêcheurs à l'aide d'un modèle qui prend en compte leurs décisions de changer d'espèce cible et de zones de pêche selon leur perception relative des opportunités qui leur sont associées. Un premier groupe d'équations décrit la dynamique de la population de poissons. Un second groupe d'équations décrit le mouvement des pêcheurs, en réponse à l'information qu'ils ont des captures faites par les autres navires dans la zone. Chaque zone est caractérisée par son attractivité relative vue par le navire. Ensuite, l'espérance de gain d'une zone est pondérée par le coût de transfert sur la zone et la distance au port. Grâce à ce modèle, Allen et MacGlade (1986) illustrent l'existence de différents types de stratégies spatiales dans une flottille : les pêcheurs 'stochastiques' sont ceux qui prennent les risques, c'est-à-dire explorent des zones où l'abondance en poissons est inconnue. Les pêcheurs 'cartésiens' ou 'suiveurs' au contraire fréquentent les zones où ils savent qu'il y a déjà eu capture. Les auteurs démontrent qu'un mélange des deux types de comportements est fructueux à l'échelle de la flottille. Les pêcheurs stochastiques assurent le rôle d'yeux pour la flottille en détectant de nouvelles agrégations et les pêcheurs 'cartésiens' réduisent la probabilité de non capture et assurant une exploitation maximale des agrégations identifiées.

Dorn (1998) développe plutôt pour sa part une approche hiérarchique du comportement de pêche. Il envisage celui-ci comme une suite de décisions d'échelles emboîtées (Figure 20). Il analyse ainsi les déterminants du comportement de chalutiers usines à méso-échelle (correspondant aux mouvements du navire entre deux chalutages, Dorn (1997)), et à micro-échelle (déterminants de la mise à l'eau, des réglages et du virage du chalut, Dorn (1998)). Il complète ces modèles par un filtre de Kalman (Dorn, 2001) dont le but est de modéliser la connaissance acquise par les pêcheurs sur les densités locales en poissons par leur activité de recherche et de pêche. Cette information est intégrée par les pêcheurs et accumulée en mémoire sous la forme d'une représentation symbolique ou 'carte' de distribution du poisson. Notons que ce concept de représentation symbolique est une notion communément utilisée en écologie animale. Elle est couramment définie comme 'l'umwelt' ou représentation interne que se fait un animal de son environnement (Beecham, 2001).

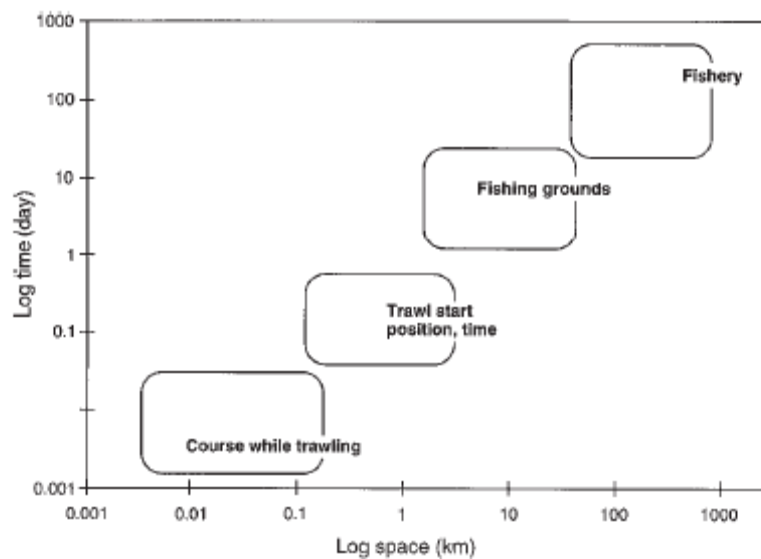


Figure 20. Echelles spatiales et temporelles dans la hiérarchie des décisions prises par un chalutier usine. Repris de Dorn (1998).

Campbell et Hand (1999) proposent eux aussi une approche hiérarchique pour décrire la dynamique spatiale d'une flottille de thoniers senneurs. Ils utilisent des modèles logistiques emboîtés pour décrire la décision de la zone de pêche en termes (1) de longitude et (2) de latitude. Vignaux (1996b) étudie les mouvements et les stratégies des navires de pêche à partir des résidus d'un modèle linéaire appliqué aux CPUE. Cet auteur met en évidence que les décisions de mouvement des pêcheurs de la pêcherie étudiée sont basées à la fois sur leur histoire de capture récente et sur l'observation de la localisation et de l'agrégation des autres navires.

Par ailleurs, toute une série de modèles simulent l'allocation de l'effort de pêche avec un propos clairement bioéconomique (Eales et Wilen, 1986; Sampson, 1991; Holland et Sutinen, 1999; Sanchirico et Wilen, 2000; Smith, 2002; Wilen *et al.*, 2002). Enfin, une partie de ces modèles s'attachent à évaluer l'impact de mesures de gestion en terme de redistribution de l'effort de pêche. Walters et Bonfil (1998) s'intéressent à une pêcherie multi-spécifique et évaluent les impacts de mesures de gestion comme des quotas de capture ou des limitations d'effort de pêche. Walters *et al.* (1999) mesurent les conséquences de la mise en place d'aires marines protégées. Sanchirico et Wilen (2001) combinent un modèle de métapopulation pour le poisson avec un modèle d'allocation d'effort de pêche pour simuler les effets de la création d'une réserve marine sous différents scénarios écologiques. Smith et Wilen (2003) évaluent les impacts économiques de la création d'une réserve marine et démontrent que la prise en compte du comportement spatial des pêcheurs est déterminante pour formuler des conclusions pertinentes sur l'intérêt de ces réserves. Hutton *et al.* (2004) s'intéressent à la prédiction de la redistribution de l'effort sur des pêcheries et des zones alternatives suite à la fermeture temporaire d'une zone de pêche. Enfin, Mahévas *et al.* (2004)

développent un outil de simulation spatialement explicite pour évaluer l'impact de mesures de gestion sur la dynamique des pêcheries. Ce simulateur est composé de trois sous-modèles représentant de façon spatialement et saisonnièrement explicite les dynamiques de la population de poissons, de l'activité de pêche et les mesures de gestion.

L'approche individu-centrée a aussi été utilisée pour aborder le thème du déterminisme du comportement des pêcheurs dans l'espace. Dreyfus-León (1999) utilise à cet effet des réseaux neuronaux avec capacité d'apprentissage pour étudier le comportement de recherche du poisson par les pêcheurs. Il souligne en effet que malgré les nombreuses 'prothèses' technologiques dont les pêcheurs sont équipés pour appuyer leur recherche du poisson, ceux-ci restent fondamentalement des chasseurs, soumis à l'incertitude sur la localisation de leurs proies. Le comportement de recherche peut ainsi prendre une part de temps considérable et doit être incorporé dans les modèles spatialisés des pêcheries. Millisher (2000) propose une modélisation individu-centrée (IBM) des comportements de recherche des navires de pêche où la ressource est représentée par une distribution spatio-temporelle de probabilité de capture pour le pêcheur. L'environnement est ici spatialement explicite, représenté sous la forme d'une grille où chaque case est associée à une probabilité de capture moyenne. Il étudie grâce à cette plateforme virtuelle les tactiques de communication, coopération entre navires qui seraient optimales en fonction de différents scénarios de distribution de la ressource.

Certaines études travaillent à l'échelle de la flottille et s'intéressent au déterminisme des agrégations de navires. Healey *et al.* (1990) étudient la distribution de ligneurs en fonction de la circulation et des paramètres océaniques. Pour ce faire, les auteurs établissent la cartographie de la distribution des navires à partir de photos de l'écran radar (portée de 80 km) toutes les 5 minutes et les mettent en relation avec la distribution des paramètres océanographiques. Ce travail permet d'établir que dans le cas particulier de cette pêcherie de saumon, la distribution générale des navires de long de la côte est liée au succès de capture de la flotte alors que le patron spécifique de distribution des navires à l'intérieur d'une zone de pêche est à mettre en relation avec la distribution des paramètres océanographiques. Potier *et al.* (2000) s'intéressent pour leur part à la concentration de senneurs javanais. L'approche méthodologique est basée sur les processus ponctuels et est utilisée pour comprendre les processus d'agrégation des navires ainsi que la durée de vie de ces agrégations. Ruttan (2003) pour sa part explore l'impact de l'agrégation des navires sur les CPUE et le temps de recherche nécessaire.

Ce tour d'horizon montre, entre autre, que très peu des approches spatialement explicites du comportement de pêche sont basées sur des données expérimentales d'observation. En effet, jusqu'à récemment, l'acquisition de la donnée nécessaire au développement d'analyses spatiales était laborieuse et coûteuse. Notons que les progrès technologiques en termes de positionnement des navires par satellite ouvrent maintenant la voie à des approches *in situ* du comportement de pêche, ce qui permettra certainement des tests d'hypothèses plus pertinents dans les modèles de simulation. Quelques travaux valorisant ces possibilités de suivi des navires en temps réel et position exacte commencent à apparaître : Marrs *et al.* (2002) s'intéressent à la distribution à micro-échelle de l'effort de chalutiers crevettiers mesurée grâce au système de positionnement GPS propre au navire. Deng *et al.* (2005) utilisent pour leur part les données de suivi par satellite des navires (VMS) pour évaluer l'intensité de chalutage et les risques de déplétion locale dans une pêcherie crevette australienne.

Synthèse du chapitre I

Ce chapitre s'est attaché à rendre compte et à hiérarchiser les différents types d'approches spatiales existant en écologie. Un résumé en est donné sous forme graphique Figure 21.

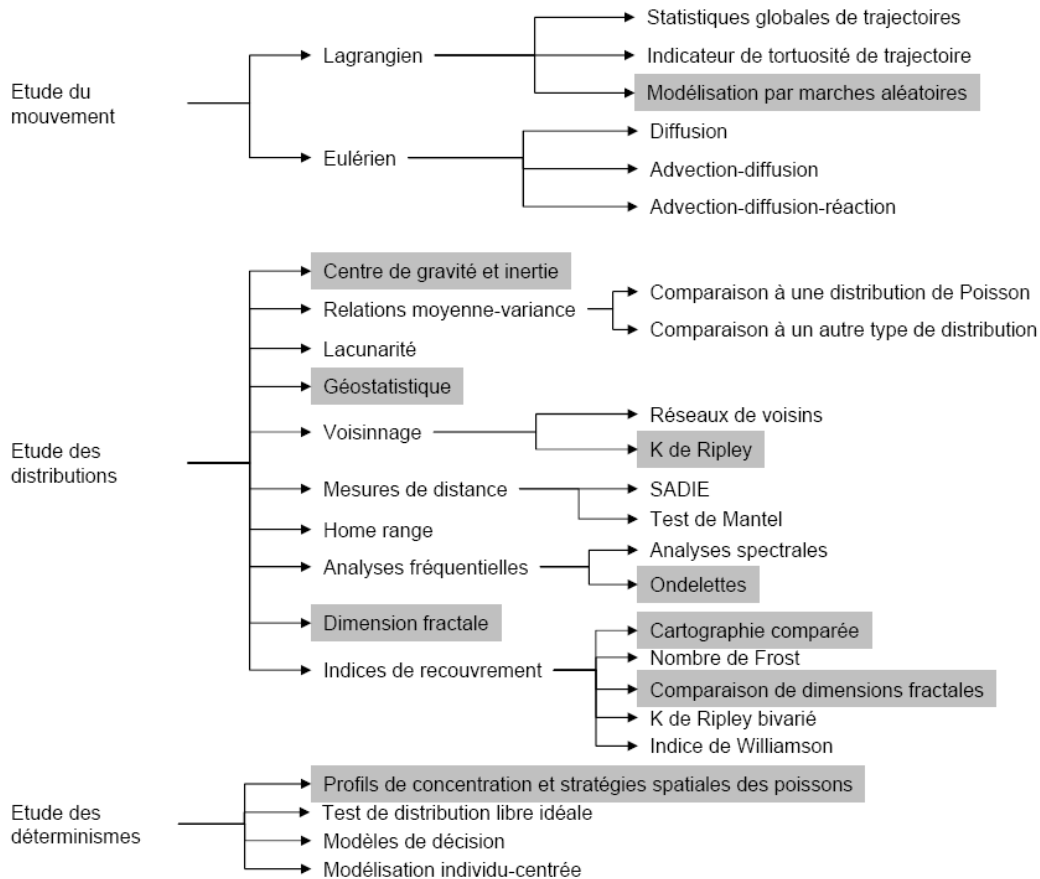


Figure 21. Synthèse schématique des différents types d'approches spatiales existant en écologie ; les méthodes surlignées en gris correspondent à celles que nous utiliserons et/ou adapterons dans la suite de ce travail.

CHAPITRE II

ELEMENTS SUR L'ANCHOIS DU PEROU, SON ECOSYSTEME ET SON EXPLOITATION



*Détail de bas-reliefs, cité de terre de Chan Chan,
Trujillo, Pérou.
Culture Chimu
1200-1480*

Introduction

Le Système du Courant de Humboldt (SCH) en général et sa partie péruvienne en particulier sont remarquables à de nombreux points de vue. L'un des plus exemplaires concerne sans aucun doute la production halieutique. Ainsi, avec un peu plus de 3 000 kilomètres de côtes (Figure 22) et seulement 0.35% (84 767 km²) de la surface des plateaux continentaux mondiaux, les débarquements péruviens représentent en moyenne 8% des débarquements mondiaux depuis 1970 (dont plus de 15% certaines années pour les seules captures d'anchois). Au total, entre 1950 et 2001 pas moins de 209 millions de tonnes d'anchois ont été capturées au Pérou (<http://www.fao.org/fi/fcp/en/PER/profile.htm>). Parmi les écosystèmes d'upwelling de bordure Est (Canaries, Benguela, Californie et Humboldt), le SCH est de loin le plus productif au monde en termes de poissons, comme en témoignent les très fortes captures (production halieutique sur le long terme 20 fois supérieure à celle des upwellings des Canaries ou du Benguela, Bakun et Broad, 2003). Les captures peuvent atteindre 170 000 tonnes par jour (Valdivia, 1978) et environ 25 senneurs coulent chaque année pour cause de surcharge de poisson ! Ce haut niveau de productivité halieutique est certes lié à une très forte production primaire mais cette dernière ne serait pas substantiellement plus élevée que celle des autres écosystèmes d'upwelling (Carr, 2002; Carr et Kearns, 2003). Par contre, l'un des traits distinctifs majeurs du SCH est qu'il est soumis à un stress climatique particulièrement fort à des échelles de temps saisonnière, interannuelle et décennale. Parmi ces échelles de variabilité environnementale, la variabilité interannuelle d'une période de 2-7 ans due au cycle océan-atmosphère ENSO (El Niño Southern Oscillation) est considérée comme étant l'une des sources majeures de variabilité. Bakun et Broad (2003) vont même jusqu'à postuler que les événements ENSO pourraient constituer le secret sous-tendant l'extrême productivité en poissons de l'écosystème marin péruvien.

Marco Antonio Espino Sánchez (ancien Directeur scientifique de l'Institut de la Mer du Pérou, IMARPE, et actuellement directeur scientifique de l'Institut Antarctique Péruvien, INANPE) en parlant de l'écosystème péruvien, a coutume d'affirmer : "La normalité, c'est la variabilité". Cette idée, dont la substance a en fait été reprise par différents auteurs depuis les années 1970 (ex. Valdivia, 1978), est fondamentale pour bien appréhender le fonctionnement du SCH. En effet, en sus de la variabilité introduite par le forçage climatique aux échelles saisonnière, interannuelle et décennale, il existe une variabilité importante entre des événements *a priori* considérés comme comparables : chaque Niño par exemple est différent (Valdivia, 1978; numéro spécial sur El Niño, McKinnel *et al.*, 2001). Deux conséquences majeures découlent de cet état de fait :

- Pour se maintenir dans cet écosystème, les populations de poissons doivent développer des stratégies adaptatives à la variabilité spatio-temporelle (Bertrand *et al.*, 2004b)
- Les schémas 'écologiques', du type « El Niño est favorable à la sardine et défavorable à l'anchois » (Bakun et Broad, 2003; Niquen et Bouchon, 2000), s'ils ont une valeur heuristique certaine, doivent être manipulés avec précaution et laisser la porte ouverte à des interprétations alternatives (Bertrand *et al.*, 2004b ont expliqué pourquoi le Niño 1997-98 avait sans doute peu affecté la population d'anchois).

Ce chapitre de thèse n'a absolument pas la prétention de représenter une monographie de référence de l'écosystème côtier d'upwelling péruvien. Cependant, tous les outils d'étude des distributions et du mouvement que nous présenterons aux chapitres III et IV seront appliqués sur les données de cet écosystème particulier et leur pertinence sera discutée en fonction de leur capacité à élucider les différentes modalités d'interaction spatiale entre poissons et pêcheurs lors des différents 'scénarios' de l'écosystème. Il nous a donc paru incontournable de fournir au lecteur quelques clés du fonctionnement et des dynamiques de la population d'anchois, de son environnement et de son exploitation.

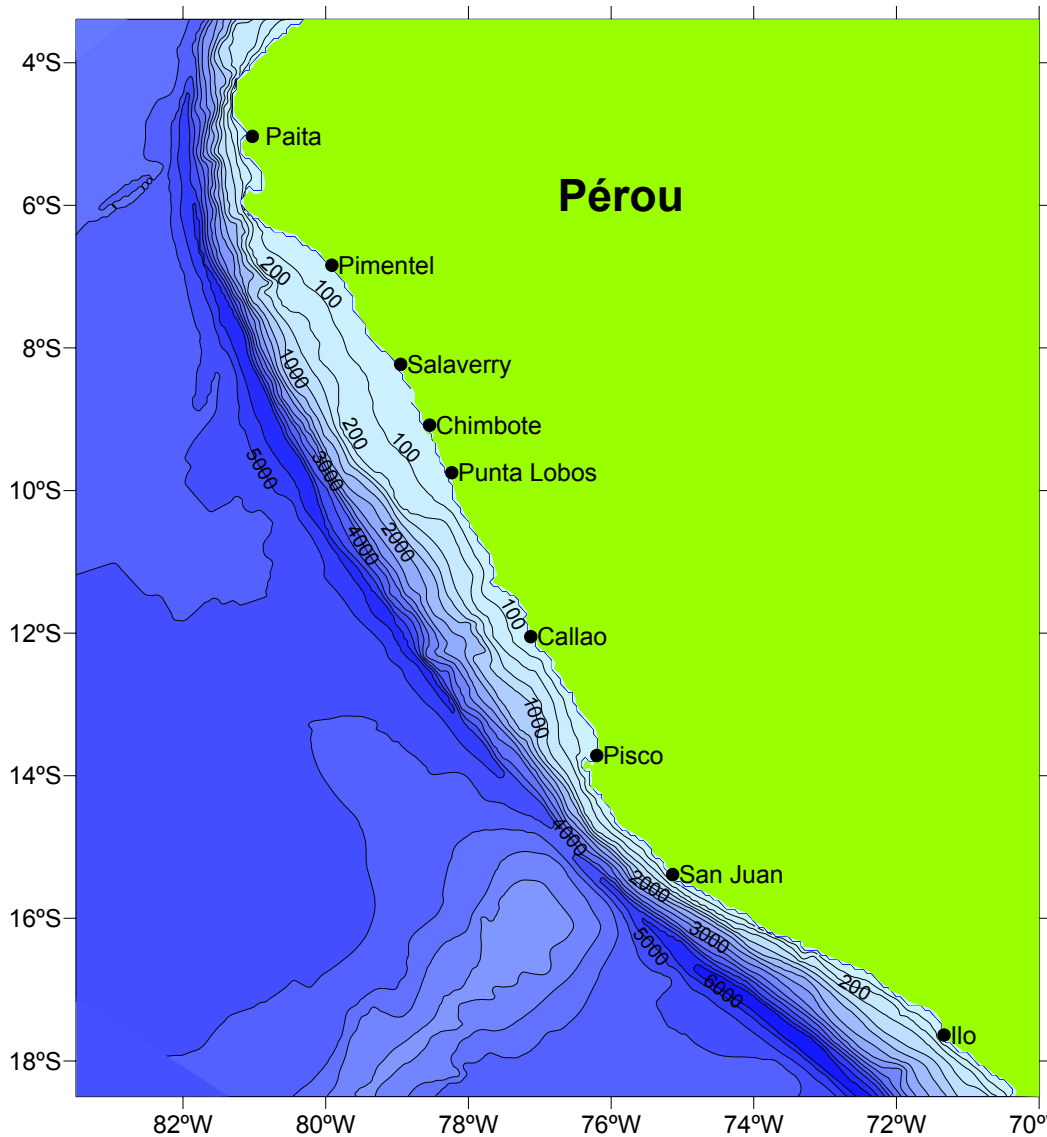


Figure 22. Carte bathymétrique des côtes péruviennes, isolignes en mètres ; les principaux ports de pêche sont indiqués ; on remarquera l'étroitesse du plateau continental.

1. L'anchois du Système du Courant du Humboldt



Figure 23. L'anchois du Pérou ou anchoveta, *Engraulis ringens*.

1.1. Biologie : une stratégie de reproduction opportuniste

L'anchois fait partie de l'ordre des Clupéiformes et de la famille des engraulidae. Au Pérou on rencontre deux espèces, l'anchois blanc ou 'samasa', *Anchoa nasus* et surtout l'anchois commun ou 'anchoveta', *Engraulis ringens* (Figure 23) qui nous intéresse en premier lieu. Cette espèce a une espérance de vie maximale de 4 ans pour une longueur corporelle maximale de l'ordre de 20 cm. La première maturité sexuelle intervient vers l'âge d'un an pour une longueur approximative de 12 cm. Les individus de taille inférieure à 12 cm sont par conséquent considérés comme juvéniles vis-à-vis de la pêche. La fécondité des femelles dépend bien entendu de leur taille mais 15 000 est un ordre de grandeur pour le nombre d'œufs pondus par femelle à chaque émission (Buitrón et Perera, 2000). L'aire de ponte s'étend tout le long de la côte péruvienne, en milieu côtier, la zone principale se situant entre 7 et 13°S (Figure 24). La ponte s'étale d'août à mars et présente deux pics, l'un majeur au printemps austral (août-octobre) et l'autre mineur en été austral (février-mars). Ces périodes sont susceptibles d'allongement ou de raccourcissement. La phase larvaire pélagique (Figure 25) dure quelques semaines.

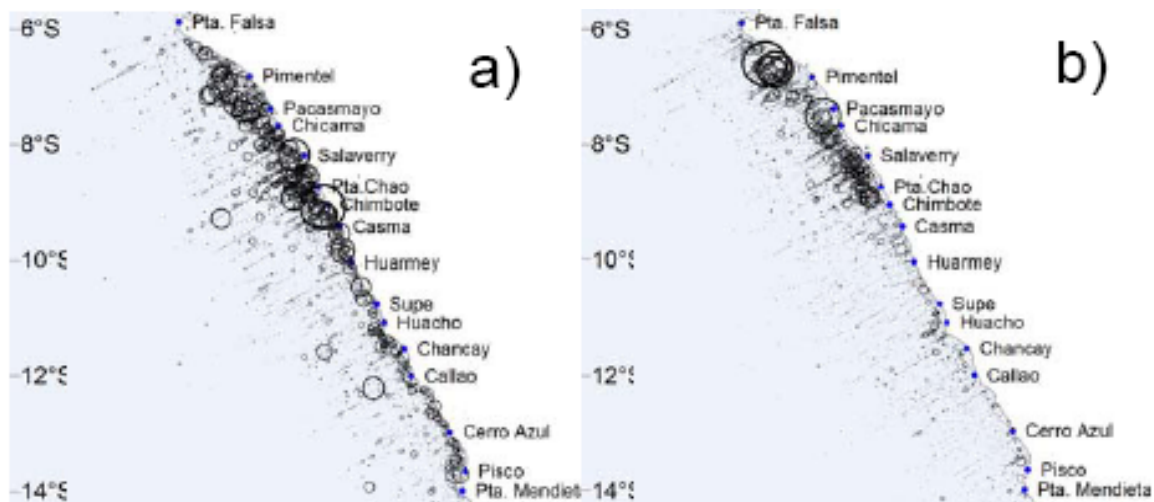


Figure 24. Cartes de distribution des œufs (a) et des larves (b) d'anchois collectés au cours de campagnes scientifiques entre 1970 et 2003 au Pérou. Le rayon des cercles est proportionnel au nombre d'individus avec le plus grand cercle correspondant à 74 496 œufs.m⁻² (a) et 29 680 larves.m⁻² (b). Source: P. Ayón, IMARPE, données non publiées.



Figure 25. Larves d'anchois (*Engraulis ringens*).

Comme pour la plupart des espèces pélagiques, les œufs sont petits et le sac vitellin se résorbe vite (de l'ordre de quelques jours). La larve doit se trouver dès l'ouverture de la bouche dans des zones où l'alimentation est possible de façon immédiate. Cette étape est fondamentale en termes de colonisation des espaces par les espèces et pour le succès du recrutement (Fréon *et al.* 2005a). Les œufs et larves sont par ailleurs très vulnérables à la prédation. Leur probabilité de survie est donc faible. Seuls quelques individus ayant pondu "au bon endroit, au bon moment" contribuent au succès reproductif (Cury, 1994). A cause de la forte variabilité inter-annuelle des conditions environnementales (transport, température, abondance en proies, etc.), le "bon endroit au bon

moment" est susceptible de varier de façon conséquente. Une haute fécondité associée à une longue période de ponte, sur une large région, constituent une stratégie de reproduction opportuniste, qui permet la rencontre et l'exploitation par l'espèce des conditions environnementales favorables dès qu'elles sont présentes. Cette stratégie pourrait participer à la capacité de ces espèces à s'ajuster rapidement aux changements de l'environnement et à produire de fortes biomasses (Cury, 1988 ; Buitrón et Perea, 2000; Bakun, 2001; Fréon *et al.* 2005a). Une hypothèse alternative ou complémentaire pourrait être l'existence d'une mosaïque de sous-populations, chacune très adaptée à une situation particulière, réduites à de très faibles biomasses la plupart du temps et 'explosant' certaines années.

1.2. Une alimentation opportuniste

L'anchois a une alimentation principalement particulaire (Figure 26) et peut se nourrir de phytoplancton comme de zooplancton. Il ne peut cependant pas soutenir une croissance normale en ne s'alimentant que de phytoplancton (Espinoza et Blaskovic', 2000). Comme l'anchois 'gobe' généralement ses proies, il a plus d'affinité (i.e. un meilleur rendement énergétique) pour des proies de grande taille (gros copépodes, euphausiacés ; Konchina, 1991; van der Lingen, 2002; Alheit et Niquen, 2004). Toutefois l'anchois reste un consommateur opportuniste et si le zooplancton et en particulier les copépodes dominent très largement, son alimentation varie en fonction des conditions du milieu (Espinoza *et al.*, in prep Figure 27).

Le cycle nyctéméral d'alimentation reste relativement mal compris. En effet des études basées sur des données récoltées entre 1953 et 1982 indiquent que l'anchois se nourrirait l'après midi et en début de nuit (Pauly *et al.*, 1989; Jarre *et al.*, 1991). Une étude récente basée sur 20 000 estomacs récoltés entre 1996 et 2003 (Espinoza *et al.*, in prep) montre que l'alimentation serait principalement diurne (07h – 18h) avec néanmoins une assez forte variabilité selon les périodes. Il est difficile à ce stade de savoir si cette différence dans le cycle d'alimentation correspond à un réel changement, avec ce que cela sous entend au niveau du fonctionnement de l'écosystème et de la capacité adaptative de l'anchois, ou est dû à des problèmes d'observation.



Figure 26. La grande ouverture relative de la bouche de l'anchois lui permet de s'alimenter de plancton de taille relativement importante.

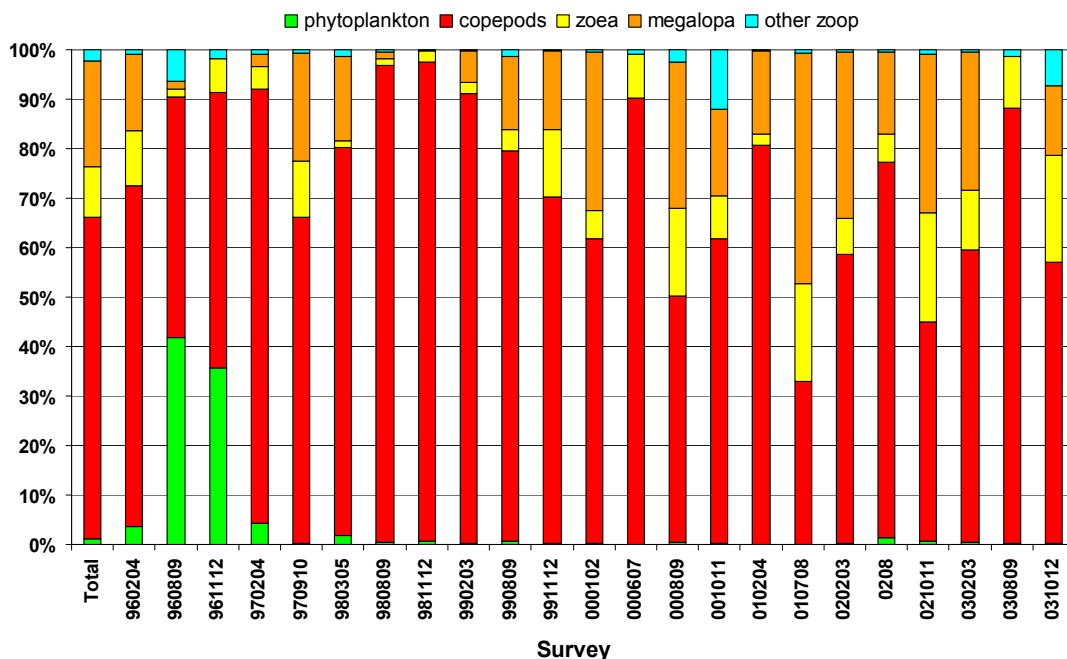


Figure 27. Groupes taxonomiques participant à l'alimentation de l'anchois (en pourcentage de carbone) entre 1996 et 2012 calculée à partir de plus de 20 000 estomacs. La colonne 'Total' correspond à l'ensemble des données. Chacune des autres colonnes correspond à une campagne scientifique spécifique (les deux premiers chiffres indiquent l'année, les deux suivants le mois de début et les deux derniers le mois de fin de chaque campagne), Source: Espinoza et al. (in prep).

1.3. Limites de distribution et concept d'habitat pélagique

En considérant les extensions maximales des occurrences observées, Mathisen (1989) établit que la distribution latitudinale de l'anchois s'étend entre 4°30'S (voire jusqu'à l'équateur ces dernières années) et 42°30'S, ce qui représente une extension linéaire de plus de 4000 km. A l'intérieur de cette zone immense, les organismes de gestion régionaux reconnaissent habituellement trois stocks commerciaux (Alheit et Niquen, 2004) :

- stock centre - Nord Pérou (3°S-16°S) qui regroupe les plus fortes concentrations;
- stock Sud Pérou - Nord Chili (16°S-24°S);
- stock Centre-Sud Chili (autour de 40°S).

Du point de vue des organismes qui y évoluent, le milieu pélagique est caractérisé entre autre par l'absence de point de référence géographique matériel qui puisse guider leur organisation spatiale. L'habitat pélagique est en fait structuré par :

- la stratification verticale de la colonne d'eau;
- les discontinuités horizontales telles que fronts thermiques, upwellings, tourbillons, plumes, etc., en grande partie liées à la topographie du trait de côte et du fond.

C'est donc toute la masse d'eau, avec sa dynamique, qui est susceptible de structurer le comportement spatial des poissons pélagiques. L'anchois se rencontre ainsi dans des gammes de températures variant de 13 à 24°C. La température est souvent considérée comme un facteur clef dans la distribution de l'anchois (ex. Schwartzlose *et al.*, 1999) pourtant à l'intérieur d'une gamme de température acceptable, le paramètre température seul n'est pas un paramètre déterminant de la distribution de l'anchois (Bertrand *et al.*, 2004b). L'oxygène dissous est lui un facteur limitant sa distribution verticale (limite inférieure autour de 2 mL.L⁻¹). Cette espèce accomplit des cycles nycthémeraux, mais généralement de très faible amplitude (profondeur de l'ordre de 20-30 mètres) étant donnée la présence quasi permanente d'une oxycline superficielle (Mathisen, 1989; Bernal,

1990; Escribano *et al.*, 2004), l'oxycine au Pérou pouvant parfois disparaître lors d'événements El Niño. Ce facteur est très important car il conditionne la disponibilité du poisson à la senne.

1.4. Distribution spatiale : des agrégations hiérarchiques emboîtées

Les petits pélagiques en général et l'anchois en particulier présentent des figures d'agrégation sur une grande gamme d'échelles qui suggèrent une structure fractale (Fréon et Misund, 1999 ; Fréon *et al.*, 2005b ; Figure 28) et une organisation du type 'agrégations hiérarchiques emboîtées' (Kotliar et Wiens, 1990 ; Fauchald, 1999 ; Fauchald *et al.*, 2000) :

- concentrations centrales ou noyaux de poissons (Gerlotto et Paramo, 2003) densément groupés dans un banc ou une agrégation;
- bancs constitués de noyaux, de vacuoles (Fréon *et al.*, 1992) et de zones moyennement denses;
- agrégations de bancs, ou clusters (Massé *et al.*, 1996; Maravelias *et al.*, 1996; Mackinson *et al.*, 1999; Reid *et al.*, 2000);
- grandes concentrations ou sous-stocks.

Les déterminismes de ces différents niveaux d'agrégation sont variables. Le comportement étant la première interface entre l'environnement et un organisme (Pitcher, 1995), les structures collectives de plus petites échelles (noyaux, bancs) prennent probablement forme sous la 'contrainte' éthologique du gréganisme. La fonction du banc a été longtemps débattue et aujourd'hui il est communément admis que ce comportement a évolué en réponse à différents besoins et à de multiples fonctions: survie aux attaques de prédateurs (manoeuvres effectives d'évasion, effet de confusion, vigilance globale accrue, effet de dilution...), efficacité de l'alimentation (pour des poissons piscivores), avantages hydrodynamiques, migration, reproduction, apprentissage (Pitcher et Parrish, 1993; Soria, 1994; Fréon et Misund, 1999; Croft *et al.*, 2003).

Les raisons déterminant les niveaux d'agrégation supérieurs (clusters et concentrations) ne sont pas toujours bien connues et peuvent être multiples (Fréon et Misund, 1999; Fréon *et al.*, 2005a). Le niveau hiérarchique du " cluster ", ou regroupement de bancs, est en général supposé lié à des structures océanographiques de méso-échelle comme les tourbillons ou les fronts (Fauchald *et al.*, 2000 ; Bertrand *et al.*, 2005a). Certaines composantes comportementales nouvelles émergent à ces niveaux, en particulier les stratégies d'occupation de l'espace. Les structures de plus grande échelle, concentrations ou sous-stocks peuvent être associées à des processus de migration, reproduction, zone d'alimentation. La dynamique spatiale liant le noyau, le banc, le cluster, les concentrations et le stock entier sont mal comprises (Fréon *et al.*, 2005a). D'une façon générale, il est supposé que l'existence d'une hiérarchie tend à rendre le système plus résilient (Allen et Starr, 1982). Par ailleurs, ces structures sont susceptibles d'une grande plasticité en fonction de rythmes nycthéméraux ou saisonniers, mais aussi en fonction des conditions de l'environnement. Dans ce sens, on peut faire l'hypothèse que cette organisation dynamique en agrégations hiérarchiques emboîtées est susceptible de constituer un avantage adaptatif dans un système hautement dynamique comme un upwelling.

L'existence de ce type d'organisation spatiale a des implications immédiates diverses :

- l'agrégation par elle-même facilite grandement la détection du poisson en général, que le propos soit de réaliser une évaluation de population par acoustique (MacLennan et Simmonds, 1992) ou de trouver des proies pour un pêcheur ou un prédateur naturel (Fauchald, 1999; Fréon et Misund, 1999) ;
- l'existence d'agrégations rend possible la capture de grandes quantités de poisson en très peu de temps et est à l'origine du développement d'engins de pêche actifs comme la senne (Fréon et Misund, 1999) ;
- l'existence d'une distribution en agrégations hiérarchiques emboîtées signifie pour le prédateur la nécessité de répondre à une hétérogénéité spatiale complexe à différentes échelles (Fauchald *et al.*, 2000). En d'autres termes, le prédateur doit adapter son comportement de recherche aux propriétés fractales de la distribution du poisson (Fauchald *et al.*, 2000) ;

- l'agrégation et sa dynamique ont des conséquences fondamentales sur la capturabilité. Tout d'abord, le simple fait que l'agrégation crée une distribution non uniforme dans le temps et dans l'espace altère fortement l'hypothèse de relation linéaire entre CPUE et abondance fondant de nombreux modèles de dynamique de population classique (Gauthiez, 1997 ; Fréon et Misund, 1999). Le problème de saturation de l'engin de pêche (Fréon et Misund, 1999) renforce cette tendance. Enfin, le phénomène d'hyper-agrégation (Rose et Kulka, 1999), c'est-à-dire l'augmentation des densités locales dans les zones de présence lors d'une diminution de l'abondance du stock, entraîne une forte augmentation de la capturabilité lorsque l'abondance du stock diminue (une forte relation dépendante entre capturabilité et biomasse du stock a été démontrée pour l'anchois du Pérou, Csirke, 1989).

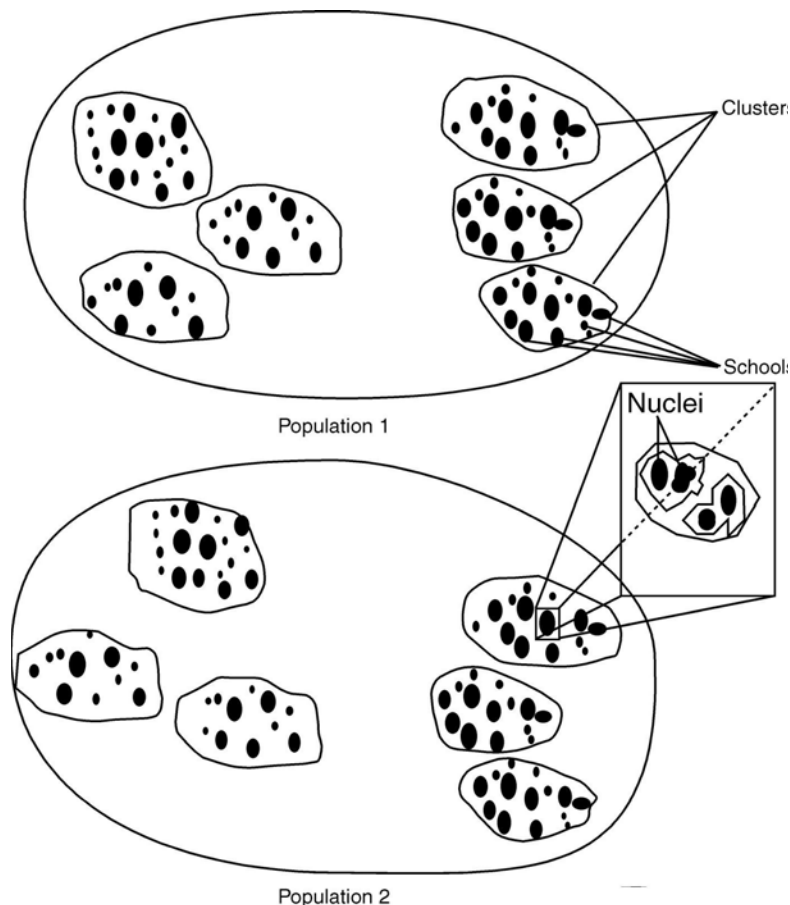


Figure 28. Niveaux d'organisation classiquement rencontrés chez les pélagiques grégaires : noyaux, bancs ('schools'), agrégations ('clusters'), sous-stocks ou populations. Source: Fréon et al. (2005a).

1.5. Une pression de prédation importante

Les prédateurs des œufs et larves d'anchois peuvent être aussi bien des organismes zooplanctoniques (organismes gélatineux, grands copépodes, chaetognates) que des poissons planctonophages comme les sardines ou les anchois eux-mêmes. Ces prédateurs peuvent potentiellement avoir un fort impact sur le succès du recrutement (Alheit et Niquen, 2004). Les principaux prédateurs des adultes sont les oiseaux, les lions de mer et les pêcheurs. De nombreuses espèces de poissons ou de céphalopodes peuvent également s'alimenter d'anchois (merlu, chinchard, maquereau, calmar géant, etc.). Puisqu'il s'agit essentiellement de prédateurs

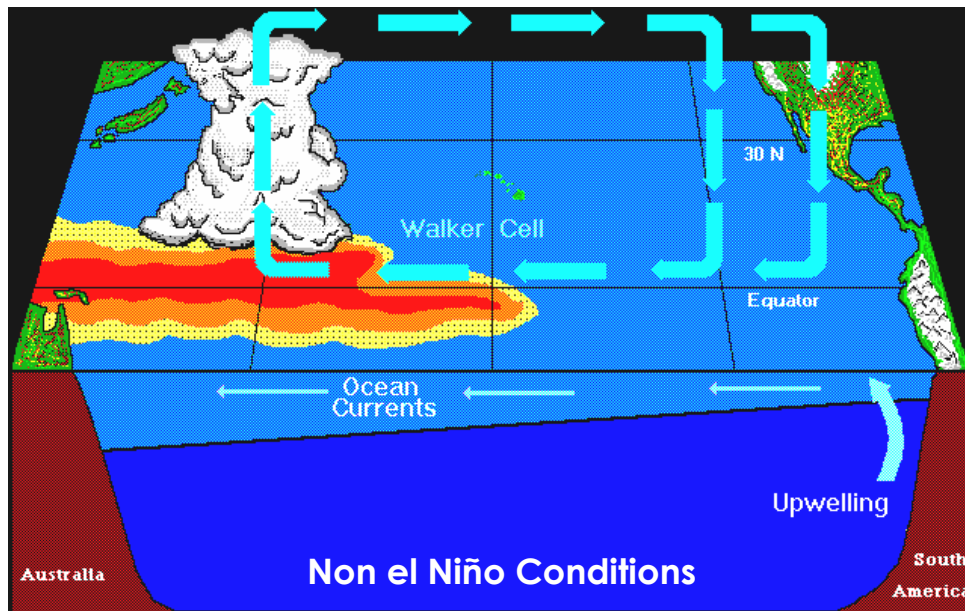
opportunistes, le taux de prédation peut être élevé lorsque la distribution des prédateurs recouvre celle des anchois (Muck et Sanchez, 1987; Espinoza, 2000).

2. L'écosystème pélagique côtier d'upwelling du Pérou

2.1. Contexte océanographique

A l'échelle du bassin océanique, l'Océan Pacifique est caractérisé par un gradient de pression atmosphérique décroissant entre le Pacifique Oriental et le Pacifique Occidental (Figure 29), responsable d'une circulation zonale dite "cellule de Walker" (Wauthy, 1986). La composante principale de cette circulation est le flux des Alizés de Sud-Est et de Nord-Est. Les premiers dominent de juin à octobre, les seconds, présents de novembre à mai, traversent le Pacifique jusqu'en Asie. En période non-ENSO (*El Niño Southern Oscillation*), ces vents sont à l'origine de la composante principale Est-Ouest des courants océaniques de surface. Il en résulte une sorte 'd'empilement' des eaux océaniques du côté de l'Australie-Indonésie, qui se traduit par une différence de hauteur du niveau de la mer entre les bordures Est et Ouest du Pacifique : le niveau de la mer est plus élevé de 50 cm sur les côtes Australie-Indonésie que sur les côtes Pérou-Equateur. Cet 'empilement' des eaux en bordure Ouest entraîne la création d'un courant descendant qui fait plonger les eaux chaudes de surface en profondeur, abaissant ainsi la thermocline en bordure Ouest. Par gravité, il se crée en bordure Est une remontée d'eaux profondes froides qui fait remonter la thermocline. A l'échelle de l'océan, la thermocline et l'élévation de la surface de la mer présentent donc une pente (Figure 29).

En zone tropicale, les vents dominants soufflent du Sud vers le Nord le long de la frange côtière. Sous l'effet de la force de Coriolis (moteur de la 'spirale d'Ekman', voir Mann et Lazier, 1996, par exemple), les eaux superficielles sont transportées vers l'Ouest, créant un appel d'eau et donc une résurgence superficielle. Etant donnée la faible profondeur de la thermocline sur cette bordure du bassin, les eaux upwellées sont froides et riches. L'intensité de l'upwelling est principalement modulée par la force et la direction des vents, la topographie de la côte et la largeur du plateau continental. Au Pérou, l'upwelling côtier est fonctionnel toute l'année mais son intensité varie avec un maximum en hiver austral et un minimum en été austral.



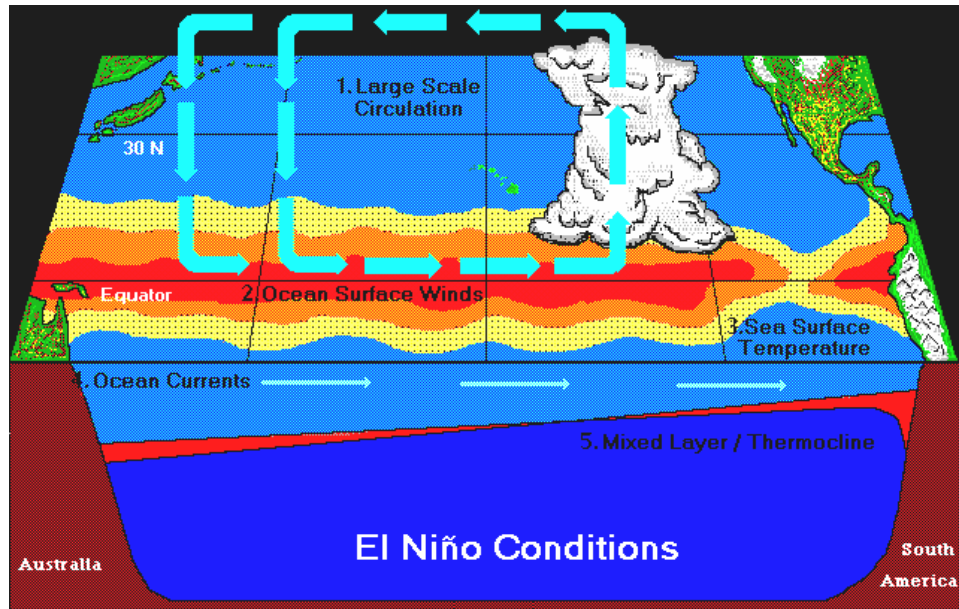


Figure 29. Interactions océan Pacifique-atmosphère en zone équatoriale en conditions non-El Niño, c'est-à-dire avec une résurgence de bordure Est fonctionnelle et en conditions El Niño. Remarquer que l'élévation de la mer, plus importante à l'Ouest qu'à l'Est en période non-El Niño, n'est pas indiquée sur cette figure. Source: NOAA.

Les grands mécanismes qui viennent d'être décrits se déclinent à une échelle régionale (bordure Est du bassin) en un système de courants de directions et de profondeurs variées (Figure 30). Le courant dominant dans l'écosystème est celui de Humboldt, eaux froides et à faible salinité s'écoulant en direction de l'Equateur, et qui présente des ramifications complexes et des contre-courants s'étendant jusqu'à 1 000 km des côtes. Le courant de Cromwell (ou contre courant du Pérou dans la Figure 30) est un contre-courant de sub-surface situé à environ 300-400 km des côtes, dirigé vers le Sud, et se déplaçant à des vitesses supérieures à 0.18 m.s^{-1} .

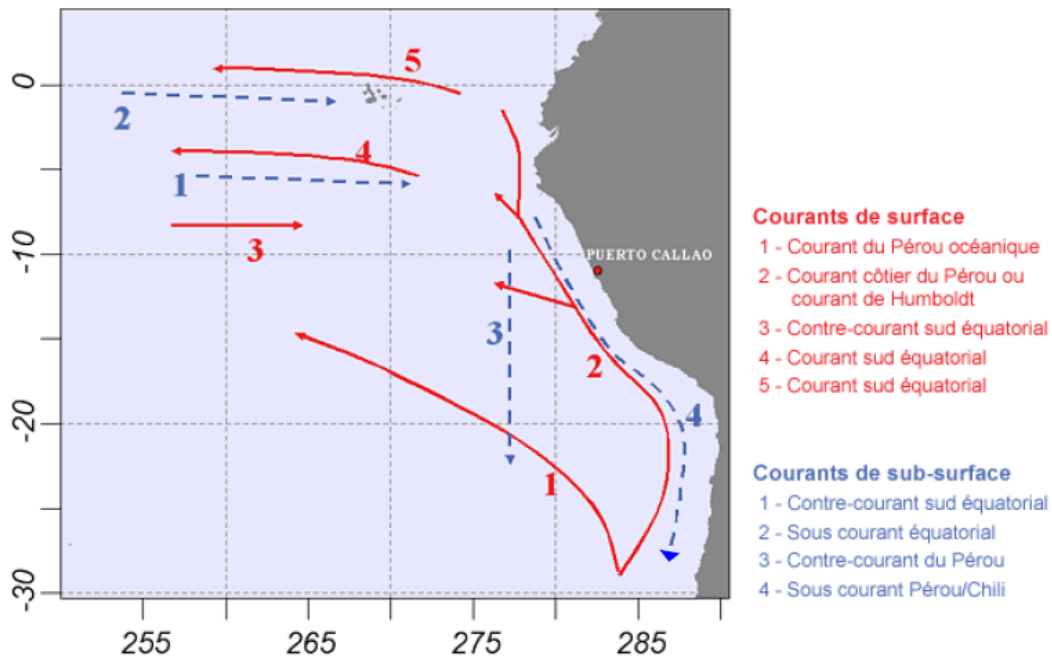


Figure 30. Système de courants présents au large des côtes péruviennes. Source: <http://www.mercator-ocean.fr>

Le paysage océanique bordant les côtes péruviennes est par ailleurs composé de 4 types principaux de masses d'eau ainsi que d'eaux de mélange (Figure 31, Tableau 5).

Tableau 5. Caractéristiques de salinité, température et qualité trophique des masses d'eau superficielles présentes dans l'écosystème du courant de Humboldt. Il existe en sus des eaux de mélange: CCW-SSW, CCW-SSW-SEW et mélanges avec les eaux douces issues de fleuves.

Source: Bertrand et al. (2004b).

Masse d'eau	Gamme de salinité	Gamme de température (°C)	Type écologique
Eaux côtières froides (CCW)	[34.80 ; 35.05]	[15° ; 17°] hiver [15° ; 19°] été	côtière productive
Eaux superficielles subtropicales (SSW)	>35.10	[17° ; 25°] hiver [20° ; 25°] été	océanique oligotrophe
Eaux superficielles équatoriales (SEW)	[34.00 ; 34.80]	[20° ; 26°] hiver [21° ; 26°] été	mésotrophes
Eaux superficielles tropicales (STW)	<34	>23° hiver >26° été	oligotrophes



Figure 31. Masses d'eau en présence sur la bordure Est de l'Amérique Latine (les eaux côtières froides ne sont pas indiquées). Source: IMARPE.

2.2. Contexte biologique

2.2.1. Phytoplancton

La distribution de la biomasse en phytoplancton suit grossièrement un gradient décroissant depuis la côte (biovolumes supérieurs à 3 mL.m^{-3}) vers le large. La production primaire est plus importante (en termes de production et d'extension de la zone productive) en été austral, c'est-à-dire lorsque l'upwelling est le moins intense (Figure 32). Cette apparente contradiction est une question qui reste à résoudre.

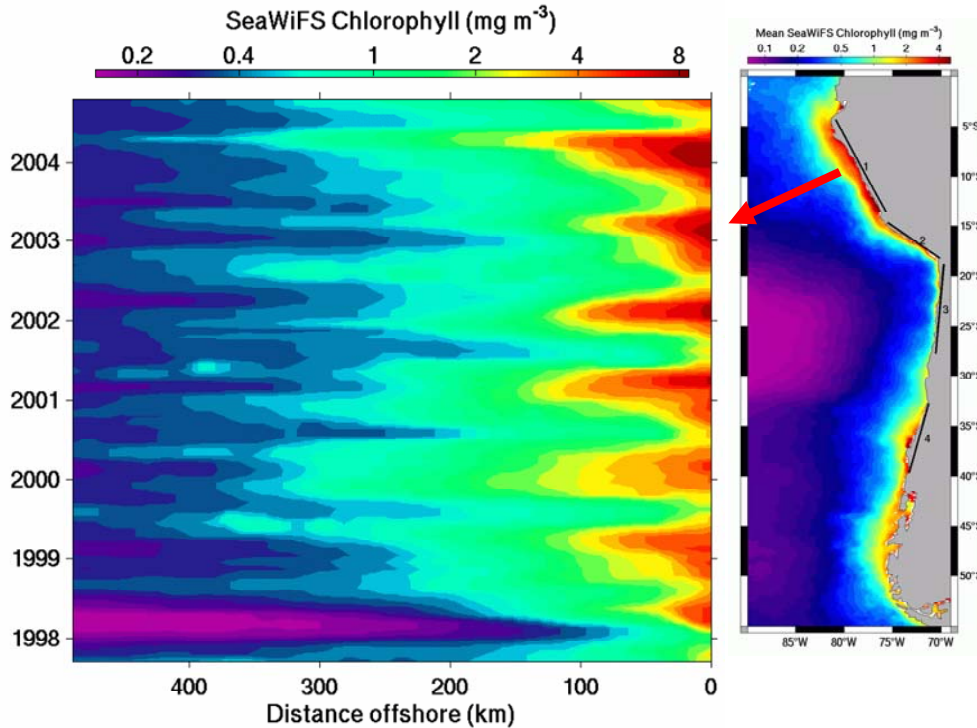


Figure 32. Série temporelle (1998-2004) de production primaire obtenue à partir du satellite SeaWiFS. A noter (i) la variation saisonnière et la productivité moindre (en termes de production totale et d'extension) en hiver qu'en été; (ii) la productivité plus faible, en particulier au large, au cours du Niño 1997-98, et (iii) la tendance à l'augmentation de la production au cours de la série. Source: F. Chavez com. pers.

En termes de communautés, des diatomées (groupe dont le mode de taille se situe grossièrement dans le microplancton) à fort taux de reproduction dominant en zone côtière de résurgence alors que les dinoflagellés et coccolithophoridés (modes de taille plutôt centré sur la nanoplancton) dominant au large en régime moins turbulent (Sanchez, 2000). Cette ségrégation spatiale (qui n'est bien entendu pas stricte) crée des environnements où les tailles moyennes de plancton sont différentes.

Vu leurs préférences strictes en termes de température et de salinité, certaines espèces de dinoflagellés sont couramment utilisées comme indicateurs biologiques des masses d'eau (Figure 33) que nous avons évoquées plus haut (Arntz et Fahrbach, 1996; Sánchez, 2000; Delgado *et al.*, 2001) :

- indicateur d'eaux côtières froides (CCW) : *Protoperdinium obtusum*;
- indicateurs d'eaux équatoriales superficielles (SEW) : *Ceratium breve*, *Ornithocercus steinii*, *Ornithocercus thumii* et *Amphisolenia thirax*;
- indicateurs d'eaux sub-tropicales superficielles (SSW) : *Ceratium praelongum*, et *Ceratium incisum*.

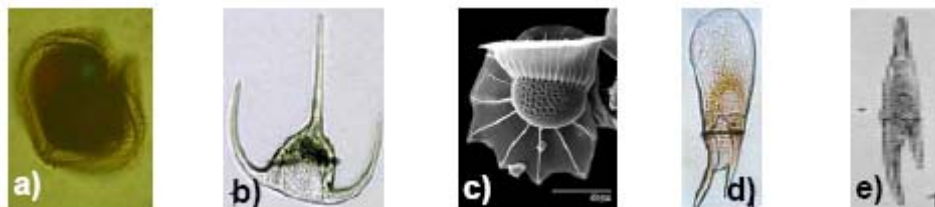


Figure 33. Dinoflagellés utilisés comme marqueurs de masses d'eau. Marqueur de CCW: (a) *Protoperdinium obtusum*; marqueurs de SEW: (b) *Ceratium breve* et (c) *Ornithocercus thumii* ; marqueurs de SSW: (d) *Ceratium praelongum* et (e) *Ceratium incisum*. Sources: <http://www.liv.ac.uk>; <http://dinos.anesc.u-tokyo.ac.jp> et <http://www.nmnh.si.edu>.

2.2.2. Zooplancton

Les eaux de résurgence sont dominées, comme dans le cas du phytoplancton, par des espèces de grande taille : copépodes d'eaux riches et froides (*Calanus pacificus*, *Pleuromamma borealis* et *Rhincalanus nasutus*, Lavaniegos *et al.*, 2003) et euphausiacés. La production en zooplancton est hautement variable à diverses échelles temporelles (intra-annuelles, inter-annuelles, et décennale, Figure 34, Ayón *et al.*, 2004).

2.2.3. Niveaux trophiques supérieurs

Les productions primaire et secondaire élevées permises par l'upwelling côtier autorisent le développement de toute une gamme d'échelons trophiques supérieurs (Figure 35). L'anchois, dont la niche écologique correspond aux eaux côtières froides (Valdivia, 1978 ; CCW, Tableau 5) développe des biomasses pouvant dépasser la dizaine de millions de tonnes. La sardine (*Sardinops sargax*), plutôt associée aux eaux de mélange entre eaux côtières et eaux océaniques, peut générer elle aussi des biomasses très élevées (même si moindres que les fortes biomasses d'anchois) notamment durant les périodes où les alizés sont moins forts (Clarke et Lebedev, 1999) et donc l'upwelling affaibli. D'autres espèces pélagiques moins inféodées à la frange côtière, comme le maquereau (*Scomber japonicus*) et le chinchard (*Trachurus murphyi*), sont aussi communément rencontrées. Lors d'intrusions d'eaux océaniques chaudes (épisodes Niño par exemple), des communautés de poissons typiques d'eaux tropicales et équatoriales peuvent faire leur apparition en domaine côtier (carangues par exemple). Enfin trois autres espèces sont susceptibles d'être rencontrées en grandes quantités notamment lors d'explosions démographiques : une galathée pélagique (*Pleuromcodes monodon*), un calmar géant (*Dosidocus gigas*) et un poisson mésopélagique (*Vinciguerria lucetia*). Les prédateurs apicaux, outre le calmar géant, regroupent des mammifères marins (principalement lions de mer et dauphins), des oiseaux de mer (pélicans, cormorans, fous, etc.) dont les populations ont permis pendant des décennies une importante production de guano. La pêche pélagique à la senne cible pour sa part principalement anchois ou sardine, selon leurs abondances respectives.

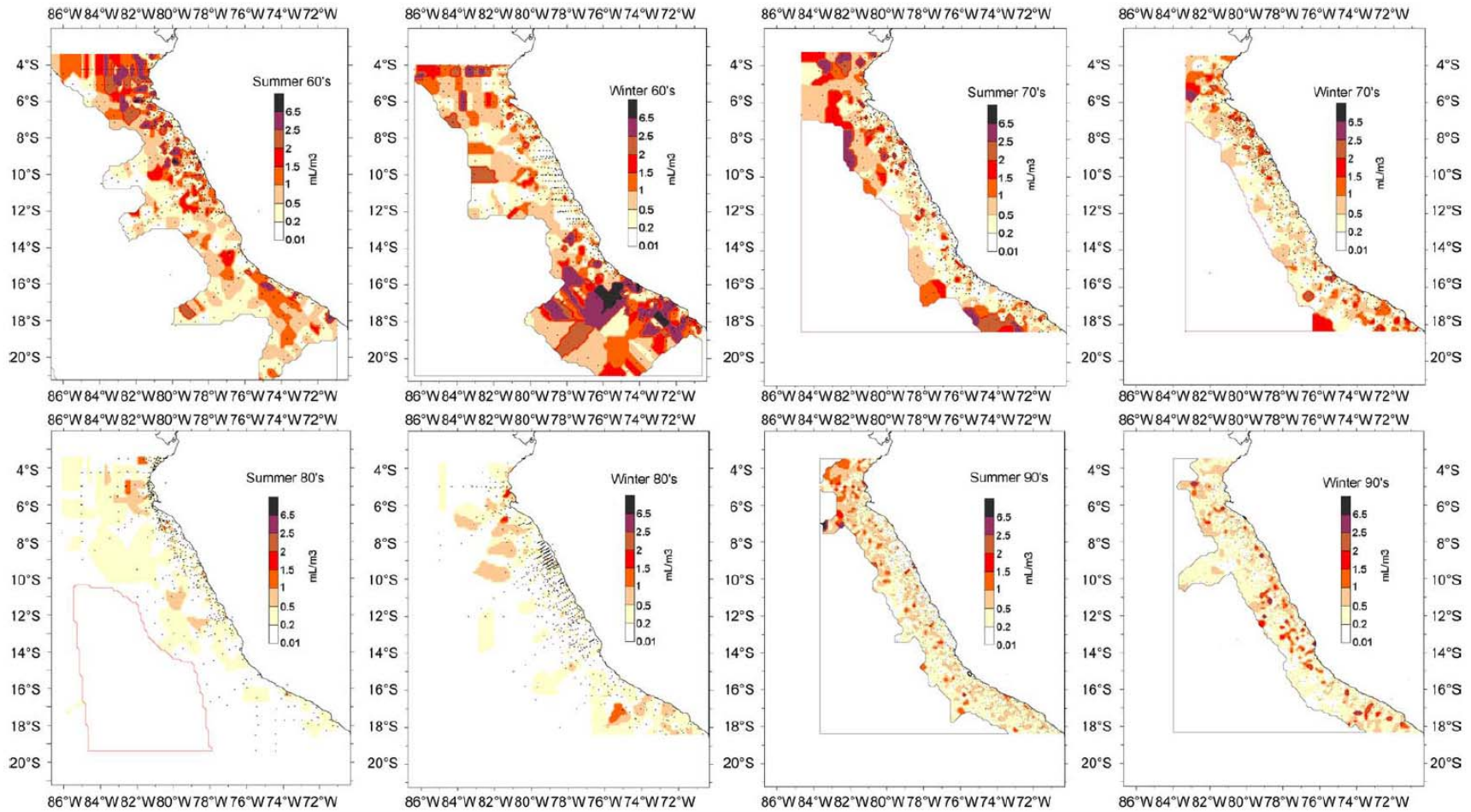


Figure 34. Distribution spatiale du zooplancton (en biovolume) par décennie, en hiver et en été. Source: Ayón et al. (2004).

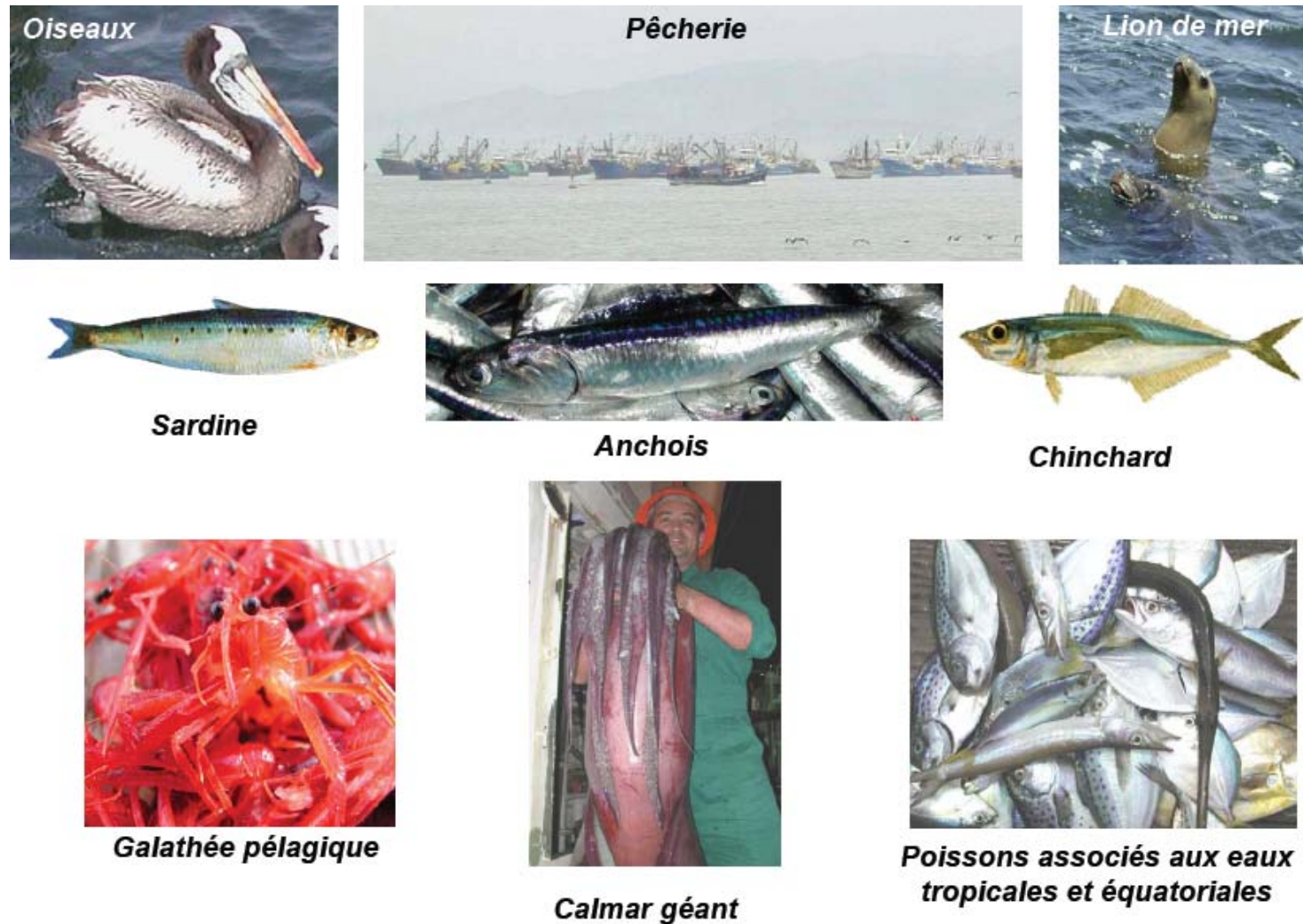


Figure 35. Quelques représentants des échelons trophiques supérieurs de l'écosystème pélagique côtier péruvien : pélicans (*Pelicanus thagus*); pêcheurs (*Homo sapiens sapiens*); lions de mer (*Otaria byronia*); calmar géant (*Dosidicus gigas*); galathée pélagique (*Pleuronodes monodon*); anchois (*Engraulis ringens*); chinchard (*Trachurus murphyi*); sardine (*Sardinops sagax*); et poissons associés aux eaux tropicales et équatoriales.

2.3. Echelles temporelles de variabilité de l'écosystème

Comme nous l'avons évoqué en introduction, le système d'upwelling côtier péruvien est remarquable par sa variabilité, qu'elle corresponde à l'expression de cycles associés à diverses échelles temporelles (centennales, décennales, interannuelles, intra-annuelles, mensuelles, hebdomadaires et diurnes), ou à une variabilité dans l'expression d'événements *a priori* comparables (événements El Niño par exemple). Nous évoquerons brièvement dans cette partie les traits principaux de la variabilité associée aux échelles décennale, inter-annuelle et intra-annuelle.

2.3.1. Variabilité décennale

C'est en recherchant des connections entre les cycles de production du saumon d'Alaska et le climat de l'océan Pacifique que Hare (1996) met en évidence l'existence d'une variabilité décennale qu'il nomme 'Pacific Decadal Oscillation' ou PDO. La PDO a depuis été décrite comme une sorte d'événement climatique présentant une certaine analogie avec un Niño, mais dont la durée est plus importante : de l'ordre de 20 à 30 ans (6 à 18 mois pour un Niño). La recherche du rôle de ces fluctuations climatiques a fait l'objet de nombreuses études dans les systèmes de Courant de Californie et du Humboldt (ex. Baumgartner *et al.*, 1992; Mantua *et al.*, 1997; Clarke et Lebdev, 1999; Minobe, 2000; Rebstock, 2001; Fiedler, 2002; McFarlane *et al.*, 2002; Chavez *et al.*, 2003). Les périodes de ces fluctuations et des changements de régimes ('regime shift', voir deYoung *et al.*, 2004 pour une définition) sont l'objet d'un vaste débat toujours ouvert. Ainsi le dernier changement de régime aurait eu lieu soit au milieu des années 1980 (ex. Csirke *et al.*, 1996; Yañez *et al.*, 2001; Alheit et Niquen, 2004), au milieu des années 1990 (ex. Chavez *et al.*, 2003) ou en 1998-99 (ex. Fiedler, 2002).

Les phases décennales chaudes ou froides (Figure 36) se distinguent entre autre par des anomalies de température (de l'ordre de 1 à 2 degrés). Par analogie aux changements de température associés aux événements El Niño et La Niña, Chavez *et al.* (2003) à travers une approche intégrant de multiples indices propose les termes de 'Viejo' et 'Vieja' pour qualifier ces périodes chaudes et froides respectivement. Les causes de ces oscillations décennales ne sont pas connues à ce jour, elles ne sont donc pas prévisibles (surtout dans le contexte de réchauffement climatique actuel). Les variations à échelle décennale et à échelle inter-annuelle (type Niño-Niña) présentent des caractéristiques proches même si les ordres de grandeur ne sont pas comparables.

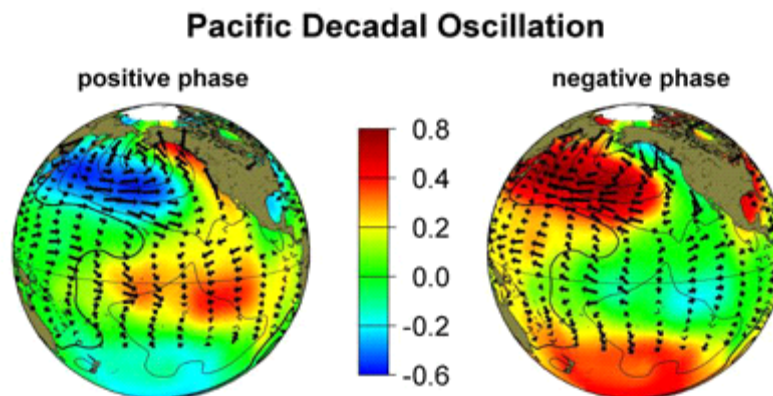


Figure 36. Anomalies de températures dans le bassin Pacifique selon les phases chaudes ('positive phase') et froides ('negative phase') de la PDO. Source : <http://www.oceansatlas.org>.

2.3.2. Variabilité inter-annuelle : ENSO

La variabilité ENSO (El Niño Southern Oscillation) est due à des instabilités périodiques de la dynamique océan-atmosphère dans le bassin de l'océan Pacifique. Sous l'effet d'une anomalie

dans le régime des alizés, des ondes sont générées dans la masse d'eau : ondes de Rossby vers l'Ouest et de Kelvin vers l'Est (Figure 37).

Dans le cas d'un relâchement ou d'un renversement des alizés, une onde de Kelvin dite de 'downwelling' (Figure 37) est générée au milieu de l'océan Pacifique (180°E) et se propage jusqu'aux côtes du continent américain (Figure 37), affectant la dynamique des courants qui est à l'origine de l'anomalie du niveau de la mer et l'inclinaison de la thermocline à l'échelle du bassin. Ce type d'onde se traduit par une élévation du niveau de la mer et un approfondissement de la thermocline, affaiblissant donc le moteur de la résurgence de la bordure Est du bassin. Elles génèrent en milieu côtier un scénario de type « El Niño » : marées exceptionnelles, (Espino, 2003), intrusion en milieu côtier d'eaux océaniques chaudes et oligotrophes et approfondissement de la thermocline qui rend l'upwelling 'inefficace' en termes d'enrichissement (les eaux upwellées ne sont plus les eaux riches et froides de profondeur, Figure 38, Barber et Chavez, 1983). L'upwelling 'tourne à vide'.

Dans le cas d'une anomalie de sur-pression des alizés, l'onde de Kelvin générée est de type 'upwelling' (Figure 37). Ce type d'onde génère en milieu côtier un scénario de type « La Niña » : remontée de la thermocline rendant l'upwelling côtier plus 'efficace' (Figure 38) et par conséquent le système plus productif.

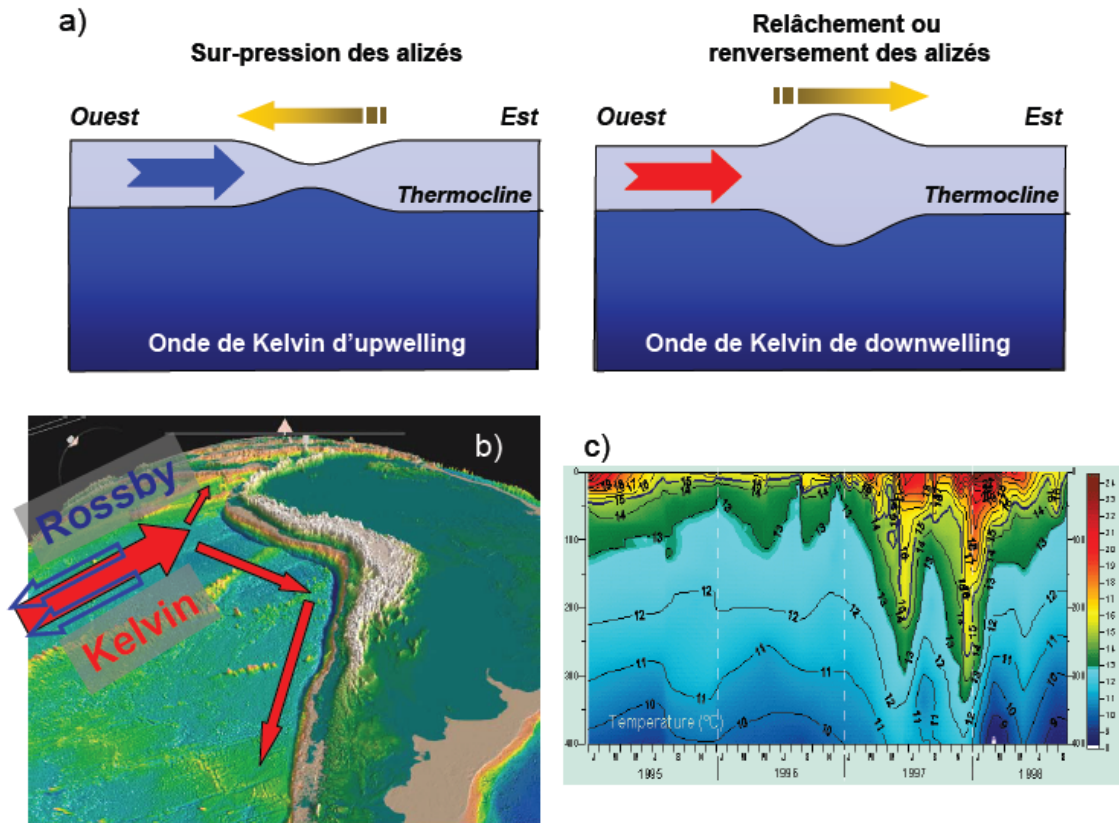


Figure 37. Mécanismes de la variabilité inter-annuelle. (a) représentation schématisée de la propagation des ondes de Kelvin équatoriales en fonction du type d'anomalie affectant le régime des alizés ; (b) représentation schématisée de la propagation océanique puis côtière des ondes de Kelvin ; (c) série temporelle de profils verticaux des isothermes à 20°S. On remarque deux ondes de Kelvin côtières (ou piégées à la côte) correspondant au Niño 1997-98 avec le réchauffement des eaux de surface et l'approfondissement de la thermocline. Les ondes de Kelvin côtières sont issues des ondes de Kelvin équatoriales lorsque ces dernières arrivent à la côte de l'Equateur. Source : B. Dewitte com. pers.

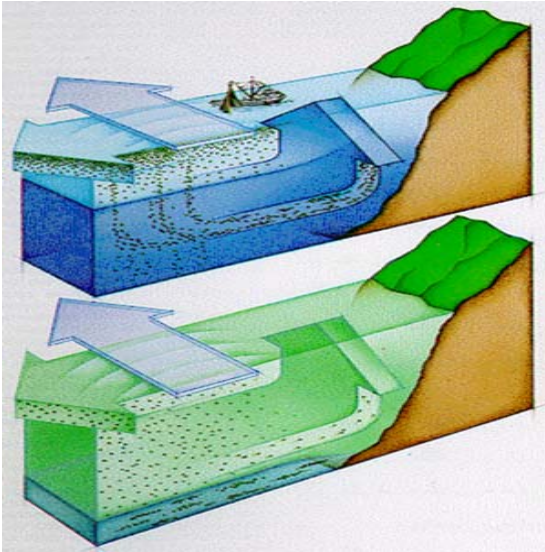


Figure 38. Fonctionnement schématique de l'enrichissement en périodes de résurgence forte (en haut) et en événement type Niño (en bas). L'approfondissement de la thermocline en épisode Niño fait que la résurgence remonte une eau de type superficielle qui assure un apport en nutriments bien plus faible que lorsque la résurgence remonte des eaux froides et riches de type profondes. Source: R. T. Barber, National Geographic.

L'un des marqueurs des événements ENSO est constitué par les anomalies de température de surface de la mer (Figure 39). L'indice d'oscillation du Sud (SOI) est par ailleurs un des indices couramment utilisé pour quantifier les événements ENSO (du moins dans la zone Niño 3.4). Son calcul est basé sur les différences mensuelles ou saisonnières de pressions atmosphériques observées entre Tahiti et Darwin. L'utilisation de modèles couplés océan-atmosphère a permis de reproduire et prévoir *a posteriori* des événements Niño pour la période des 148 dernières années (Chen *et al.*, 2004). Nos capacités à prévoir ce type d'événements restent cependant assez limitées.

El Nino Southern Oscillation

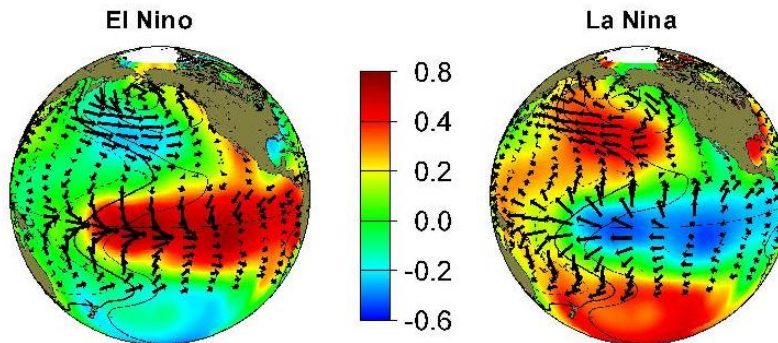


Figure 39. Anomalies de températures dans le bassin pacifique selon les phases chaudes (El Niño) et froides (La Niña) de l'ENSO. Source : <http://www.oceansatlas.org>.

2.3.3. Variabilité intra-annuelle

Les échelles intra-annuelles de variabilité correspondent entre autre aux rythmes saisonniers et aux rythmes nycthémeraux. Le cycle nycthémeral s'exprime bien entendu essentiellement dans le plan vertical. Le cycle saisonnier est susceptible de produire des scénarios chauds et froids dont les tendances sont analogues à celles des événements El Niño et La Niña même si leur amplitude et leur durée sont bien sûr différentes. Le SCH semble en effet être le seul écosystème d'upwelling côtier où la variabilité inter-annuelle présente des amplitudes supérieures à celles de la variabilité saisonnière. Il existe par ailleurs une variabilité intra-annuelle significative dans le Pacifique

équatorial (Lau et Waliser, 2005), qui peut se transmettre le long des côtes par le biais des ondes de Kelvin côtières et un forçage climatique local (Hormazabal *et al.*, 2002).

Mise à part cette variabilité cyclique, l'échelle de temps intra-annuelle est aussi associée à l'activité de turbulence qui génère les structures océanographiques de méso-échelle. Ces structures méso-échelle constituent une véritable mosaïque très dynamique de fronts (séparant les eaux froides côtières des eaux chaudes situées plus au large), de plumes, de filaments et de tourbillons qui participent de façon conséquente à l'hétérogénéité spatiale et temporelle de l'écosystème. Ces structures sont le support principal des échanges entre zone côtière et large; elles jouent un rôle majeur dans le couplage entre processus physiques et biologiques (Figure 40).

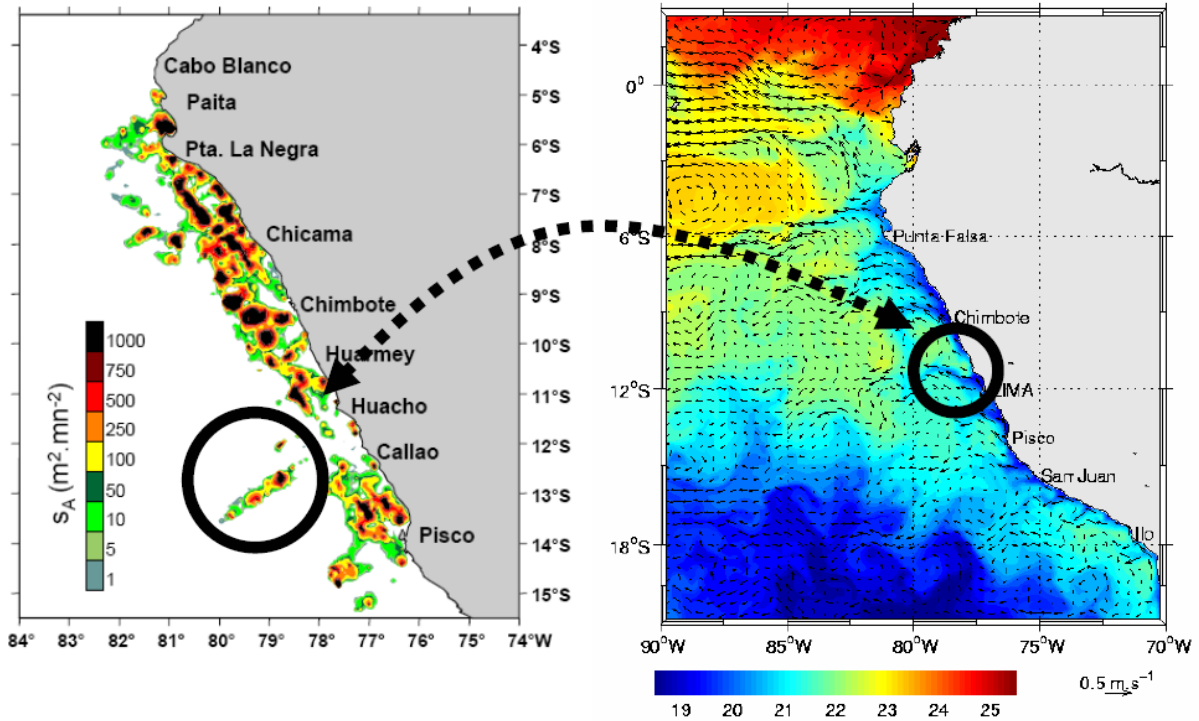


Figure 40. Importance des figures de turbulence dans le couplage entre processus physiques et biologiques : à gauche, image de la distribution de l'anchois telle qu'estimée par campagne acoustique (hiver 2004, M. Gutiérrez, Imarpe, com. pers.). On remarquera, entouré en noir, une aggrégation de poissons qui semble avoir été 'déchollée' de la côte par une structure physique de méso-échelle (plume ou filament). A droite, champ de température de surface simulé par le modèle océanographique ROMS (P. Penven, IRD, com. pers.), mettant en évidence l'existence de filaments d'eaux CCW, susceptibles d'être l'origine du type de distribution de poissons illustré à gauche.

2.4. Impacts de la variabilité climatique sur l'écosystème péruvien

Les divers niveaux de variabilité qui viennent d'être décrits ont de profondes incidences sur le fonctionnement du SCH. Les paragraphes qui suivent résument brièvement les conséquences principales de cette variabilité par grand 'compartiment' de l'écosystème.

2.4.1. Masses d'eau et communautés planctoniques

Ainsi qu'il a déjà été évoqué, les événements El Niño ont un très fort impact sur la distribution spatiale des masses d'eau le long des côtes péruviennes (Figure 41 dans le cas du Niño 1997-98). Le panache habituel d'eaux d'upwelling riches et froides (CCW) se réduit à une frange très côtière

ou disparaît et laisse place à l'entrée d'eaux océaniques chaudes et oligotrophes en milieu côtier (eaux équatoriales superficielles SEW et eaux tropicales superficielles STW au Nord, et eaux subtropicales superficielles SSW sur le reste du littoral). Dans le plan vertical, la zone du minimum d'oxygène normalement associée aux eaux côtières productives s'estompe.

Le plancton représente le premier niveau d'intégration du forçage climatique dans le réseau trophique pélagique (Beaugrand, 2005). Ainsi, le mouvement des masses d'eau au cours d'un événement de type Niño s'accompagne de changements dans les communautés planctoniques rencontrées dans l'écosystème côtier (

Figure 42). Concernant le phytoplancton, on n'observe pas nécessairement de réduction drastique de biomasse à la côte. Par contre, on observe un net changement dans la nature des communautés dominantes. La distribution des espèces de grande taille comme les radiolaires est réduite aux cellules résiduelles de résurgence (Lavaniegos *et al.*, 2003) et l'écosystème est alors dominé par les espèces de tailles relativement plus petites (pico et nanoplancton) associées aux eaux océaniques comme des dinoflagellés et des coccolithophoridés (Gonzales *et al.*, 2000; Iriarte *et al.*, 2000; Iriarte et Gonzales, 2004). Un épisode Niño entraîne aussi un changement dans les communautés zooplanctoniques. D'un système dominé par des espèces de copépodes typiques d'eaux froides et riches et par des euphausiacés, on passe sous l'effet d'un événement Niño à une dominance de copépodes (*Nannocalanus minor* et *Eucalanus subtenuis*, Lavaniegos *et al.*, 2003) et de salpes typiques de zones tropicales.

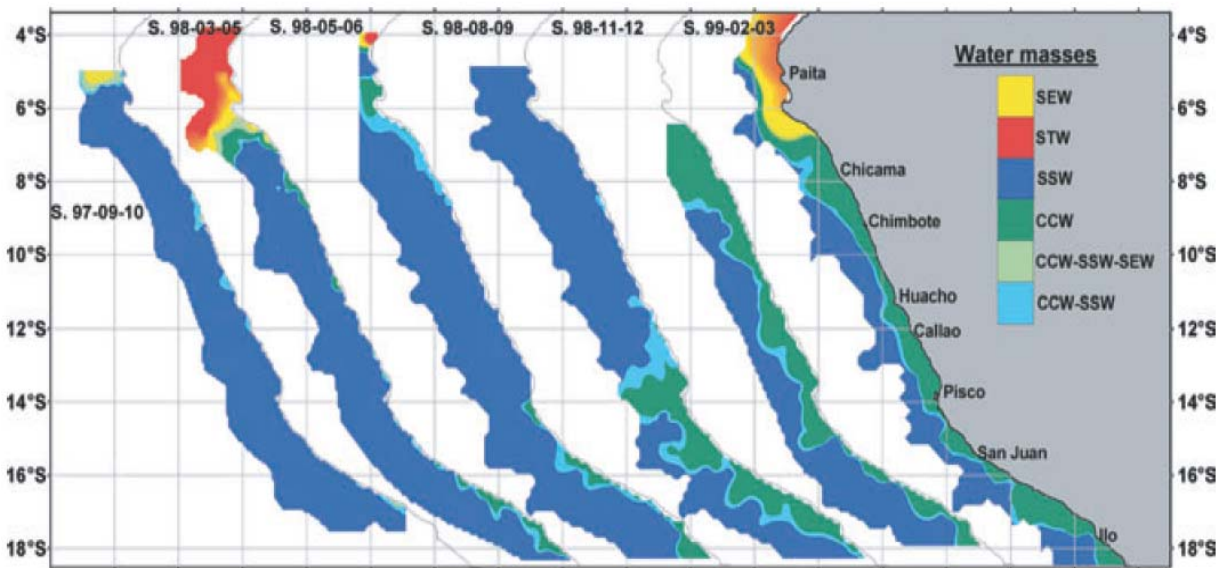


Figure 41. Distribution des masses d'eau établie à partir de campagnes scientifiques IMARPE et couvrant l'épisode Niño 1997-1998 et le début de la Niña en 1999 (de la gauche vers la droite, campagnes océanographiques réalisées en 1997-09-10, 1998-03-05, 1998-05-06, 1998-08-09, 1998-11-12 et 1999-02-03). CCW, eaux côtières froides ; SEW, eaux équatoriales superficielles ; SSW, eaux subtropicales superficielles et STW, eaux tropicales superficielles. Source: Bertrand *et al.* (2004b).

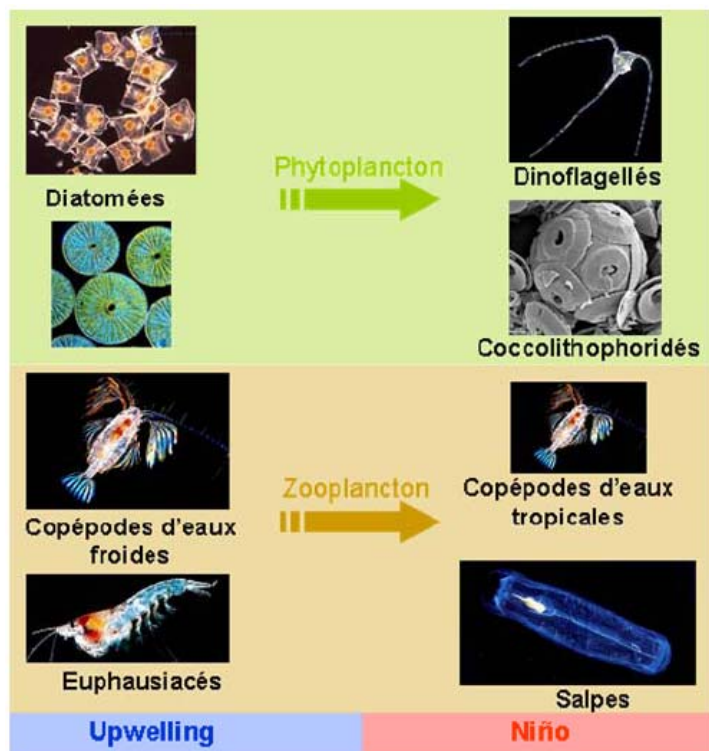


Figure 42. Changement de dominances dans les communautés planctoniques entre des situations où l'upwelling est efficace et les épisodes chauds type El Niño. Le changement de communauté s'accompagne d'une diminution de taille moyenne des organismes en épisode El Niño. Source photos : <http://www.imagequest3d.com>

2.4.2. Population d'anchois

Particulièrement sensible au forçage environnemental, l'anchois du Pérou est caractérisé par la très forte variabilité de sa distribution spatiale (Figure 43) et de ses niveaux de population (Figure 44). Ainsi, les estimations de biomasse par acoustique des 20 dernières années oscillent entre 1 et 8 millions de tonnes (s'il est reconnu que pour diverses raisons liées au traitement des données acoustiques ces valeurs sont affectées d'un biais de sous-estimation systématique, les tendances peuvent cependant être considérées comme représentatives, F. Gerlotto, com. pers.). Ces fluctuations drastiques de niveaux de stocks ont des impacts très importants sur l'écosystème étant donné la qualité d'espèce fourrage de l'anchois, ainsi que sur les populations humaines exploitant cette espèce.

Nous avons déjà évoqué plus haut que la variabilité de l'écosystème se décline en une composante pseudo-cyclique d'alternance de périodes chaudes et froides à différentes échelles de temps et une composante interne aux cycles qui rend les impacts d'événements *a priori* comparables (El Niño par exemple) assez différents. Dans ce cadre, il est intéressant dans un premier temps d'évoquer les grands types de scénarios classiquement associés aux phases chaudes ou froides de la composante cyclique de la variabilité. D'une façon générale en scénario chaud (printemps-été, El Niño, El Viejo), la distribution de l'anchois tend à être réduite à une frange côtière (s'étendant à une distance de l'ordre de 20-30 milles nautiques des côtes en période estivale par exemple). En scénario froid (automne-hiver, La Niña, La Vieja), la distribution est en général plus large et peut s'étendre jusqu'à 100 milles nautiques des côtes (Valdivia, 1978). Dans le plan vertical, la distribution commune de l'anchois en période d'upwelling est superficielle et grossièrement comprise dans les 40 premiers mètres. Cela est dû entre autre à la présence d'une zone de minimum d'oxygène qui constitue une véritable barrière physiologique pour de nombreux poissons (Mathiesen, 1989). Ces scénarios doivent être considérés pour leur valeur heuristique, mais ne

doivent pas masquer la variabilité qui peut exister entre deux mêmes saisons, phases ENSO ou PDO.

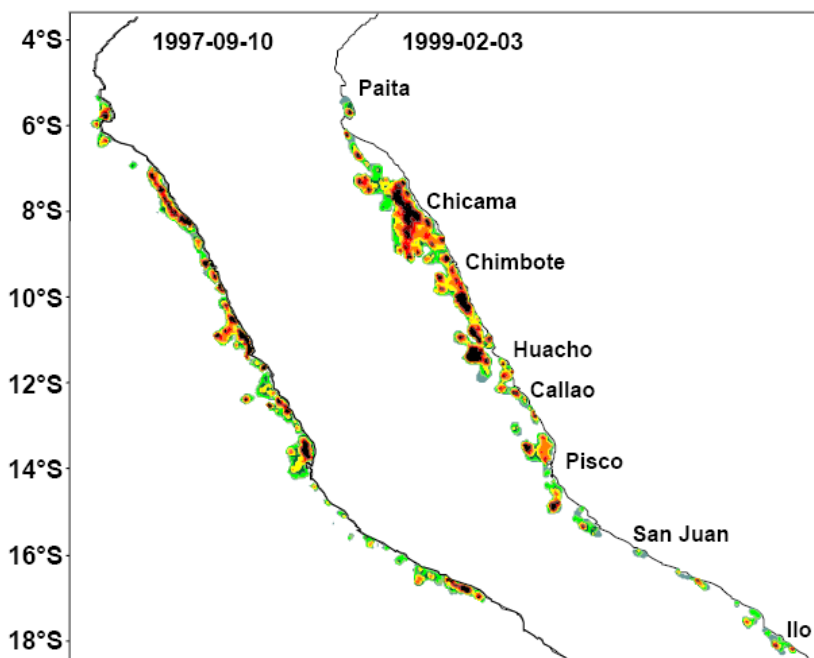


Figure 43. Exemple de variabilité de la distribution spatiale du stock d'anchois pour une biomasse équivalente (environ 6 millions de tonnes).

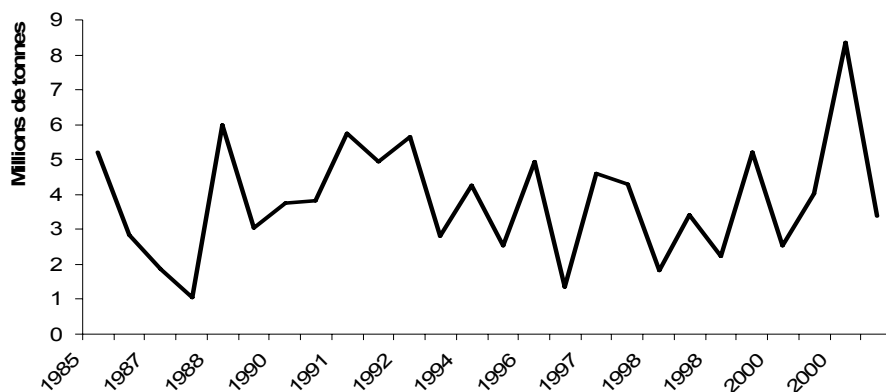


Figure 44. Estimations de biomasses d'anchois à partir de campagnes d'évaluation par acoustique réalisées par l'IMARPE.

Lors des événements El Niño, l'anchois, typiquement, réduit son aire de distribution, se concentre à la côte là où quelques cellules d'upwelling résiduelles peuvent continuer à être fonctionnelles, et/ou se répartit plus en profondeur sous l'effet de l'approfondissement de la thermocline et de la disparition de la zone du minimum d'oxygène (ex. Valdivia, 1978; Bernal, 1990; Mathiesen, 1989; Espino, 2003; Alheit et Niquen, 2004; Bertrand *et al.*, 2004b). Ces conditions plutôt défavorables pour l'anchois ont la réputation d'entraîner des mortalités massives de cette espèce ce qui peut occasionner des déplacements et des mortalités importantes des populations de prédateurs, notamment des populations d'oiseaux (ex. Valdivia, 1978; Arntz et Fahrbach, 1996). Pourtant, cette vision simplifiée des impacts d'événements Niño sur l'anchois a été remise en question. En effet, même si les événements Niño semblent dans la majorité des cas entraîner de fortes réductions de biomasse, les scénarii de recouvrement de la population peuvent être assez différents : le

recouvrement a été particulièrement lent à la suite des événements El Niño 1972-1973, 1977-1978 et 1982-1983, et rapide après les El Niños 1987 et 1997-1998. Les événements El Niño de 1992-1993 et 2002-2003 semblent pour leur part avoir pas ou peu affecté la biomasse (Bertrand *et al.*, 2004b).

Bertrand *et al.* (2004b) proposent diverses explications à ces différences de dynamique de population lors d'événements environnementaux comparables. Tout d'abord l'absence 'apparente' de l'anchois pendant un phénomène Niño peut en partie être due à son inaccessibilité aux engins de pêche et aux estimations par acoustique s'il est distribué dans une frange extrêmement côtière. Ensuite, même si l'habitat de l'anchois (CCW, eaux côtières upwellées riches et froides) se trouve significativement réduit en période Niño, il peut subsister des cellules très côtières d'eaux d'upwelling riches en nutriments pouvant constituer des refuges temporaires pour l'anchois. Par ailleurs, lors de l'épisode El Niño 1997-1998 (au contraire de 1982-83), les adultes ont réussi à se reproduire efficacement grâce à la réduction de la fécondité partielle totale et à l'expansion de la saison de ponte (Buitrón et Perea, 2000). D'autre part, les conditions de stock en début d'événement Niño, en partie déterminées par le type d'épisode décennal (chaud ou froid) dans lequel on se trouve, conditionnent aussi les capacités de résilience de la population dans des conditions défavorables.

Evoquons enfin le fait que la dynamique décennale du système est souvent associée à l'alternance entre anchois et sardines (Figure 45), phénomène qui reflète la restructuration de l'écosystème depuis le plancton, jusqu'aux prédateurs apicaux (Alheit et Niquen, 2004). Ces alternances ont fait l'objet de nombreuses études (Lluch-Belda *et al.*, 1989, 1992; Bakun et Cury, 1999; Schwartzlose *et al.*, 1999; Bakun et Broad 2003; Chavez *et al.*, 2003; Alheit et Niquen, 2004; Bertrand *et al.*, 2004b) sans que tous les mécanismes puissent être explicités. Bertrand *et al.* (2004b) proposent une hypothèse basée sur la taille de l'habitat respectif de ces deux espèces qui n'ont pas les mêmes préférences écologiques. Selon cette hypothèse, les oscillations climatiques intervenant à plusieurs échelles (Viejo-Vieja, Niño-Niña) entraîneraient des oscillations de la taille des habitats disponibles aux sardines et anchois et par conséquent des variations de populations. L'imbrication des échelles de variabilité rend nécessaire une approche intégrée pour comprendre les dynamiques de cet écosystème (Bertrand *et al.*, 2004b ; Figure 46)

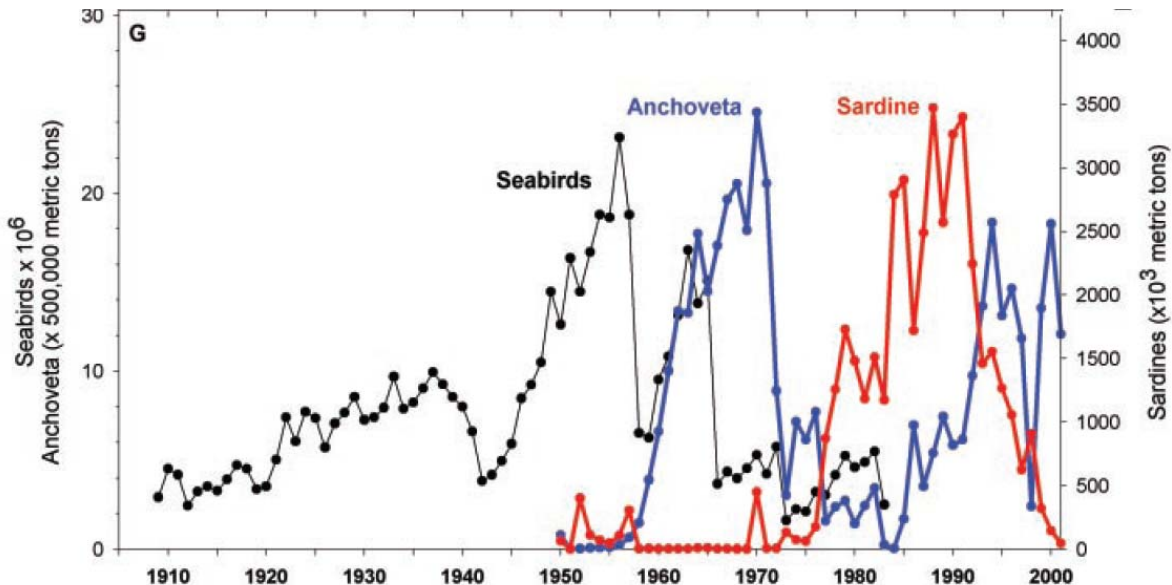


Figure 45. Série temporelle présentant l'abondance en oiseaux de mer et les débarquements d'anchois et de sardine. Il est important de noter que les alternances entre sardine et anchois sont amplifiées sur cette figure par le fait que les échelles sont différentes entre l'anchois (axe-y de gauche) et la sardine (axe-y de droite). Source: Chavez *et al.*, 2003.

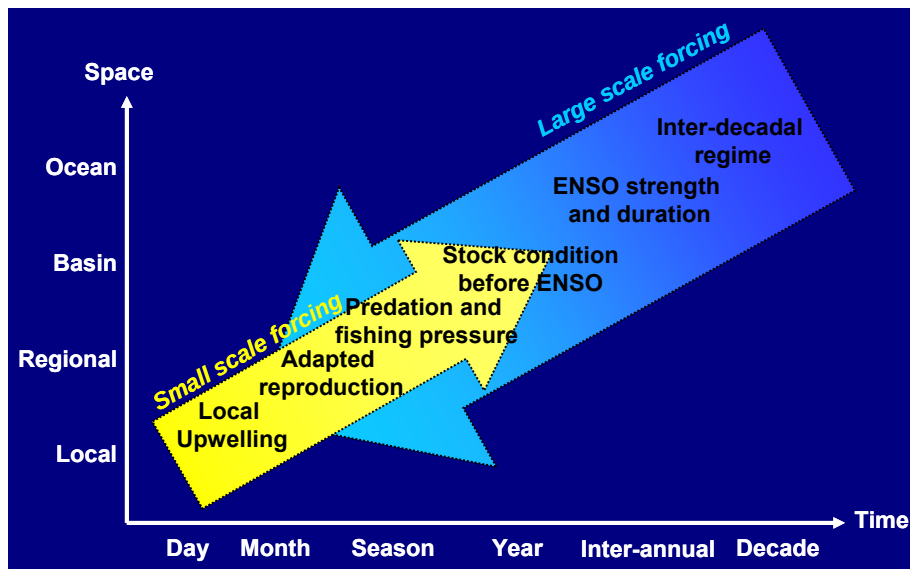


Figure 46. Facteurs intervenant à différentes échelles spatio-temporelles qui doivent être pris en compte pour interpréter les effets d'un événement climatique comme El Niño sur une population de poissons pélagiques. Redessiné de Bertrand et al., (2004b).

3. Exploitation : une pêche industrielle de senneurs

3.1. La flottille

La pêche de l'anchois, tout au moins dans son caractère industriel, est relativement récente. En 1953, on dénombrait en tout et pour tout 49 bolincheurs au Pérou (Tilic, 1963). Six ans plus tard, en 1959, la flottille décuplait et comptait déjà 426 embarcations. A cette époque, les capacités de cale des navires étaient de l'ordre de 50 à 60 tonnes, les sennes étaient faites de nappes de coton et le temps nécessaire pour réaliser un coup de senne était de l'ordre de deux heures. La senne était déchargée à l'aide d'une salabarde, sorte d'épuisette de grande taille (M. Bouchon com. pers).

A partir de 1962, la flottille s'accroît rapidement et l'introduction de progrès technologiques comme la poulie auto-motrice ou les écho-sondeurs (en 1963, 81% de la flottille est équipée d'écho-sondeurs et de sonars) fait augmenter considérablement la puissance de pêche. En 1972-73, époque du tristement célèbre effondrement du stock d'anchois, l'effectif était de 1800 navires pour une capacité de cale cumulée de 250 000 tonnes (M. Bouchon et M. Ñiquen com. pers ; Paulik, 1981).

L'anchois du Pérou fait aujourd'hui l'objet d'une pêche industrielle pratiquée par une flottille d'environ 800 senneurs industriels (1 400 si on prend en compte le segment artisanal des 'Vikingas'). Díaz (2005⁷) a établi une typologie de cette flottille par statistiques multivariées et reconnaît trois segments principaux :

- une flottille de navires appelés 'vikingas' (5%). Ces petits navires à coque de bois (capacité de cale inférieure à 100 m³) construits dans les années 80 alternent pêche minotière et pêche destinée à la consommation humaine (le froid est dans ce cas maintenu par caisses de glace). Ces navires à faible autonomie disposent de très peu d'équipement électronique. Ils travaillent essentiellement en

⁷ Ce travail correspond à un mémoire de Biologiste des pêches, Université de San Marcos, Lima, encadré par S. Lanco-Bertrand.

zone côtière, participent aux captures d'anchois à hauteur d'environ 15% et sont souvent la propriété de petites entreprises familiales;

- une flottille qualifiée de traditionnelle (77%). Elle est composée de navires à coque en acier, de capacité de cale variant entre 100 et 400 m³, ne disposant pas de système de réfrigération et disposant d'un permis de pêche uniquement pour la pêche minotière. Construites pendant les décennies 1960-1970, ces embarcations de taille moyenne sont souvent la propriété d'entreprises de transformation;

- une flottille de navires équipés de systèmes de réfrigération à l'eau de mer (RSW), (18%). Ces navires en acier, ont généralement des capacités de cale supérieures à 400 m³. Ces grandes embarcations construites durant les années 90 disposent en général d'un important équipement de détection du poisson (sondeurs acoustiques, sonar) et alternent la pêche minotière (anchois, sardine) avec la pêche destinée à la consommation humaine directe (chinchard, maquereau). Ces navires sont la propriété d'entreprises de transformation.

3.2. Comportements de pêche, capturabilité et captures

A l'aube, des bancs denses d'anchois se forment et persistent jusque dans l'après midi. C'est donc au lever du jour que la pêche se réalise principalement, quand les bancs sont en général les plus denses (Mathiesen, 1989). Grâce au comportement grégaire de l'anchois, le temps de capture dans un voyage de pêche est relativement court en comparaison du temps passé à chercher les agrégations. La pêche moderne des petits pélagiques repose en effet principalement sur la détection et la localisation des agrégations de poissons (Fréon *et al.*, 2005a). Quelques jours avant l'ouverture de la saison de pêche, les armateurs réalisent des prospections à l'aide de petits avions afin de localiser les grandes zones de concentration de l'anchois. Les navires sont pour la plupart équipés de divers instruments de détection dont les plus courants sont : sonar omnidirectionnel (portée de l'ordre de 3-4 km) ; radar à oiseaux et jumelles puissantes pour détecter les espèces d'oiseaux associées aux bancs d'anchois. A plus fine échelle les écho-sondeurs permettent une représentation détaillée de la taille et du comportement des agrégations. En dépit de cette importante assistance technologique à la détection, les pêcheurs se basent également sur la position des autres navires pour choisir leur zone de pêche. L'échange d'information et la coopération jouent un rôle important, pour le moins au sein d'un même armement.

A l'instar des niveaux de population de l'anchois, les niveaux de capture sont extrêmement variables (Figure 47). Ainsi sur la période 1950-2002, les captures ont oscillé entre moins d'un million de tonnes et 12 millions de tonnes pour l'année 1970. Il semble même que ces 12 millions de tonnes aient été largement sous-estimés et que les captures aient atteint en fait 16 millions de tonnes cette année là (Castillo et Mendo, 1987).

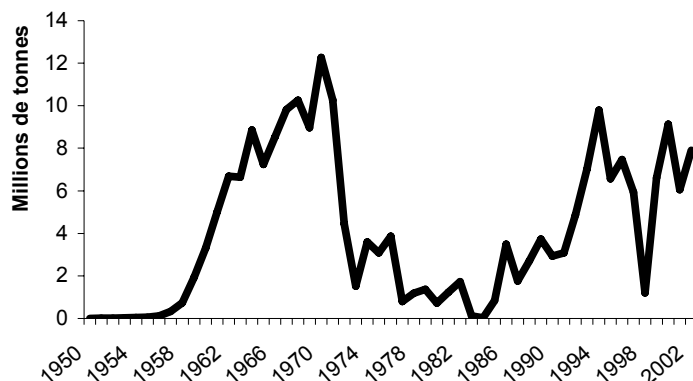


Figure 47. Débarquements d'anchois au Pérou en millions de tonnes entre 1950 et 2003.

Il est utile de rappeler que les captures ont de nombreuses raisons de ne pas être proportionnelles aux niveaux de stock, même sans prendre en compte les phénomènes d'évolution technologique. Ainsi de nombreux paramètres sont connus pour avoir une influence sur les niveaux de captures: l'hyperstabilité de la capturabilité (Csirke, 1989; Pitcher, 1995; Fréon et Misund 1999; Rose et Kulka 1999; Harley *et al.*, 2001), la stratégie de pêche, le comportement des poissons, les mesures de gestion, les prix du marché et d'autres (Fréon et Misund, 1999).

Dans le cas particulier de l'anchois du Pérou les variations d'accessibilité et de capturabilité intervenant lors d'un El Niño (ou de l'été) sont remarquables et peuvent aboutir à une relation exponentielle inverse entre niveau de biomasse et capturabilité (Csirke, 1989). Lors de la première phase d'un El Niño la taille de l'habitat favorable à l'anchois se réduit de façon drastique (Valdivia, 1978; Muck, 1989; Bertrand *et al.*, 2004b). La population d'anchois se concentre alors près de la côte et forme des agrégations rassemblant jusqu'à 1 million de tonnes de poissons (A. Bertrand, com pers.). Les captures peuvent alors atteindre des niveaux records (>120 000 tonnes par jour) alors même que les conditions sont défavorables à l'anchois et que son abondance est généralement en diminution (Valdivia, 1978; Csirke, 1989; Bouchón *et al.*, 2000; Ñiquen *et al.*, 2000). Dans une seconde phase, l'accessibilité des poissons diminue pour au moins trois raisons (Bertrand *et al.*, 2004): (i) les poissons se distribuent dans des eaux trop peu profondes pour que la senne puisse être utilisée (Arntz et Fahrbach, 1996); (ii) les senneurs ne sont pas autorisés à pêcher dans les 5 premiers milles nautiques; et (iii) lorsque l'anchois n'est pas distribué dans des zones refuges côtières il est alors localisé près du fond jusqu'à 150 m de profondeur, empêchant également l'usage de la senne (Gutiérrez, 2001). Notons enfin que les mesures de gestion (voir paragraphe 4) peuvent aussi participer au découplage entre niveaux de capture et abondance de l'anchois.

3.3. Valorisation des captures

Le secteur des pêches est le second, derrière l'activité minière dans l'économie péruvienne et contribue à environ 1.3% du PIB (et de 11.5 à 16.4% des exportations entre 1999 et 2003). Environ 125 000 personnes travaillent dans la filière pêche et aquaculture. En valeur, les exportations ont atteint 1.124 milliards de dollars en 2001 dont 926 millions pour la farine et l'huile de poisson. Pourtant l'industrie halieutique souffre de graves problèmes économiques en raison notamment de la surcapacité de pêche, des dettes contractées, des faibles prix des farines et huiles de poisson dans le marché mondial et de la variabilité de l'écosystème et donc des ressources (<http://www.fao.org/fi/fcp/en/PER/profile.htm>). La quasi-totalité (99%) des captures d'anchois du Pérou est transformée en farines et huiles de poisson (soit un total d'environ 2 millions de tonnes de produit transformé ces dernières années) qui sont majoritairement exportées. Seul 1% des captures est destiné à la production de conserves et de salaisons pour la consommation humaine directe. La FAO a entrepris des programmes de sensibilisation auprès des autorités et des industriels péruviens visant à les inciter à développer davantage le secteur destiné à la consommation humaine directe. En effet, paradoxalement, très peu de péruviens ont goûté ou même imaginé goûter de l'anchois !

4. OUTILS DE GESTION ET DE SUIVI DE L'ECOSYSTEME EXPLOITE

4.1. Gestion adaptative

A la suite de l'effondrement du stock d'anchois en 1972-1973 dû à la conjonction d'une période décennale défavorable, de l'évènement El Niño 1972-73 et d'une surpêche (Csirke, 1989; Alheit et Niquen, 2004; Bertrand *et al.*, 2004b), les autorités péruviennes ont adopté une gestion précautionneuse des pêches à partir du milieu des années 1980 (Csirke *et al.*, 1996). Plus récemment un système de gestion de type adaptatif en temps réel a été mis en place et est appliqué par stock (Espino, 2003). Ce mode de gestion à court terme est rendu possible par la

remarquable intensité de suivi des populations halieutiques réalisé par l'IMARPE. L'objectif principal est d'empêcher des niveaux de capture trop importants lorsque le stock est soumis à un stress climatique amenant une forte concentration à la côte; ou lorsque la proportion de juvéniles est trop élevée ou quand le recrutement n'est pas satisfaisant. Le jeu de mesures de gestion comprend (M. Ñiquen com. pers) :

- des quotas de captures autorisées par période et par zone;
- des fermetures courtes de 3-5 jours afin de protéger les juvéniles lorsque ceux-ci dépassent une certaine proportion dans les captures;
- des fermetures lors des pics de ponte : août-septembre (ponte principale de printemps) et février-mars (ponte secondaire d'été);
- une régulation de l'effort de pêche par la limitation du nombre de navires (seuls sont autorisés les remplacements d'unités ou les modernisations).

4.2. Suivi en temps réel des populations

Le suivi en temps réel des populations et de l'écosystème a sans doute été un facteur déterminant pour éviter un effondrement du stock d'anchois lors du Niño long et intense de 1997-98 (Bouchón *et al.*, 2000; Ñiquen *et al.*, 2000; Bertrand *et al.*, 2004b). C'est l'IMARPE qui, au Pérou, est en charge de l'étude et du suivi des ressources pélagiques et fournit des recommandations de gestion à son ministère de tutelle. Il est intéressant de préciser que le lien entre l'IMARPE et le ministère est direct, que les informations sont transmises en temps réel (un rapport sur l'état des ressources est fourni quotidiennement) et que les décisions d'ouverture ou fermeture de la pêche sont prises en concertation, la décision pouvant être prise en quelques heures et son application intervenir du jour au lendemain. Ces décisions reposent sur l'intégration d'informations issues du suivi des populations sous différentes formes que nous présentons succinctement (Figure 49).

4.2.1. Les Opérations Eureka

Les opérations Eureka (Villanueva, 1972) consistent à utiliser de 25 à 50 navires de la flotte industrielle répartis tout au long de la côte péruvienne. Chaque navire effectue des radiales perpendiculaires à la côte jusqu'à une distance moyenne de 100 mn (Figure 48). En général deux aller-retours sont effectués par chaque navire pour une durée totale de 4 à 5 jours au cours desquels l'abondance relative en poisson rencontrée est codée qualitativement en 5 niveaux : nulle, très dispersée, dispersée, dense, très dense. Des pêches sont également réalisées ce qui permet d'obtenir des informations sur la biologie des poissons et de rentabiliser ces sorties pour les pêcheurs participants. Ces opérations permettent d'obtenir des 'photographies' instantanées et semi-quantitatives de la distribution des populations. Depuis 1964 plus de 60 opérations Eureka ont été réalisées (voir Gutiérrez *et al.*, 2000 pour une synthèse).

4.2.2. Les campagnes d'évaluation par acoustique

Depuis 1983 l'IMARPE réalise chaque année de une à quatre campagnes d'évaluation acoustique dans le but d'évaluer les ressources pélagiques. Les campagnes durent généralement 45 jours et de 1 à 3 navires océanographiques sont utilisés simultanément. La majorité des campagnes couvrent les premiers 100 mn depuis la côte mais des campagnes spécifiques ont couvert l'ensemble des 200 mn de la ZEE péruvienne. Les N/O sont équipés de sondeurs scientifiques. Les modèles ont bien entendu suivi l'évolution technologique. Actuellement l'IMARPE dispose de trois navires principaux, le Humboldt (76 m), l'Olaya (41 m) et le SNP2 (21.5 m). Ces navires sont équipés d'échosondeurs EK500 ou EK60 travaillant à des fréquences de 38 et 120 kHz. Depuis 1998 pas moins de 16 espèces pélagiques (du calmar géant à l'anchois) sont évaluées. En plus de l'observation par acoustique sont réalisées des pêches expérimentales (environ 250 par campagne), des échantillonnages d'eau (bouteilles Niskin et sondes CTD) et de plancton (phyto et zooplancton). De plus des observateurs sont en charge d'estimer l'abondance en oiseaux et mammifères. L'évaluation d'abondance est réalisée au fur et à mesure de la campagne et l'évaluation finale disponible à la fin de la campagne ou dans les jours suivants. Ces campagnes feront l'objet d'une description plus précise au chapitre III.

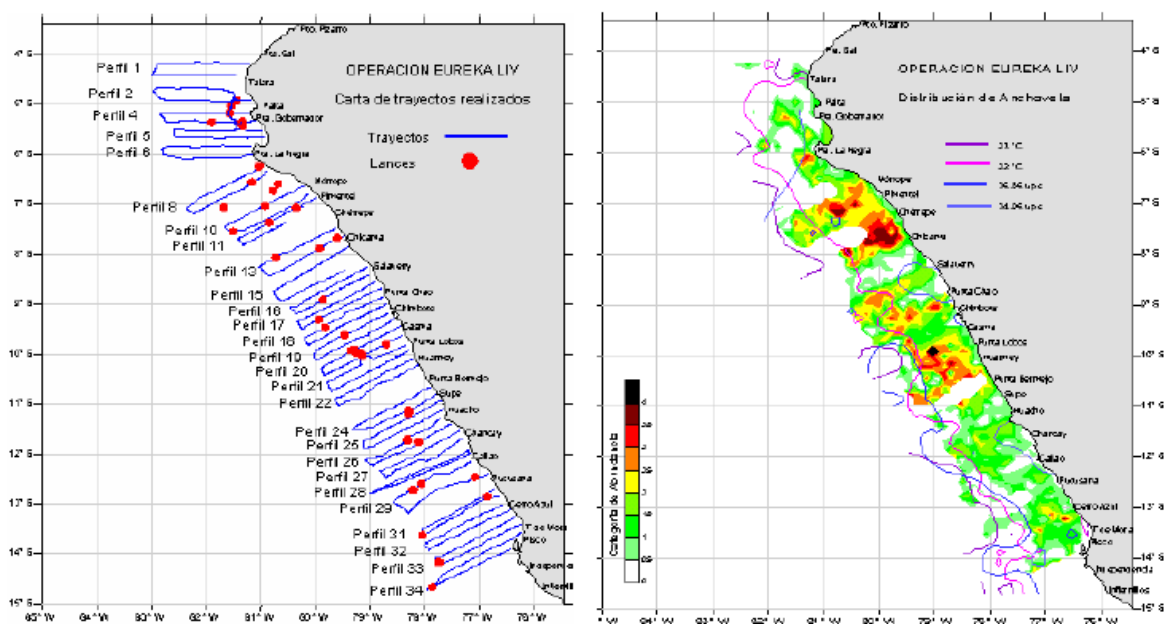


Figure 48. Exemple d'opération Eureka ; carte des radiales à gauche et estimation semi-quantitative d'abondance à droite. Source : <http://www.imarpe.gob.pe>.

4.2.3. Campagnes d'estimation des œufs et larves

Depuis 1999⁸ une campagne annuelle de 45 jours est consacrée à l'évaluation de l'abondance en œufs et larves (anchois principalement) à l'aide d'un CUFES (Continuous Underway Fish Egg Sampler). Durant ces campagnes une estimation de la biomasse en adultes est également réalisée par acoustique, ainsi que l'échantillonnage des caractéristiques océanographiques, biologiques et trophiques.

4.2.4. Suivis océanographiques et halieutiques en zones sélectionnées

Afin de récolter des informations océanographiques et halieutiques dans les principales zones de pêche, un suivi spécifique a été développé depuis 1988. Il permet d'obtenir des indices d'abondances et des informations sur le milieu, indépendamment des échantillonnages issus des opérations Eureka et des campagnes acoustiques. Ces suivis spécifiques sont réalisés à partir de N/O de l'IMARPE ou de navires de la flotte industrielle.

4.2.5. Système de suivi de la flottille par satellite

En 1998 le ministère des pêches a décidé la mise en œuvre d'un système de suivi des navires de pêche industrielle (pélagique et démersale) par satellite (SISESAT). Ainsi chaque navire est muni d'une balise qui transmet sa position, sa vitesse et son cap toutes les heures. L'IMARPE dispose de cette information et l'utilise pour suivre en temps réel la distribution de l'effort de pêche (ce point sera développé plus en détail au Chapitre IV).

4.2.6. Programme d'observateurs embarqués

L'IMARPE finance depuis 1998 un programme d'observateurs embarqués permettant de fournir pour un échantillon de 25 navires des données très précises concernant entre autre l'effort de pêche, les positions et la structure de taille des captures. Les 25 observateurs sont répartis tout au long des côtes péruviennes et changent régulièrement d'embarcation. Ce point sera développé plus en détail au chapitre III.

⁸ Avant cette date, les estimations 'œufs et larves' se réalisaient à l'aide d'un filet bongo.

4.2.7. Données de débarquement

L'IMARPE dispose de sept laboratoires côtiers et de points d'échantillonnage dans tous les ports de débarquement de pêche industrielle. Des échantillonnages biologiques et de structure de taille sont effectués en continu. Par ailleurs, les usines de transformation du poisson (huile et farine) fournissent à l'IMARPE leurs registres de navires fournisseurs et des quantités fournies par ceux-ci par jour.

Synthèse du chapitre II

- ◆ Un habitat pélagique très dynamique à 3 échelles temporelles principales : saisonnière, inter-annuelle (ENSO), décennale.
- ◆ L'upwelling côtier le plus productif au monde en termes de poissons.
- ◆ L'anchois, une espèce de petit pélagique à distribution contagieuse sur plusieurs niveaux hiérarchiques, et constituant un maillon clé de l'écosystème entre plancton et prédateurs supérieurs.
- ◆ Une pêche industrielle de senneurs depuis les années 60.
- ◆ Une gestion adaptative, en temps réel, permise par un réseau de collecte d'informations très développé.

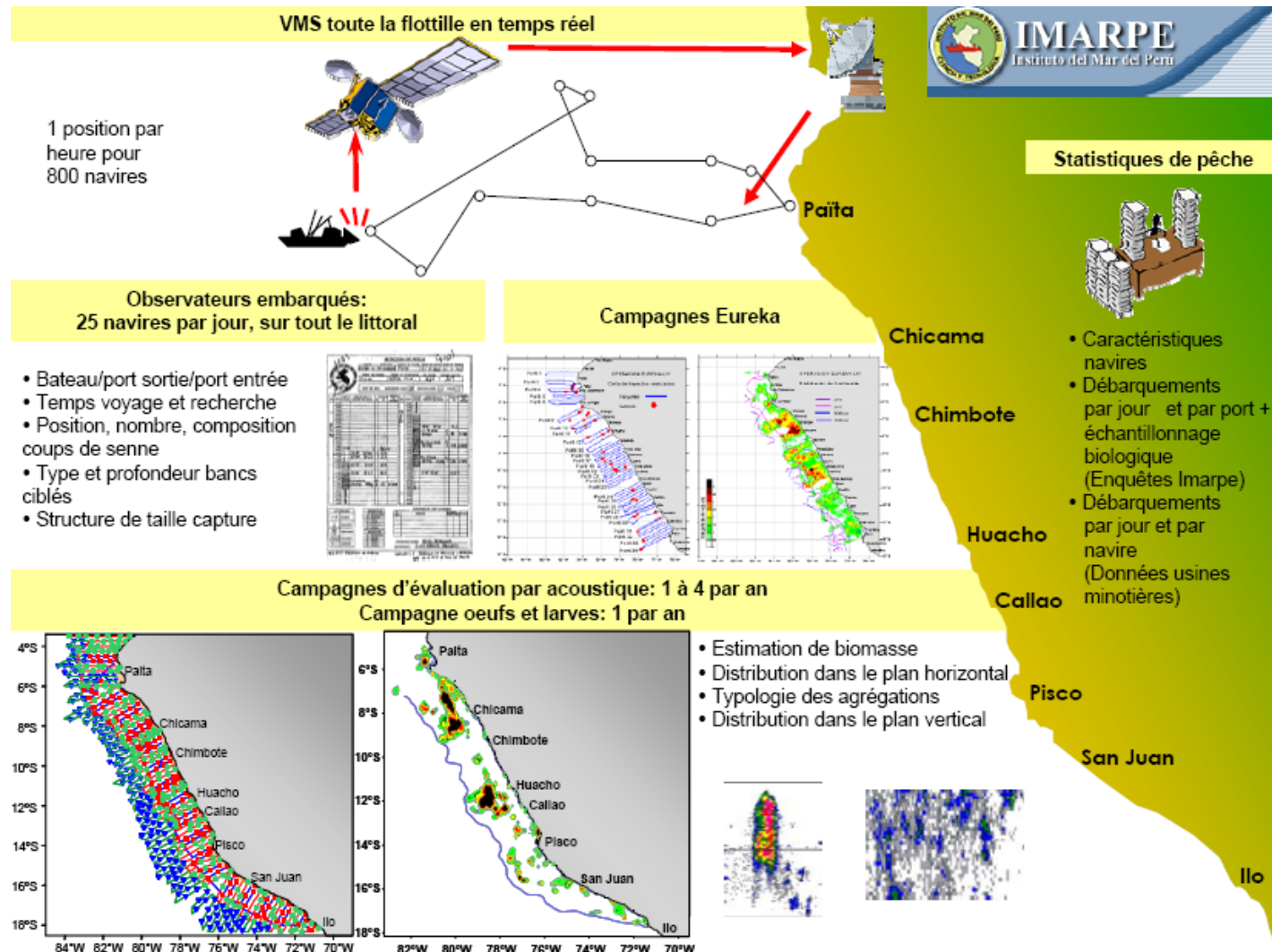
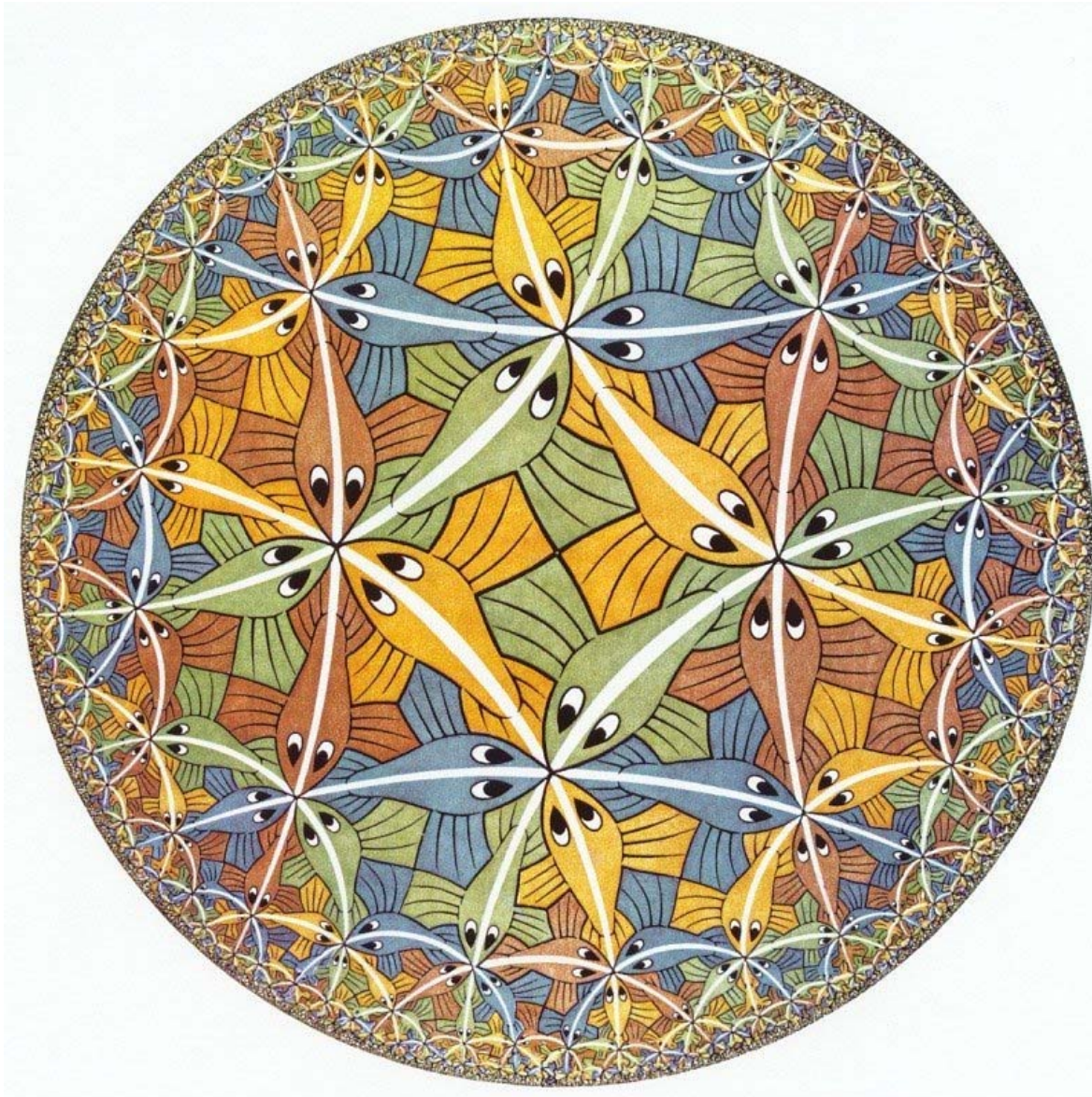


Figure 49. Synthèse des types d'information collectés par l'IMARPE pour le suivi en temps réel de la pêche d'anchois.

CHAPITRE III

ÉTUDE DE L'OCCUPATION DE L'ESPACE : LES DISTRIBUTIONS SPATIALES



'Circle Limit III'
1959

Maurits Cornelis Escher (1898-1972)

Introduction

Dans la nature, les êtres vivants ne sont distribués ni uniformément, ni au hasard. Ils sont plutôt regroupés en agrégations ou forment des gradients ou d'autres types de structures spatiales (Legendre et Fortin, 1989). Une distribution est le fruit d'un compromis entre les besoins de l'individu (au sens large, i.e. besoin de se nourrir, de se reproduire, de former des groupes, de fuir des prédateurs, etc.) et de ses capacités de déplacement. L'analyse statistique comparée des distributions des organismes avec celle des paramètres de l'environnement et des autres organismes constitue donc une voie pour la formulation et la validation d'hypothèses sur les relations fonctionnelles qui interviennent dans l'écosystème.

La première étape dans l'étude d'une distribution consiste à la caractériser et la quantifier. Par la mise au point d'outils quantitatifs permettant de caractériser les différents aspects d'une distribution, on devient capable de suivre son évolution temporelle et de la comparer à d'autres distributions. C'est de cette étude de la variabilité des distributions que peuvent émerger des hypothèses fonctionnelles.

Dans ce chapitre⁹, nous proposons donc dans un premier temps de présenter les données et les méthodes que nous utilisons pour décrire la distribution du poisson, puis de l'activité de pêche. Enfin, nous nous attacherons à confronter les différents indicateurs de distribution spatiale que nous aurons établis afin de déterminer quels apports nous donne l'analyse des distributions spatiales dans l'étude des relations entre poissons et habitat et poissons et pêcheurs.

1. Outils pour caractériser la distribution du poisson

1.1. Données de campagne d'évaluation par acoustique

Pour développer des indicateurs de distribution et d'organisation spatiales de la population d'anchois, nous nous basons sur les données d'observation directe collectées par l'IMARPE lors de ses campagnes d'évaluation des stocks par acoustique. Nous disposons des données de 36 campagnes réalisées entre 1984 et 2003 (Annexe 1). Ces campagnes ont été réalisées à l'aide de différents navires (Figure 50):

- N/O Humboldt (76 mètres);
- N/O Olaya (41 mètres);
- N/O SNP-1 (21.5 mètres).



Figure 50. Deux principaux navires de l'IMARPE, le N/O Humboldt à gauche et le N/O Olaya à droite.

⁹ La majeure partie des résultats de ce chapitre a été valorisée sous la forme d'une publication dans l'ICES journal of marine science (Bertrand S. *et al.*, 2004).

Le plan d'échantillonnage des campagnes est assez variable, mais l'anchois étant la ressource d'intérêt majeur, les campagnes couvrent en général largement la distribution du stock. Le plan d'échantillonnage est constitué de radiales parallèles de 90 mn de long en moyenne (167 km), avec une distance inter-transect variant entre 14 et 16 mn (26-30 km) selon les campagnes. L'identification des échos acoustiques est permise par la confrontation avec des captures concomitantes réalisées au chalut pélagique et l'expertise des opérateurs (connaissance empirique des formes d'échos selon les espèces et des conditions abiotiques qui leur sont associées, comme par exemple, la localisation habituelle dans la colonne d'eau).

Durant la série temporelle considérée, les campagnes acoustiques ont été réalisées avec différents échosondeurs scientifiques: Simrad EK, EKS, EK400, EY500, EK60 (2001-2003 pour le N/O Humboldt) et EK 500 (version 5.30; Kongsberg Simrad AS, Kongsberg, Norway). Les échosondeurs sont équipés de deux fréquences, 38 et 120 kHz. Les bases ou transducteurs sont montés sur la coque du navire (durées d'impulsion de 0.3 et 1 ms respectivement). Le système est régulièrement étalonné dans et en dehors de l'axe du faisceau grâce à des sphères de cuivre de 23 et 60 mm et suivant une procédure standardisée (Foote *et al.* 1987). Les estimations de biomasse basées à la fois sur les chalutages et sur l'énergie acoustique rétro-diffusée pour chaque espèce sont établies par l'IMARPE à chaque campagne.

La donnée brute obtenue à l'occasion de ces campagnes correspond à une énergie acoustique rétro-diffusée par les réflecteurs contenus dans le volume d'eau échantillonné par le faisceau acoustique. Cette information élémentaire est agrégée sur la colonne d'eau, par unité de surface (s_A , en $m^2.mn^{-2}$, MacLennan *et al.* 2002). L'unité élémentaire d'échantillonnage (que nous appellerons par la suite ESDU, 'Elementary Sampling Distance Unit') correspond à un segment de 1 ou 2 milles nautiques (1 mn à partir de 1996) le long de la radiale. Pour ce travail, la donnée de base est le s_A attribué à l'anchois qui est considéré comme un indice de l'abondance d'anchois par unité d'échantillonnage.

Ce type de données présente diverses caractéristiques qui seront déterminantes lors du choix des métriques à utiliser pour caractériser la distribution d'anchois :

- le plan d'échantillonnage est régulier, les méthodes basées sur l'hypothèse d'un échantillonnage aléatoire sont donc à écarter ;
- les données sont autocorrélées puisque les unités d'échantillonnage successives sont contiguës ;
- les données sont en grande partie composées de zéros (après filtrage des données au-delà d'un seuil variant avec les conditions jour-nuit et régionales, destiné à éliminer les échos indésirables comme le bruit, les micro bulles, etc.).

Dans les paragraphes suivants, nous présentons les différentes métriques que nous avons calculées à partir de ces données de s_A pour caractériser les dynamiques spatio-temporelles de la population d'anchois. Des synthèses chiffrées et graphiques des valeurs de ces différentes métriques sont présentées en Annexe 2.

1.2. Des indices mono-échelle pour décrire les propriétés macroscopiques de la distribution des anchois

Un certain nombre de métriques permettant de caractériser le stock d'anchois dans son ensemble sont basées sur les données spatialement explicites de s_A . Celles-ci rendent compte de caractères globaux ou moyens de la population. L'IMARPE produit ainsi en routine sur la base des campagnes acoustiques une estimation de biomasse de stock (B), et une estimation de la surface occupée par le stock (S). En sus de ces deux variables, nous avons déterminé pour chaque campagne :

- un indice d'abondance acoustique moyenne dans la zone de présence de l'anchois, correspondant à la moyenne des s_A pour les ESDU avec présence d'anchois (s_{A+} , Marchal, 1990);
- un indice global d'hétérogénéité de la distribution de l'abondance entre les ESDU, correspondant à l'écart type des s_A pour les ESDU avec présence d'anchois (sds_{A+});

- un indice relatif d'occupation de l'espace, correspondant à la proportion d'ESDU avec présence d'anchois par rapport au nombre total d'ESDU de la campagne (ISO, Marchal, 1990; Bertrand *et al.* 2002). Cet indice peut s'interpréter comme un indice global de concentration spatiale du stock;
- un indice d'éloignement moyen à la côte (DC) qui donne une information sur le degré de compression à la côte du stock; il est calculé comme le centroïde des distances à la côte des ESDU avec présence d'anchois dont la position est pondérée par la biomasse associée.

Le choix de ne considérer que les ESDU avec présence d'anchois dans le calcul de s_A+ et de sds_A+ constitue une tentative de contournement de la difficulté associée à la proportion importante de 0 inhérente aux données de campagnes acoustiques. Notons par ailleurs que certaines campagnes de cette série temporelle ont eu comme but accessoire à l'évaluation de stocks de pélagiques côtiers, la recherche de ressources moins côtières comme le calmar géant ou les poissons méso pélagiques, en particulier les myctophidés et le photichthyidé, *Vinciguerria lutecia*. Par conséquent, ces campagnes ont couvert une zone plus étendue que la zone côtière de distribution de l'anchois et présentent des nombres d'ESDU totaux plus élevés, susceptibles de biaiser l'indice ISO. Pour limiter ce biais, nous avons calculé l'ISO à partir des ESDU situés à moins de 100 km des côtes (distance qui est bien entendu inférieure à la distance minimale couverte par toutes les campagnes).

Le calcul du centre de gravité est l'une des premières métriques auxquelles nous nous sommes intéressés étant donné son caractère très intuitif et sa capacité à résumer une distribution par une position moyenne. Cependant, comme nous l'avons souligné dans le chapitre I, le risque majeur lié à cette méthode est l'obtention d'un centre de gravité de distribution qui soit d'interprétation écologique délicate voire non pertinente. Dans le cas de notre écosystème d'étude, où la distribution du poisson est nettement multi-modale (multiples zones distinctes de concentration de l'anchois), le centre de gravité a présenté un faible pouvoir discriminant pour décrire des distributions de position moyenne proche, mais d'organisation spatiale de la biomasse contrastées. Par ailleurs, les quelques essais conduits ont montré la forte probabilité d'obtenir des centres de gravité dans des zones où l'anchois n'était pas présent de fait (entre autres des points à terre), rendant la mise en relation de la distribution du poisson avec l'habitat et l'activité de pêche délicate. Ce constat nous a amené à écarter cette méthode pour notre propos.

1.3. Des indices 'multi-échelles' pour caractériser les modes d'agrégation

Comme les poissons ne sont pas distribués de façon uniforme dans leur aire de répartition, les indices décrits précédemment, basés sur des métriques agrégées (extension de stock (S), moyennes (s_A+) ou proportions (ISO) à l'échelle du stock), sont insuffisants pour décrire la façon dont le poisson occupe réellement l'espace (Swain et Sinclair, 1994). Pourtant, il est essentiel de décrire les modes d'agrégation pour comprendre les dynamiques des populations de poissons dans le sens où :

- des changements dans les types d'agrégaions du poisson peuvent aider à prédire des changements majeurs dans l'abondance puisque la réponse agrégative aux changements de conditions environnementales est susceptible d'avoir des impacts sur l'alimentation, la prédation et la ponte et donc sur l'abondance future de la population (Pitcher, 1995; Perry *et al.*, 2002) ;
- des changements dans l'agrégation peuvent faire varier la vulnérabilité du poisson à la pression de pêche (Csirke 1989; Pitcher 1995; Fréon et Misund 1999; Rose et Kulka 1999; Harley *et al.* 2001). Le comportement d'hyper-agrégation résulte en une capturabilité qui croît au fur et à mesure que l'abondance décroît et incidemment à une hyper-stabilité des CPUE qui masque les déplétions sérieuses qui sont susceptibles de se produire (Rose et Kulka, 1999). Ce phénomène se produit typiquement pour l'anchois du Pérou en épisode chaud type Niño (Csirke 1989). 'Plaqué' à la côte par une réduction drastique de la surface de son habitat (Bertrand *et al.*, 2004b), l'anchois se concentre en agrégations extrêmement denses qui permettent des niveaux de capture élevés malgré des abondances décroissantes (170 000 t.jour⁻¹ en 1972, c'est-à-dire juste avant l'effondrement célèbre de 1972-1973, Valdivia, 1978) ;

- des changements d'agrégation en réponse à des changements de conditions d'alimentation ou de reproduction peuvent aussi faire varier la vulnérabilité d'une espèce vis-à-vis de la prédation naturelle (Axelsen *et al.*, 2000; Perry *et al.*, 2002).

Il est donc nécessaire de développer des métriques qui permettent de décrire le type d'agrégation, le niveau d'agrégation et l'arrangement spatial des agrégations.

1.3.1. Dimension fractale

Le variogramme est un outil puissant dans le cadre du traitement de données spatiales puisqu'il permet, entre autre, de prendre en compte l'autocorrélation des données et de considérer toute une gamme d'échelles spatiales. Les portées peuvent être interprétées comme des tailles d'agrégations ou de vides entre les agrégations. Cette utilisation du variogramme a cependant été abandonnée car l'ajustement des modèles nécessaire à la détermination de la portée s'est révélé très difficile en raison de (i) la fréquente faible robustesse des variogrammes estimés sur les polygones d'aire de présence de l'anchois (i.e. grande sensibilité du variogramme au polygone choisi), (ii) une distribution de l'anchois très souvent collée à la côte qui, combinée à la stratégie d'échantillonnage des campagnes, aboutissait souvent à l'obtention d'une portée équivalente à la taille d'un inter-transect.

Le variogramme nous a par contre permis d'estimer un autre indicateur de l'organisation spatiale : la dimension fractale (Bruno et Raspa, 1989). En référence aux précisions méthodologiques que nous avons établies au chapitre I, nous nous plaçons ici dans le cas de l'estimation de la dimension fractale caractérisant le mode d'occupation de l'espace par les agrégations de poissons (ou aires de présence, objet de dimension 2). Nous travaillons donc avec le variogramme d'ordre 2 en coordonnées logarithmiques, établi sur les données de s_A transformées en données de présence-absence. La pente à l'origine (plus robuste que la portée) est estimée par une régression linéaire par les moindres carrés (Figure 51). Le nombre de points inclus dans la régression est choisi de façon à maximiser le R^2 (toujours supérieur à 0.999 pour notre jeu de données) de la régression linéaire. De fait, toutes les régressions ont été construites pour des valeurs de distances comprises entre la taille d'un ESDU et 15 kilomètres environ (distance inférieure à la taille d'un inter-transect). Rappelons que la dimension fractale est alors estimée par :

$$D = (2 + 1) - \alpha = 3 - \alpha$$

avec α , la pente à l'origine du variogramme en coordonnées logarithmiques.

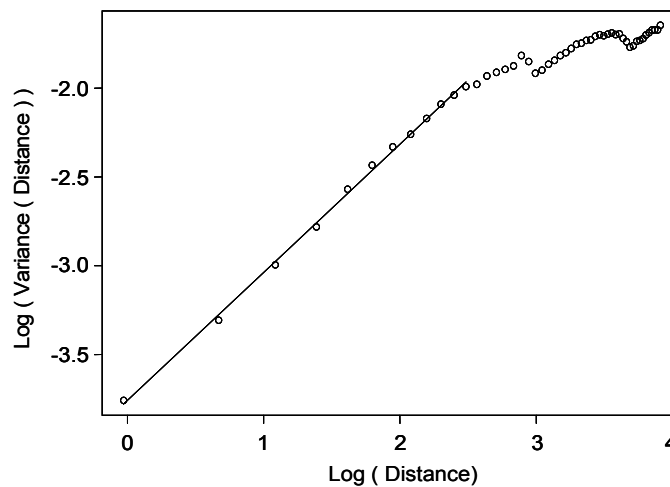


Figure 51. Exemple d'estimation de la pente à l'origine du variogramme en coordonnées logarithmiques à partir de données issues de la campagne acoustique d'octobre-novembre 2000. En abscisse, se trouve le logarithme de la distance (en mn) séparant les points pour laquelle la variance est calculée. Dans cet exemple, D est estimée à 2.2784 $R^2 > 0.999$ et $p < 0.01$.

Penchons nous un instant sur la ou les manières d'interpréter cet indice. Comme nous l'avons déjà mentionné, une dimension fractale peut être, géométriquement parlant, entendue comme le degré d'occupation d'un espace de dimension N par un objet de dimension $N-1$ (Mandelbrot, 1977 ; Frontier, 1987). Analytiquement parlant, D a une relation inverse avec la pente à l'origine du variogramme en coordonnées logarithmiques, pente qui a elle-même une relation inverse avec la courbure à l'origine (ou puissance) du variogramme. Or, le comportement à l'origine du variogramme est classiquement interprété en termes de degré d'irrégularité spatiale ou de rugosité de la fonction analysée : une forte croissance de la variance à de faibles distances (D élevée) caractérise une distribution spatiale à forte rugosité. On peut traduire ces interprétations du point de vue halieutique en termes de probabilité conditionnelle à petite échelle que se trouvant dans une zone avec présence de poissons, il y ait à proximité une autre zone avec présence de poissons (rappelons que D dans notre cas a été estimée pour des gammes de distances comprises entre 1 ESDU et ~15 km). Plus D est forte, plus la variance locale est importante, plus le 'paysage' de la distribution de poissons est rugueux, plus la probabilité qu'il y ait des ESDU contigus alternant présence et absence de poisson est élevée. Inversement, plus D est faible, plus la variance locale est faible, plus le même paysage est lissé, plus la probabilité qu'il y ait des ESDU contigus de même type (avec ou sans présence de poisson) est forte. Sous ce jour, la dimension fractale se révèle donc utile pour caractériser la distribution de poissons dans un contexte d'étude des relations spatiales entre poissons et pêcheurs : elle décrit le type de représentation que peut se faire un pêcheur de la distribution de poissons autour de lui à l'aide de ses instruments de détection.

Nous n'avons estimé la dimension fractale des distributions d'anchois (Annexe 3) que pour une partie des campagnes acoustiques disponibles, celles pour lesquelles nous avons une information concomitante sur des voyages de pêche (14 campagnes entre 1999 et 2003) étant donné que l'interprétation de cet indice en terme de probabilité conditionnelle à petite échelle est surtout intéressante en relation avec un comportement de pêche concomitant.

1.3.2. Indice de concentration spatiale de la biomasse

En nous basant sur les concepts de profils d'agrégation évoqués dans le chapitre I, nous avons adapté (Bertrand *et al.* 2004c) un indice de concentration spatiale (analogue à l'indice de Gini de Myers et Cadigan (1995) et à l'indice de concentration spatiale, S_s , de Petitgas *et al.*, 1998). Chaque point du profil d'agrégation nous indique la biomasse contenue dans les 1, 2, 3, etc., ESDU de plus forte abondance. Par conséquent, les échelles caractérisées par cet indice sont théoriquement comprises entre la taille de l'ESDU et l'aire de distribution de l'anchois.

Pour estimer cet indice, il s'agit dans un premier temps de construire la distribution des fractions cumulées du s_A (utilisé comme substitut à la biomasse) en relation avec les fractions cumulées correspondantes du nombre d'ESDU correspondants (ce qui constitue un indicateur de surface relative). Pour ce faire, on commence par s'intéresser aux ESDU de s_A non nul (toujours dans le même souci que le comportement de l'indice ne soit pas affecté par un nombre de zéros important et variable). On les ordonne par valeurs décroissantes et l'on établit alors la distribution empirique de la proportion d'ESDU cumulés en fonction de la proportion de s_A cumulés correspondante (Figure 52). On ajuste ensuite une fonction exponentielle

$$ESDU_{cum} = a \cdot \exp(b \cdot s_{A_{cum}})$$

à la distribution empirique en utilisant une régression non linéaire par moindres carrés. On mesure la qualité de l'ajustement grâce à un test mono-échantillon de Kolmogorov-Smirnov (pour les 36 campagnes considérées, le test montre que la distribution n'est pas significativement différente du modèle exponentiel, $p > 0.05$).

Si les biomasses étaient égales dans toutes les unités d'échantillonnage (en d'autres termes, si la distribution spatiale était uniforme et donc la biomasse non concentrée), la courbe correspondrait à la fonction identité. Dans les autres cas, la courbe est située en dessous de la fonction identité. Une mesure de la concentration est donc l'aire comprise entre la fonction identité et la courbe des biomasses cumulées.

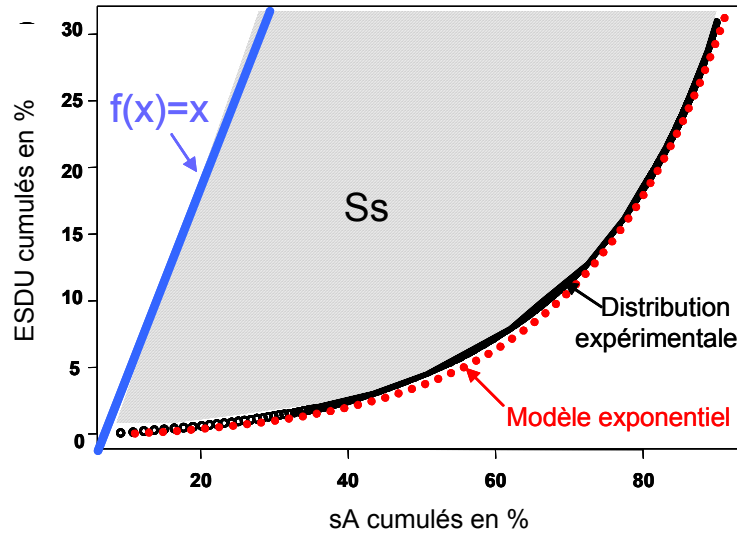


Figure 52. Schéma explicatif des étapes du calcul de l'indice de concentration spatiale, S_s .

Grâce à l'ajustement du modèle, on peut calculer analytiquement cette aire en intégrant la différence entre celui-ci et la fonction identité:

$$S_s = \int_0^{0.9} s_{Acum} - a \cdot \exp(b \cdot s_{Acum}) = \left[\frac{s_{Acum}^2}{2} - \frac{a}{b} \cdot \exp(b s_{Acum}) \right]_0^{0.9} = 0.405 + \frac{a}{b} (1 - \exp(0.9 s_{Acum}))$$

Plus la surface est grande, plus la distribution observée est concentrée, c'est-à-dire diverge d'une distribution spatiale uniforme. Pour la plupart des campagnes considérées, une grande partie de la biomasse totale était contenue dans une faible proportion d'unités d'échantillonnage non nulles. De nombreux ESDU ne contribuant que très peu à la biomasse totale affectent la qualité de l'ajustement du modèle exponentiel en queue de distribution. On a donc choisi de ne s'intéresser qu'aux ESDU regroupant 90% de la biomasse totale. L'indice résultant est un nombre sans dimension entre 0 et 0.45 (la moitié de 0.9, le quantile des 90% de biomasse) et croît avec le niveau de concentration (Annexe 4).

Remarquons enfin qu'en termes d'interprétation, S_s décrit la façon dont une biomasse donnée remplit l'espace disponible. Cet indice répond à la question 'quelle proportion de l'abondance occupe quelle proportion de la zone de présence?'. Cependant, il ne délivre aucune information sur la localisation relative ou la proximité des agrégations.

1.3.3. Indice de proximité spatiale des unités d'échantillonnage à fortes abondances

L'éloignement ou la proximité des zones de fortes abondances en poissons est un élément essentiel pour deux raisons :

- du point de vue de l'écosystème que nous étudions, cet arrangement est susceptible d'être le marqueur d'un scénario d'épisodes chauds ou froids et incidemment de conditions favorables ou défavorables à la population d'anchois ;
- du point de vue de la pêche, ce paramètre conditionne directement l'effort de recherche et de déplacement que les pêcheurs devront développer pour passer d'une zone de pêche à une autre.

A partir du moment où, parmi l'intégralité des enregistrements acoustiques, l'intérêt se porte sur les unités de forte abondance (c'est-à-dire dépassant un certain seuil de s_A), on passe de l'étude d'un processus continu à celle d'un processus de type ponctuel. Ce changement d'appréhension des données acoustiques s'accompagne d'un changement d'approche méthodologique. Swartzman *et al.*, (2002) proposent ainsi l'adaptation d'une méthode d'étude des processus ponctuels, la fonction

K de Ripley, pour développer un indice de proximité spatiale des unités d'échantillonnage de forte abondance ('Clust'). Comme dans le cas de Ss, les échelles décrites par une fonction K de Ripley ne sont bornées que par (i) la taille de l'ESDU aux échelles fines et (ii) le rayon maximal des cercles à l'intérieur desquels on procède au comptage (ici 60 km).

Les campagnes acoustiques ne suivent pas des plans d'échantillonnage aléatoires mais systématiques et c'est la distribution des biomasses et non des points qui nous intéresse. Par conséquent, la fonction K de Ripley est modifiée pour calculer la somme des biomasses de tous les points compris à l'intérieur d'une distance donnée. D'autre part, puisque l'on s'intéresse surtout à l'agrégation des fortes biomasses, on calcule la fonction K de Ripley seulement pour les points de forte abondance acoustique (dans ce cas, on a retenu les ESDU ayant un s_A inclus dans les 25% supérieurs des ESDU non nuls, pour toutes les campagnes). On examine donc en fait l'agrégation de la biomasse autour des zones de forte abondance. Un test de distribution aléatoire est effectué en permutant les biomasses (marques) entre les points d'échantillonnage existants (les points de biomasse non nulle), 100 fois dans notre cas, et la fonction K de Ripley est recalculée pour chaque permutation. Comme les permutations sont aléatoires, on obtient ainsi un test de distribution aléatoire poissonnienne de la biomasse. L'indice 'Clust' est calculé comme étant la somme des différences entre la fonction K de Ripley empirique et le quantile 97.5% des fonctions K de Ripley obtenues par les simulations Monte Carlo de distribution aléatoire des zones de forte biomasse (Figure 53). On corrige les effets de bord en augmentant la somme des s_A pour les points proches de la bordure de la zone couverte par la campagne, du ratio entre l'aire totale du cercle et la partie de l'aire comprise dans la zone échantillonnée (Besag, 1977).

Ripley's k for Bit020203

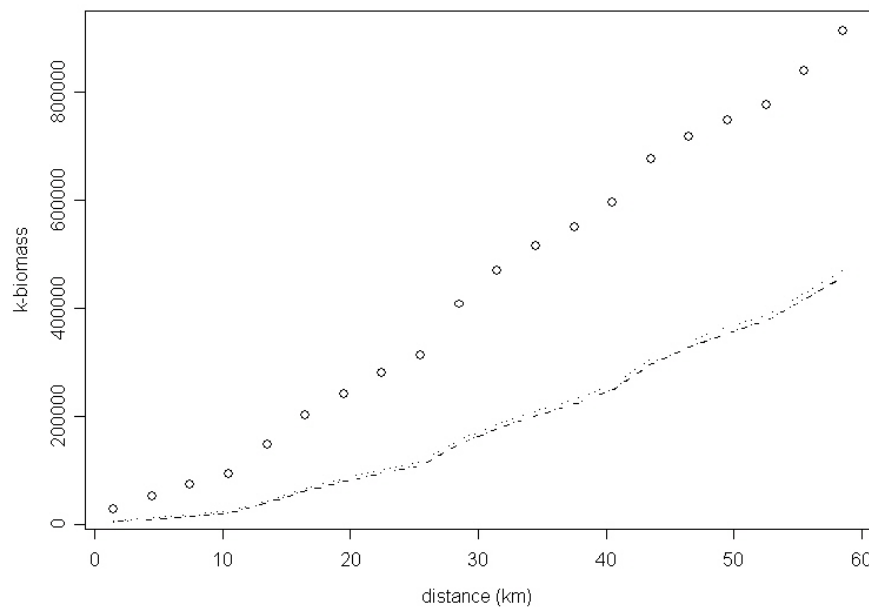


Figure 53. Fonction K de Ripley modifiée expérimentale calculée sur la distribution de l'anchois observée durant la campagne de février-mars 2002 (cercles). Cette fonction K est comparée avec les quantiles 2.5% (courbe en pointillés la plus basse) et 97.5% (courbe en pointillés la plus haute) établis grâce à 100 permutations aléatoires des biomasses entre les positions de la biomasse relativement aux positions d'échantillonnage de la campagne. L'indice de proximité des agrégations ('Clust') correspond à la surface comprise entre le quantile 97.5% et la fonction K de Ripley expérimentale.

1.4. Discussion méthodologique sur les indices

L'élaboration d'un indicateur à partir de données expérimentales implique de (i) mettre délibérément l'accent sur un aspect de l'information contenue dans les données et (ii) résumer cet aspect de l'information sous la forme d'une métrique pour la rendre accessible, interprétable, manipulable. Les limites de ce type d'approche résident par conséquent dans les biais intrinsèques pouvant être associés aux données expérimentales et dans la manière dont l'indicateur résume l'information. Nous nous proposons maintenant d'analyser sous cet angle critique les différents indicateurs que nous venons de décrire, avec le propos de garder ces aspects en mémoire lorsque nous les utiliserons pour construire une interprétation de la stratégie spatiale du poisson.

Concernant les données tout d'abord, il faut mentionner l'existence de biais spécifiques aux estimations d'abondance par acoustique. D'une façon générale, l'évitement des poissons, le type de distribution spatiale de la population (Fréon *et al.*, 1993), les limites techniques de détection et l'incertitude associée à la reconnaissance des espèces introduisent des biais dans toute évaluation par acoustique (Fréon et Misund, 1999). L'évitement est néanmoins très faible voire nul dans le cas de l'anchois (Gerlotto *et al.*, 2004). Par ailleurs, dans le cas spécifique des campagnes péruviennes, les migrations en zone très côtière de l'anchois lors des épisodes chauds (Niño, Viejo) peuvent entraîner une importante sous-estimation de l'abondance car les navires de recherche n'échantillonnent pas les eaux très côtières et peu profondes (Bertrand *et al.*, 2004b). Par ailleurs, il est probable (Gutiérrez com. pers.) qu'en cas de distribution très diffuse de l'anchois (scénario typique d'épisode froid, Niña, Vieja), il y a aussi sous-estimation de l'abondance, cette fois car les agrégations sont lâches et plus difficiles à dénombrer que des agrégations concentrées (Simmonds *et al.*, 1992). Cependant, les données acoustiques scientifiques conservent un avantage très important, celui d'être une méthode d'estimation directe, c'est-à-dire indépendante de la stratégie de pêche, de la capturabilité ou de tout autre biais inhérent aux données de capture (Fréon et Misund, 1999).

Concernant l'indicateur d'occupation relative de l'espace (ISO), nous avons déjà mentionné que l'une de ses faiblesses est sa sensibilité à la proportion de 'faux zéros' (échantillonnage en dehors de la distribution possible de la population) contenue dans l'ensemble des données. Il est donc approprié d'effectuer une correction qui permette de ne considérer pour son calcul qu'une zone d'habitat possible pour l'anchois.

Le calcul de la dimension fractale est basé sur les données de s_A transformées en données de présence-absence. La dimension fractale telle que nous l'avons calculée ne donne donc pas d'information sur les niveaux d'abondance. La rugosité déduite correspond donc à celle d'un paysage de présence, aussi faible soit l'abondance locale présente. La même approche pourrait être adoptée en remplaçant le critère de présence absence par un seuil sur le s_A (correspondant par exemple à un seuil au dessus duquel l'agrégation est commercialement intéressante) et D pourrait alors sans doute être interprétée différemment en termes d'impact sur le comportement de pêche. Par ailleurs, un aspect délicat de la dimension fractale est la nécessité d'une grande précision lors de la régression linéaire étant donné la faible amplitude de variation de D ([2, 3] dans notre cas). L'intérêt majeur de D est le lien qu'elle entretient avec le 'paysage probabiliste' de la distribution du poisson tel que peut le percevoir un pêcheur au cours d'un voyage de pêche.

Quant à l'indice Clust, il serait très intéressant de pouvoir l'interpréter directement en termes de proximité des agrégations de forte abondance (et non pas seulement de proximité des ESDU à forte abondance). C'est d'ailleurs sans doute ce que représente l'indice lors des scénarios froids, là où la biomasse est dispersée et les agrégations de forte abondance de taille inférieure à l'unité d'échantillonnage. Par contre, en scénarios chauds, lorsque la biomasse est très concentrée en quelques zones favorables résiduelles, plusieurs ESDU contigus peuvent présenter des biomasses très fortes. Dans ce cas, l'indice Clust est un mélange de proximité des agrégations de fortes biomasses, mais aussi d'information intra-agrégation. Son interprétation devient alors plus délicate.

Notons enfin que ces différents indicateurs nous permettent de décrire des mécanismes d'occupation de l'espace à toute une gamme d'échelles :

- celle du stock dans son ensemble : B, S, DC, ISO ;
- celle des modes d'organisation à l'intérieur de l'aire de distribution : s_A^+ , $sd s_A^+$, S_s ;
- 1 ESDU à 60 km : Clust
- 1 ESDU à ~15 km : D

2. Outils pour caractériser la distribution de l'activité de pêche

2.1. Données de pêche spatialisées et observateurs embarqués

L'une des sources de renseignement importante pour l'IMARPE concernant la pêcherie d'anchois correspond aux programmes d'observateurs embarqués. Un premier programme avait été mené entre 1974 et 1980. Le géoréférencement des activités de pêche était alors établi de manière approximative grâce à des combinaisons latitude/heures de route. Dans ce travail, nous utilisons les données provenant du second programme d'observateurs embarqués, initié en 1996 et toujours en fonctionnement à ce jour. Ce programme correspond à l'activité permanente (tout au long des saisons de pêche) de 25 observateurs déployés sur tout le littoral péruvien (environ 10 en région Nord, 10 en région centrale et 5 en région Sud, Figure 54). Les voyages de pêche durant en moyenne entre 24 à 48 heures, on a donc un équivalent approximatif de 15-20 enquêtes par jour depuis 1996. L'information est rassemblée par les observateurs dans des formulaires types établis par l'IMARPE (Figure 54). Les variables récoltées sont :

- nom, immatriculation et armement du navire;
- dates et ports de départ et de retour;
- temps de route, de recherche et de pêche;
- tonnage de capture et positions exacte (GPS navire) des coups de senne;
- position dans la colonne d'eau du banc ciblé;
- échantillonnage de la structure de taille des captures de chaque coup de senne;
- éventuellement des informations annexes : par exemple, transbordement possible d'une partie des captures vers un autre navire lorsque celles-ci sont trop importantes.

Nom du navire
Immatriculation du navire
Port de départ
Date de départ
Date de retour
Port de retour
Armement
Type de filet

PEROU

PAITA
PIMENTEL
CHICAMA
CHIMBOTE
HUACHO
CALLAO
PISCO
SAN JUAN
MOLLEN
ILO

Départ
Route
Recherche
En Pêche, avec position et capture
Retour

Commentaire éventuels, si transbordement de poisson par exemple lors de grosses prises

Au dos
- échantillonnage de la structure de taille par coup de senne
- Profondeurs supérieures et inférieures du banc ciblé

Figure 54. Exemple de formulaire utilisé par les observateurs embarqués, des informations recensées et du formalisme utilisé pour décrire les étapes du voyage de pêche.

2.2. Indices du comportement spatial lors du voyage de pêche

Du point de vue de l'analyse spatiale, les données d'observateurs embarqués que nous venons de décrire représentent une caractérisation très fine de processus ponctuels que constituent les coups de senne. Ces données jouissent à la fois de :

- une grande force, de par la richesse et la qualité de l'information collectée, notamment son géoréférencement exact ;
- une faiblesse, du fait qu'il s'agit d'un échantillon de 25 navires qui ne permet pas d'envisager une caractérisation par les méthodes classiques de processus ponctuels du comportement spatial de la flottille dans son ensemble, ni incidemment d'étudier les relations entre distribution des coups de senne et distribution du poisson à l'échelle du stock. Nous sommes contraints de travailler avec ces données à l'échelle du voyage de pêche, sans pouvoir examiner par exemple les positions relatives de tous les coups de senne d'une même journée, les agrégations de navires dans certaines zones, etc. Une caractérisation d'ensemble du comportement spatial de la flottille sera proposée au chapitre IV grâce à une autre source de données et d'autres méthodes.

Dans les données brutes provenant des enquêtes de pêche, l'effort est caractérisé par la durée totale du voyage (TD, 'Travel Duration'¹⁰), le temps passé à rechercher les agrégations de poissons (SD, 'Searching Duration') et le nombre de coups de senne effectués (FSN, 'Fishing Set Number'). Ces variables n'étant pas explicitement spatiales, nous avons cherché à développer des indicateurs d'effort qui prennent en compte explicitement l'espace exploré au cours du voyage de pêche. Nous nous sommes basés sur les positions des coups de senne et en avons déduit trois nouveaux indices :

- la distance moyenne entre coups de senne successifs (IFSD, 'Inter Fishing Set Distance') ; les positions des coups de senne étant bien entendu données en coordonnées angulaires (degrés, minutes, secondes), nous avons utilisé la distance orthodromique pour déterminer les distances unitaires entre coups de senne. La distance orthodromique prend en compte la courbure de la terre et correspond donc à la longueur d'un arc de cercle et non d'un segment. Ainsi, pour deux points A et B dont les coordonnées sont exprimées en coordonnées angulaires, la distance orthodromique est donnée par :

$$Arc(AB) = A \cos \left[\frac{\sin(LatA \cdot \pi / 180) * \sin(LatB \cdot \pi / 180) + \cos(LatA \cdot \pi / 180) * \cos(LatB \cdot \pi / 180) * \cos((LongA - LongB) \cdot \pi / 180)}{1} \right] * 60 / [\pi / 180];$$

le facteur $\pi/180$ correspondant à la conversion des coordonnées en radians.

- l'inertie de la distribution des coups de senne du voyage (I), c'est-à-dire la dispersion spatiale entre ceux-ci :

$$I = \frac{1}{N} \cdot \sum_{i=1}^N (Xi - mX)^2 + (Yi - mY)^2 \quad \left| \begin{array}{l} mX = \frac{1}{N} \cdot \sum_{i=1}^N Xi \\ mY = \frac{1}{N} \cdot \sum_{i=1}^N Yi \end{array} \right.$$

avec N le nombre total de coups de senne du voyage, i le coup de senne, X et Y les latitudes et longitudes du coup de senne (exprimées en distances orthodromiques en miles nautiques du point à l'équateur et à Greenwich);

- l'inertie pondérée par les captures associées à chaque coup de senne (PI):

¹⁰ Les abréviations de ces variables sont construites sur la base de leur nom en anglais, par soucis de cohérence avec les publications correspondantes.

$$pI = \frac{\sum_{i=1}^N P_i [(X_i - mX)^2 + (Y_i - mY)^2]}{\sum_{i=1}^N P_i}$$

avec P_i la capture associée à chaque coup de senne.

2.3. Vers une caractérisation de la distribution des coups de senne à l'échelle de la pêche

Nous avons vu dans le paragraphe précédent que les données récoltées par les observateurs embarqués sont pour l'instant les seules données de pêche fournissant des points de capture géoréférencés. Comme nous l'avons mentionné, ces données permettent de très bien caractériser l'échelle du voyage de pêche mais pas le comportement spatial de pêche à l'échelle de la flottille. Pour ce faire, il serait nécessaire de disposer pour chaque navire, pour chaque voyage des positions de chaque coup de senne, ce qui est bien entendu impossible à réaliser par le biais d'observateurs embarqués. D'autre part, on connaît les biais et les risques d'erreur associés aux carnets de bord remplis par les patrons eux-mêmes. Cependant, les navires de la flottille péruvienne sont équipés depuis 1999 de balises de suivi par satellite (nous détaillerons cela au chapitre IV). L'un des travaux que nous envisageons¹¹ consistera à construire un algorithme de reconnaissance de coups de senne à partir de l'étude des trajectoires des navires. Disposant par ailleurs des captures par navire par voyage (données récoltées par les usines de traitement du poisson et par l'IMARPE) et d'une distribution de probabilité des captures par coup de senne en fonction du nombre de coups de senne (établi grâce aux données des observateurs embarqués), nous espérons ainsi parvenir à une réallocation spatiale des captures (avec estimation d'un risque d'erreur associé). Ce travail devrait permettre par la suite d'appliquer les outils classiques d'étude de processus ponctuels et apporter des éléments de réponse aux questions des agrégations spatiales relatives de l'effort, des captures et de la distribution du poisson.

3. Caractérisation des distributions des poissons et de l'activité de pêche

3.1. Distribution du poisson

3.1.1. Relations statistiques entre les indicateurs

Pour interpréter le comportement des indices décrivant les modes de distribution spatiale (DC, S, ISO, s_A^+ , sds_A^+ , Ss, Clust et D), nous avons étudié leur dépendance respective ainsi que leur dépendance vis-à-vis de la biomasse (B) et des anomalies de température (T anom). La température est mesurée à Chicama grâce à un enregistreur ancré en mer, depuis 1927 et, en l'absence d'autre indices synthétiques de température pour la zone, est communément utilisée comme une approximation pour tout le littoral péruvien (Dirección de Hidrografía y Navegación, Perú). L'anomalie de température déduite est considérée comme un indicateur grossier du scénario de l'écosystème (épisode chaud ou froid) et a donc pour but de nous aider à interpréter les variations des indices que nous avons calculés sur la distribution du poisson. Le choix d'utiliser des anomalies de température et non des températures absolues répond à la préoccupation de marquer des changements de masses d'eau dans l'écosystème côtier et non le réchauffement saisonnier normal se produisant au sein d'une même masse d'eau.

Nous avons dans un premier temps testé l'existence d'autocorrélation (Pyper et Peterman, 1998, procédure ACF de Splus) dans les séries temporelles de ces indicateurs pour éviter cette source de

¹¹ Ce travail doit être réalisé dans le cadre d'un projet européen CEDER et démarrer à l'issue de ce travail de thèse.

biais dans la recherche de dépendance entre les variables (Annexe 5). Seules les variables d'anomalie de température (T anom) et de distance à la côte moyenne (DC) présentent une autocorrélation significative. Etant donné le petit nombre de variables concernées et la faible significativité de l'autocorrélation mise en évidence, nous considérons que la recherche de corrélation entre les variables ne sera pas fortement biaisée.

Nous avons ensuite procédé à des régressions linéaires par moindres carrés et considéré le test de pente t (Ho : la pente de la régression est égale à zéro) pour évaluer l'existence de relations entre les variables (Tableau 6). Par ailleurs, en recherchant l'existence de dépendance entre 10 variables, nous nous trouvons dans le cas de tests multiples qui requièrent une correction dans les tests de significativité. Nous avons par conséquent appliqué la correction de Bonferroni (in Peres-Neto, 1999) selon les trois étapes suivantes :

- calcul du test comme pour un test simple;
- ordination des tests par valeur croissante de p;
- comparaison de chaque valeur de p avec la valeur $\alpha/(1+k-i)$, α étant le seuil choisi pour la significativité, k le nombre total de tests à être conduits et i le rang de la valeur p. Si p est supérieur à cette valeur, la corrélation n'est pas considérée comme significative après correction de Bonferroni.

Tableau 6. Résultats des tests pour les relations significatives entre les variables décrivant la distribution spatiale du poisson, la biomasse estimée du stock et l'anomalie de température de la masse d'eau côtière (Tanom). Les lignes en gras correspondent aux relations significatives après correction de Bonferroni. ISO : indice d'occupation relative par l'anchois de l'aire échantillonnée ; DC : centroïde des distances à la côte des ESDU avec présence d'anchois ; s_{A+} : indice d'abondance moyenne pour les ESDU avec présence d'anchois ; sds_{A+} : indice d'hétérogénéité de la distribution de la biomasse entre les ESDU avec présence d'anchois ; Clust : indice d'agrégation des ESDU de forte abondance ; D : dimension fractale ; S : surface de l'aire de distribution ; B : biomasse du stock.

Variable dépendante	Variable explicative	R ²	F (test de régression)	df1	df2	pente	t (test de pente)	p(> t)
sd s_{A+}	Tanom	0.27	12.56	1	34	$2.58.10^{-4}$	3.54	$1.17.10^{-3}$
DC	Tanom	0.23	10.11	1	34	$-5.59.10^{-2}$	-3.18	$3.13.10^{-3}$
s_{A+}	Tanom	0.22	9.81	1	34	$1.42.10^{-3}$	3.13	$3.56.10^{-3}$
ISO	Tanom	0.16	6.25	1	34	-6.89	-2.50	$1.74.10^{-2}$
Ss	Tanom	0.14	5.38	1	34	25.6	2.32	$2.64.10^{-2}$
S	Tanom	0.13	4.87	1	34	$-4.92.10^{-5}$	-2.21	$3.42.10^{-2}$
D	Tanom	0.32	5.54	1	12	8.17	2.35	$3.65.10^{-2}$
S	B	0.61	52.79	1	34	$1.67.10^2$	7.27	$2.06.10^{-8}$
ISO	B	0.31	15.20	1	34	$1.50.10^7$	3.90	$4.33.10^{-4}$
s_{A+}	B	0.20	8.65	1	34	$2.09.10^3$	2.94	$5.84.10^{-3}$
ISO	S	0.40	22.81	1	34	$7.98.10^4$	4.78	$3.34.10^{-5}$
DC	S	0.11	4.14	1	34	$2.77.10^2$	2.04	$4.96.10^{-2}$
Ss	S	0.11	4.12	1	34	$-1.64.10^5$	-2.03	$5.02.10^{-2}$
Clust	ISO	0.30	14.37	1	34	$-5.16.10^{-1}$	-3.79	$5.87.10^{-4}$
Ss	ISO	0.13	5.25	1	34	-1.45	-2.29	$2.83.10^{-2}$
ISO	DC	0.24	10.73	1	34	$7.34.10^1$	3.28	$2.43.10^{-3}$
Clust	DC	0.14	5.60	1	34	$-5.34.10^1$	-2.37	$2.38.10^{-2}$
Ss	DC	0.12	4.79	1	34	$-2.09.10^2$	-2.19	$3.55.10^{-2}$
sd s_{A+}	s_{A+}	0.71	82.63	1	34	$1.39.10^{-1}$	9.09	$1.27.10^{-10}$
Ss	sd s_{A+}	0.14	5.77	1	34	$5.32.10^4$	2.40	$2.20.10^{-2}$
D	Clust	0.35	6.60	1	12	$-7.95.10^{-1}$	-2.57	$2.46.10^{-2}$

La correction de Bonferroni étant réputée particulièrement conservatrice ou 'prudente' (augmentation du risque de type β , Legendre et Legendre, 1998), nous avons complété ces analyses bivariées par une analyse en composantes principales (ACP, Figure 55.) sur les mêmes variables dans le but de mettre en évidence d'éventuelles relations multivariées entre nos indices (D en variable illustrative car moins de données disponibles pour cet indice).

La synthèse des résultats des tests montrant des dépendances significatives entre les 10 variables d'intérêt est donnée Tableau 6. Les nuages de points et les régressions linéaires correspondantes sont donnés en Annexe 6.

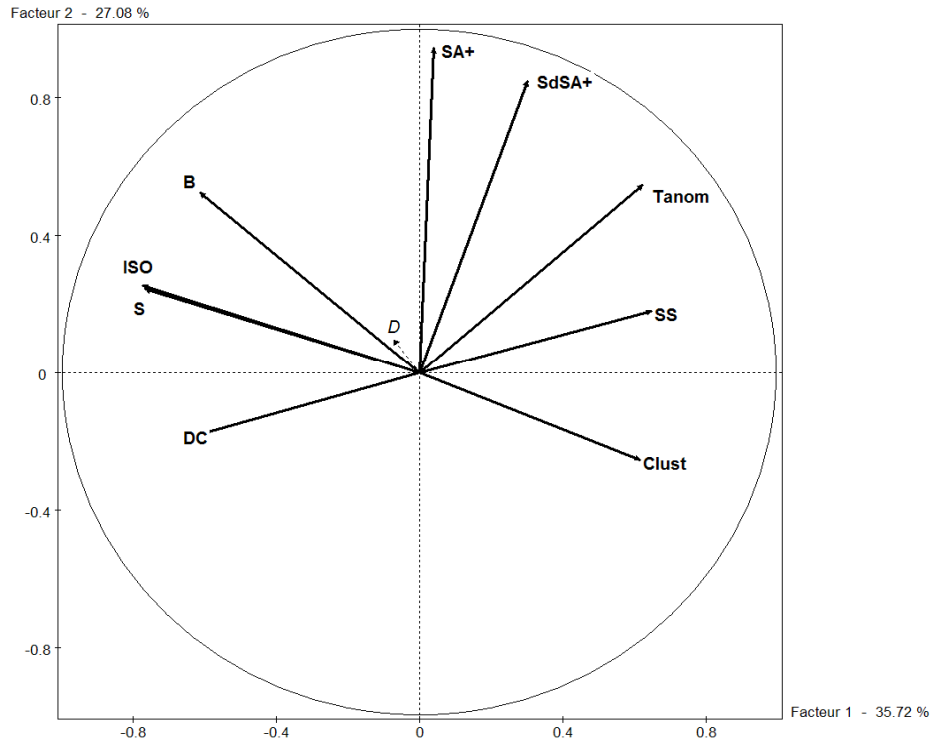


Figure 55. Premier plan factoriel de l'ACP conduite sur les variables décrivant la biomasse (B), et les modes de distribution spatiale (S, ISO, DC, s_A+ , sds_A+ , Ss, Clust, et D en variable illustrative), le type de scénario climatique (Tanom, anomalie de température).

3.1.2. Stratégie spatiale de l'anchois

Nous constatons (Tableau 6, Figure 56) que la biomasse du stock (B) présente des relations significatives avec l'abondance locale moyenne (s_A+), l'extension du stock (S), ainsi qu'avec la concentration spatiale du stock (ISO).

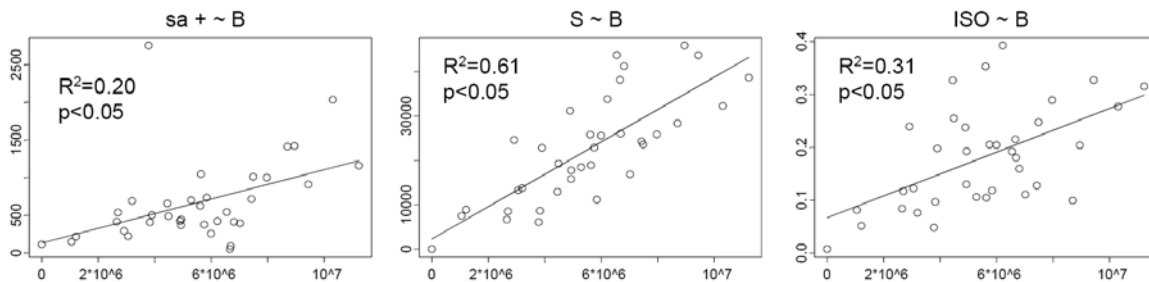


Figure 56. Nuages de points et régressions linéaires entre la biomasse du stock (B) et l'abondance locale moyenne (s_A+), la surface occupée par le stock (S) et un indice d'occupation relative ou de concentration spatiale du stock (ISO).

Par analogie avec le raisonnement classiquement mené pour caractériser les stratégies spatiales des poissons (i.e. quel est l'effet d'une variation de l'abondance sur la distribution spatiale ?; ex. Hilborn et Walters, 1992), on constate qu'un changement de biomasse se traduit à la fois par un changement d'aire de distribution et d'abondances locales (et par conséquent de concentration spatiale). Ces résultats suggèrent donc que l'anchois a une stratégie spatiale du type composite (densité et surface variables) comme MacCall (1990) l'a d'ailleurs mis en évidence pour l'anchois de Californie (*Engraulis mordax*). Pitcher (1995) souligne que les caractéristiques comportementales des poissons pélagiques reflètent intimement la volatilité intrinsèque de la niche écologique pour laquelle ils ont évolué. Dans ce sens, une stratégie spatiale composite procure à l'anchois une multiplicité de réponses possibles à la variabilité environnementale en termes d'occupation de l'espace et peut par conséquent aider l'anchois à en amortir les effets sur sa population. Cela va dans le sens de 'l'habitat-based hypothesis' proposée par Bertrand *et al.* (2004b) pour expliquer les dynamiques spatiales et populationnelles des anchois.

3.1.3. Déterminisme environnemental de la distribution de l'anchois : l'hypothèse de l'habitat

Il existe une relation significative entre l'anomalie de température (T_{anom}) d'une part et la distance moyenne à la côte (DC, négative), l'abondance moyenne locale (s_{A+}) et l'hétérogénéité des abondances locales (sds_{A+}) d'autre part. Les indices s_{A+} et $sd\ s_{A+}$ sont liés par construction (donc leur corrélation triviale). Il ressort donc qu'un épisode chaud par exemple se traduit par un rapprochement du stock à la côte, une augmentation de l'abondance moyenne locale, accompagnée d'une augmentation de l'hétérogénéité locale d'abondance (sans doute due à l'apparition de zones à abondance extrêmement forte sous l'effet de la contraction de la distribution). La distance moyenne à la côte (DC) est significativement corrélée à l'aire relative occupée (ISO). Lorsque le stock se rapproche de la côte, cela s'accompagne donc d'une réduction de son aire de distribution, probablement dans la direction longitudinale en raison de la réduction de la largeur du panache des eaux upwellées. L'aire relative occupée (ISO) est significativement corrélée à l'indice de concentration des ESDU de forte abondance (Clust, relation négative). Une faible surface de distribution a donc pour corollaire une forte concentration des ESDU d'abondance élevée. Cette relation témoigne probablement des mouvements de contraction-expansion du stock.

L'analyse en composantes principales (Figure 55.), et l'information contenue dans son premier plan factoriel (62% de l'inertie) nous éclairent de façon complémentaire sur les relations qu'entretiennent ces différentes variables. Nous pouvons constater que les indices de concentration spatiale (Ss et Clust) et de variance locale (D) de la biomasse se comportent tout à fait en opposition de phase avec les indices d'extension spatiale (ISO, S) et de distance à la côte (DC). La concentration spatiale et la variance locale de la biomasse semblent être liées assez directement au scénario climatique (T_{anom}). Ces tendances sont parfaitement en accord avec les grands schémas classiques de contraction et expansion à l'échelle du stock empiriquement (ex. Valdivia 1978; Csirke, 1989) et statistiquement (Bertrand *et al.*, 2004b) décrits pour les scénarii respectivement chauds et froids de cet écosystème. Notons que la dimension fractale (D) est peu représentée dans ce plan factoriel et a sa coordonnée principale sur un axe différent (axe 3), ce qui suggère que cette variable caractérise des processus et/ou probablement des échelles différentes.

L'ensemble des indices que nous avons utilisés et les relations statistiques significatives que nous avons pu établir entre eux nous permettent d'établir un schéma synthétique des dynamiques spatiales de différents compartiments de l'écosystème en fonction des types de scénarios climatiques (Figure 57). Sous l'effet d'une onde de Kelvin équatoriale d'upwelling, la résurgence de l'écosystème côtier péruvien est renforcée, générant une anomalie de température (T_{anom}) négative et un large panache d'eaux côtières riches et froides. L'habitat de l'anchois est par conséquent relativement vaste, ce qui se traduit par des surfaces de distribution absolue (S) et relative (ISO) élevées. La biomasse est globalement peu concentrée dans l'espace (Ss et Clust faibles), les agrégations sont relativement peu denses (s_{A+} faible) et assez homogènes entre elles (sds_{A+} faible). A une échelle locale (0-15 km), la distribution du poisson génère un paysage relativement 'lisse' (D faible). Sous l'effet d'une onde de Kelvin de downwelling, le système est

soumis à un scénario chaud de type El Niño et les indicateurs de dynamiques spatiales de l'anchois se comportent de façon symétrique (Figure 57).

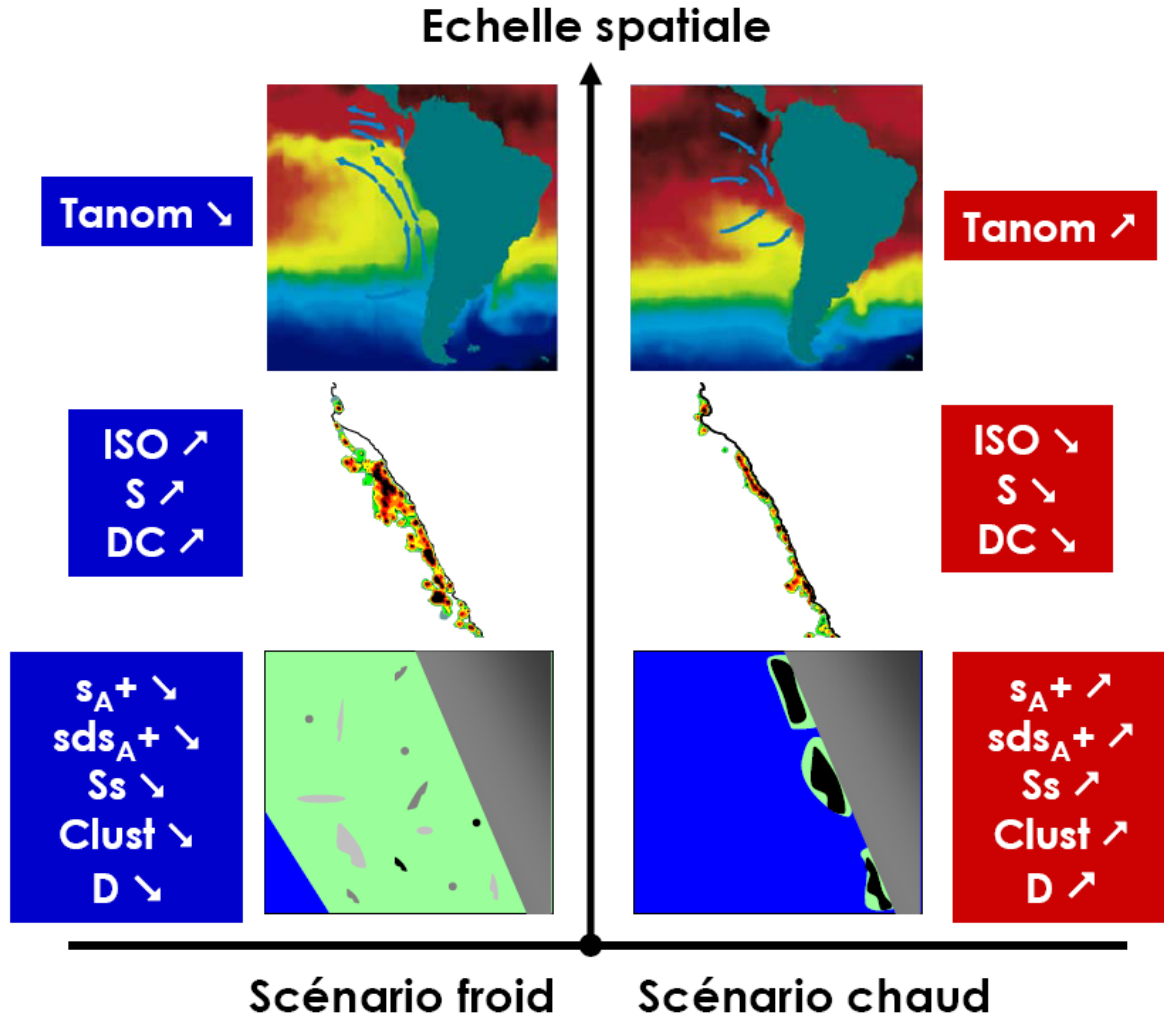


Figure 57. Schéma synthétique des organisations spatiales de l'anchois en scénarii froid (à gauche) et chaud (à droite) comme décrites par nos indices et en fonction d'un ordre de grandeur de l'échelle caractérisée par ces indicateurs. Dans la représentation schématique de la distribution de l'anchois à l'échelle 'intra-stock', la surface en dégradé de gris représente la côte ; les surfaces bleues et vertes représentent respectivement l'extension des eaux océaniques et côtières d'upwelling et les tâches en niveaux de gris représentent des agrégations d'anchois de densité proportionnelle au niveau de gris. Les relations entre les indicateurs établies par corrélations bivariées et par ACP sont rappelées en marge.

3.2. Distribution de l'activité de pêche

Les données des observateurs embarqués ont été analysées pour une série temporelle comprise entre 1998 et 2001 et correspondant à des périodes concomitantes à des campagnes d'évaluation par acoustique (la mise en relation de ces données sera décrite au paragraphe 3.3 de ce chapitre) : novembre-décembre 1998, juin 1999, novembre-décembre 1999, juin-juillet 2000, octobre-novembre 2000, juillet-août 2001 et octobre-novembre 2001. Cette sélection représente 933 voyages de pêche opérés par 117 navires. Rappelons que les données d'observateurs embarqués ne nous permettent pas d'établir une caractérisation de la distribution de l'activité de pêche dans son ensemble. Ce paragraphe s'attachera par conséquent surtout à explorer (i) l'existence ou non de relations entre les indices d'effort 'traditionnels' (temps de voyage, durée de recherche et

nombre de coups de senne) et les indices d'effort spatiaux que nous avons décrits au paragraphe 2.2. de ce chapitre (distance moyenne entre coups de senne, inertie et inertie pondérée de la distribution des coups de senne) ; (ii) la variabilité entre navires et entre périodes du comportement de pêche exprimée en autant d'indices de capture par unité d'effort que nous disposons de variables d'effort.

3.2.1. Relations entre les indices d'effort

Le Tableau 7 donne les ordres de grandeur (minimum, maximum et moyenne) associés à chaque variable d'effort ainsi qu'au taux de remplissage de cale. Les capacités de cale des navires échantillonnés sont hétérogènes entre les 7 périodes d'échantillonnage. Par ailleurs, la capture d'un voyage est significativement corrélée à la capacité de cale du navire (régression linéaire capture par voyage~capacité de cale, pente=0.604, $t=18.13$, $p=0$). Par conséquent, nous avons utilisé le taux de remplissage de la cale comme indice 'standardisé' de capture (FRH, filling rate of the hold).

Tableau 7. Ordres de grandeur (minimum, maximum et moyenne) associés au taux de remplissage de cale ainsi qu'à chaque variable d'effort. Remarque : les minutes des variables en heures sont au format décimal.

Variable	Abréviation	Minimum	Maximum	Moyenne
Capacité de cale (m^3)	-	30	868	379
Taux de remplissage de la cale (%)	FRH	0	167*	59
Temps de voyage (Heures)	TD	5	78	23.7
Temps de recherche (Heures)	SD	0.1	47	5.8
Nombre de coups de senne	FSN	1	10	2.7
Distance moyenne entre coups de senne (mn)	IFSD	0	96.9	6.9
Inertie spatiale des coups de senne (mn^2)	I	0	10025	117.8
Inertie spatiale pondérée des coups de senne (mn^2)	PI	0	11329	72.3

* Un taux de remplissage de la cale supérieur à 100% s'explique par le fait qu'un bateau ayant réalisé un gros coup de pêche peut transférer une partie de ses prises à un autre bateau du même armement.

Pour étudier les corrélations potentielles entre les différentes variables d'effort dont les distributions ne sont pas normales, nous avons procédé à des tests de corrélation de rang de Spearman (Tableau 8). Il existe des corrélations significatives entre toutes les variables d'effort. Les variables d'effort spatial (IFSD, I et PI) montrent de très forts niveaux de corrélation entre elles (ce à quoi l'on pouvait s'attendre, par construction des indices) et avec le nombre de coups de senne. Par contre, un résultat plus surprenant est le plus faible niveau de corrélation entre le temps alloué à la recherche et ces variables caractérisant l'aire explorée au cours du voyage de pêche. Plusieurs hypothèses peuvent expliquer ce résultat :

- l'essentiel de l'activité de recherche est réalisé avant le premier coup de senne ;
- le changement de zone de pêche (créant potentiellement de grandes distances entre les coups de senne) ne se fait pas en mode 'recherche' mais en mode 'route'. L'échange d'information entre navires influence probablement ce comportement.

Tableau 8. Tests de corrélation de Spearman entre les variables d'effort. L'hypothèse nulle du test est « les variables ne sont pas corrélées ($\rho = 0$) » ; par conséquent, une valeur de $p < 0.05$ indique une corrélation significative entre les variables.

		ρ	p
TD	SD	0.485	<0.01
TD	FSN	0.324	<0.01
TD	IFSD	0.306	<0.01
TD	I	0.351	<0.01
TD	pl	0.302	<0.01
SD	FSN	0.314	<0.01
SD	IFSD	0.275	<0.01
SD	I	0.310	<0.01
SD	pl	0.270	<0.01
FSN	IFSD	0.565	<0.01
FSN	I	0.726	<0.01
FSN	pl	0.689	<0.01
IFSD	I	0.954	<0.01
IFSD	pl	0.850	<0.01
I	pl	0.892	<0.01

3.2.2. Variabilité du comportement de pêche entre navires et entre périodes

Afin d'estimer si la variabilité du comportement de pêche entre navires et entre périodes est significative, et surtout sur quelle composante du comportement (temps de voyage, temps de recherche, nombre de coups de senne, dispersion des coups de senne), nous avons conduit une série de tests de Kruskal-Wallis (alternative non-paramétrique à l'analyse de variance lorsque la distribution des variables n'est pas normale) sur les variables de CPUE en fonction des navires, et en fonction des périodes considérées (Tableau 9). Les CPUE sont estimées comme le quotient entre le taux de remplissage de cale (FRH) et les variables d'effort. Trois des CPUE prennent donc en compte explicitement l'aire explorée au cours du voyage (IFSNp, Ip, Plp).

En étudiant les valeurs de probabilité associées aux tests de χ^2 , on peut s'apercevoir que les différences sont significatives entre navires et entre périodes pour toutes les variables (sauf la CPUE basée sur l'inertie pondérée en fonction des périodes). Cependant, les valeurs de p les plus élevées (et donc en relatif les différences les moins significatives) sont toujours associées aux trois indices d'effort spatiaux (IFSD, I et PI) que nous avons calculés. La variabilité en temps de voyage, temps de recherche et nombre de coups de senne semble donc plus importante que la variabilité en termes de surface explorée (telle qu'elle est estimée par la dispersion des coups de senne pour le moins).

Pour aller plus loin dans cette étude sur la variabilité des comportements de pêche, nous avons réalisé des tests de Kruskal-Wallis, lorsque cela était possible, par navire entre des périodes différentes (42 navires) et par période pour des navires différents (7 périodes). Les résultats de ces tests sont synthétisés

Tableau 10).

Nous constatons qu'un même navire, face à des distributions du poisson différentes (i.e. des périodes différentes), modifie surtout son comportement en termes de temps de recherche. De même, la variabilité entre navires pour une période donnée s'exprime surtout en termes de temps de recherche. Nous constatons à nouveau que la variabilité dans le comportement de pêche à l'échelle du voyage de pêche concerne moins les extensions spatiales visitées (par les coups de senne) que le temps passé à rechercher le poisson ou le nombre de coups de senne effectués. Une hypothèse pouvant expliquer ce constat est liée à l'absence de froid à bord de la majorité des navires. En effet, dans ces conditions, tant que le navire est vide, il peut se permettre de passer du

temps à rechercher une zone poissonneuse sans contrainte majeure. Par contre, à partir du moment où le premier coup de senne a été donné et mis en cale, le temps pour remplir la cale doit être minimisé pour réduire le risque de dégradation du poisson. A cela s'ajoute d'autres considérations : la stratégie de décision du premier lancer diffère d'avec celle des lancers suivants. Le pêcheur va *a priori* chercher d'abord des gros bancs pour ne pas hypothéquer son temps de voyage de pêche, et ne pas perdre trop de temps en début de marée avec un petit banc. En revanche, plus le temps passe, plus le pêcheur aura tendance à revoir ses ambitions à la baisse, d'une part parce qu'il a peut être déjà rempli en partie ses cales, d'autre part parce qu'il vaut toujours mieux 'ramener un petit quelque chose que rien du tout'. Par conséquent, la distribution spatiale des coups de senne seule est susceptible de donner une image très réductrice du véritable comportement spatial au cours du voyage de pêche. En particulier, elle ne rend pas du tout compte de la phase de recherche qui doit être la plus déterminante en termes d'exploration spatiale, celle précédant le premier coup de senne.

La Figure 58 donne une illustration graphique de ces variabilités entre navires face à la même distribution de poissons et pour un même navire face à différentes distributions de poisson. Les voyages représentés dans ces figures ont été choisis pour leur proximité spatio-temporelle avec les transects d'une campagne d'évaluation par acoustique (de l'ordre d'une semaine de différence au maximum) et donc pour la représentation assez réaliste de la distribution en poisson que les navires ont dû rencontrer lors de ces voyages.

Tableau 9. Tests de Kruskal-Wallis sur les indices de captures par unité d'effort en fonction du navire et en fonction de la période considérés.

Variable	Abréviations	Groupe	χ^2	df	p
Capacité de cale	-	Navire	932.00	116	0
Taux remplissage de cale	FRH	Navire	259.20	116	0
CPUE temps de voyage	TDp	Navire	255.15	116	0
CPUE temps de recherche	SDp	Navire	337.85	116	0
CPUE nombre de coups de senne	FSNp	Navire	312.50	116	0
Temps de recherche par coup de senne	-	Navire	385.41	116	0
CPUE distance moyenne entre coup de senne	IFSNp	Navire	184.67	116	0.00005
CPUE inertie coups de senne	Ip	Navire	161.79	116	0.00321
CPUE inertie pondérée coups de senne	Plp	Navire	163.70	116	0.00236
Capacité de cale	-	Période	76.97	6	0
Taux remplissage de cale	FRH	Période	184.04	6	0
CPUE temps de voyage	TDp	Période	101.41	6	0
CPUE temps de recherche	SDp	Période	187.54	6	0
CPUE nombre de coups de senne	FSNp	Période	202.57	6	0
Temps de recherche par coup de senne	-	Période	91.90	6	0
CPUE distance moyenne entre coup de senne	IFSNp	Période	38.68	6	0
CPUE inertie coups de senne	Ip	Période	14.59	6	0.0237
CPUE inertie pondérée coups de senne	Plp	Période	10.95	6	0.0898

Tableau 10. Tests de Kruskal-Wallis pratiqués par navire entre des périodes différentes et par période entre des navires différents.

	Nombre de navires pour lesquels il existe des différences significatives ($p < 0.05$) entre les périodes ; calcul réalisé sur 42 navires en tout	Nombre de campagnes pour lesquelles il existe des différences significatives ($p < 0.05$) entre les navires (navires pour lesquels on dispose de plusieurs voyages par campagne) ; calcul réalisé sur 7 campagnes en tout
FRH	10	3
TD	5	4
SD	11	6
FSN	8	5
IFSD	4	2
I	3	1
pl	0	2

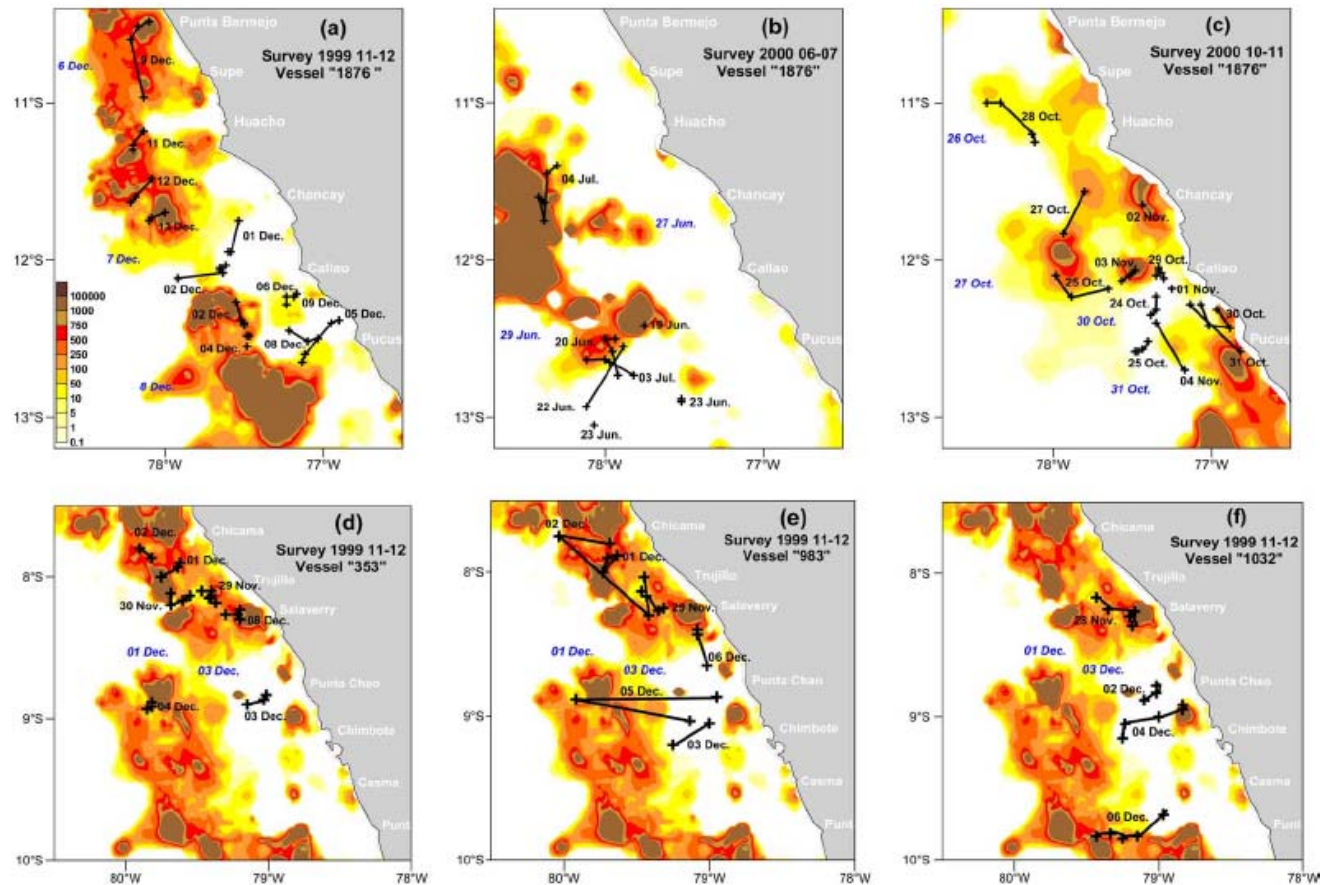


Figure 58. Cartes de S_A (indice d'abondance par unité d'échantillonnage) d'anchois interpolé (méthode des voisins naturels) et de positions de coups de senne concomitants (croix noires). L'échelle des couleurs donne l'ordre de grandeur de l'abondance d'anchois. Les coups de senne consécutifs d'un même voyage sont liés par un segment. Les dates des transects acoustiques sont indiquées en italique en bleu ; les dates des voyages de pêche sont indiquées en noir. Source Bertrand et al. (2004c). Remarque: certaines captures se produisent là où il semble ne pas y avoir de poisson; un élément d'explication est que les agrégations d'anchois sont susceptibles d'être très mobiles, même à l'échelle de la journée. Par conséquent, à l'exact moment du coup de senne, la distribution de l'anchois est susceptible d'avoir été légèrement différente de ce que l'on observe sur la carte.

3.3. Distributions relatives du poisson et de l'activité de pêche

Pour étudier les relations pouvant exister entre les types de distribution de l'anchois et les modes de distribution spatiale de l'activité de pêche, nous avons adopté une approche par statistiques multivariées, basée sur l'examen des données simultanées et indépendantes de pêche (observateurs embarqués) et de campagnes acoustiques.

3.3.1. Matériel et méthodes

Nous utilisons ici les données de 6 campagnes acoustiques (Novembre-Décembre 1998, Novembre-Décembre 1999, Juin-Juillet 2000, Octobre-Novembre 2000, Juillet-Août 2001 et Octobre-Novembre 2001) et les données d'observateurs embarqués simultanées à ces campagnes, ce qui représente 795 voyages de pêche. L'individu statistique élémentaire correspond à un voyage de pêche. L'exploration, sans hypothèses *a priori*, des interactions potentielles entre la distribution spatiale du poisson et le comportement spatial de pêche est réalisée grâce à une analyse en composantes principales (ACP, Lebart *et al.*, 2000) sur les indicateurs décrits précédemment. Les différents indices de CPUE sont utilisés comme variables actives continues dans le but de caractériser le succès de pêche pour ensuite le relier à des conditions de distribution de la ressource. Les variables d'effort et les variables de description de la distribution spatiale du poisson sont utilisées en tant que variables illustratives. Afin de faciliter l'interprétation des résultats de l'ACP, les variables illustratives décrivant le poisson (B, S, s_{A+} , sds_{A+} , D, Ss, et Clust) sont catégorisées. A partir de la distribution des données à l'intérieur de la gamme de variation de chaque variable, on définit trois modalités : (i) faible ; (ii) moyenne et (iii) élevée pour chacune des variables 'poisson' sauf pour Ss qui a été catégorisée en deux modalités (faible et élevée). Une synthèse des variables utilisées et de leur statut dans l'ACP est donnée Tableau 11.

Tableau 11. Variables utilisées pour l'analyse en composantes principales.

Nom de la variable	Description	Type pour l'ACP
Navire	Référence du navire	Nominale illustrative
Port	Port de départ du voyage	Nominale illustrative
FRH	Taux de remplissage de la cale	Continue illustrative
TD	Temps de voyage	Continue illustrative
SD	Temps de recherche	Continue illustrative
FSN	Nombre de coups de senne	Continue illustrative
IFSD	Distance moyenne entre les coups de senne	Continue illustrative
I	Inertie des coups de senne	Continue illustrative
PI	Inertie pondérée des coups de senne	Continue illustrative
TDp	CPUE temps de voyage	Continue active
SDp	CPUE temps de recherche	Continue active
FSNp	CPUE nombre de coups de senne	Continue active
IFSDp	CPUE distance moyenne entre coups de senne	Continue illustrative
Ip	CPUE inertie des coups de senne	Continue active
PIp	CPUE Inertie pondérée des coups de senne	Continue illustrative
B	Biomasse estimée du stock	Nominale illustrative
S	Surface occupée par le stock	Nominale illustrative
Dth	Densité théorique homogène ($D=B/S$)	Nominale illustrative
s_{A+}	Indice d'abondance moyenne par ESDU	Nominale illustrative
sds_{A+}	Indice d'hétérogénéité d'abondance entre les ESDU	Nominale illustrative
D	Dimension fractale	Nominale illustrative
Ss	Indice de concentration spatiale	Nominale illustrative
Clust	Indice de proximité spatiale des ESDU de forte abondance	Nominale illustrative

Nous avons vu au paragraphe 3.2.2. que les CPUE calculées à partir de la distance moyenne entre coups de senne (IFSDp), de l'inertie des coups de senne (Ip) et de l'inertie pondérée des coups de

senne (Plp) présentent une corrélation hautement significative, et sont donc redondantes dans le cadre de l'ACP. Nous avons retenu Ip, considérant que cet indice de CPUE était sans doute le plus facile à interpréter en termes de surface explorée entre les coups de senne. Les variables actives retenues pour l'ACP sont donc TDp, SDp, FSNp et Ip. Dans l'espace factoriel réduit obtenu à l'issue de l'ACP, nous réalisons une classification mixte (procédure SEMIS du logiciel SPAD) dans le but d'identifier des groupes cohérents de comportements de pêche. Les variables illustratives sont projetées dans l'espace factoriel. Les interactions potentielles entre ces variables illustratives et les classes de comportements de pêche sont analysées grâce à la significativité du test de Student associé à la classification hiérarchique (Lebart *et al.*, 2000). Les résultats des tests statistiques seront exprimés en valeur-test, c'est-à-dire en nombre d'écarts-types d'une loi normale. Ainsi, lorsque la valeur-test est supérieure à 2 en valeur absolue, un écart est significatif au moins au seuil usuel (5%). En rangeant les tests dans l'ordre décroissant de leurs valeurs-tests, on les range dans l'ordre de leur importance pour caractériser un objet (Lebart *et al.*, 2000).

3.3.2. Résultats

Les deux premières composantes principales de l'ACP représentent respectivement 60.7 et 23.2% de la variance totale des voyages de pêche (Figure 59). Au vu de la participation des variables actives à la construction des axes (Figure 59), le premier facteur peut être interprété comme une composante générale de performance. Le deuxième facteur discrimine principalement la performance spatiale. Dans cet espace factoriel réduit, la classification mixte met en évidence une typologie des voyages de pêche composée de 4 classes, chacune des classes étant significativement associée à différentes modalités des indices décrivant la distribution du poisson (synthèse de ces résultats Tableau 12). La Figure 60 propose avec les mêmes données une représentation plus qualitative des associations entre niveau de performance de pêche et modalités de distribution du poisson.

Tableau 12. Synthèse des caractéristiques des classes issues de la classification mixte. Pour les indices de CPUE (TDp, SDp, FSNp et Ip), est indiqué le rang de la valeur moyenne de ces variables pour chaque classe. Pour les variables d'effort (TD, SD, FSN, et I) sont indiquées les valeurs moyennes correspondant à chaque classe. Pour les variables décrivant la distribution du poisson (B, S, Dth, s_A⁺, sds_A⁺, ISO, D, Ss et Clust) sont indiquées les modalités significativement associées à chaque classe ainsi que la valeur de test associée (et la valeur p du test lorsque V-test < 2).

	Classe 1	Classe 2	Classe 3	Classe 4
Nombre de voyages	420	290	10	75
TDp, SDp, FSNp	1	2	3	4
Ip	1	3	4	2
FRH (%)	36	74	81	94
TD (heures)	7.74	4.61	2.90	2.05
SD (heures)	25.05	21.48	19.70	18.07
FSN (nombre)	3.01	2.76	2.00	1.80
I (mn ²)	396.94	210.49	0.99	80.36
Relations significativement >0	Clust=2 (6.37) Dth=1 (6.37) S=3 (6.34) s _A ⁺ =1 (5.06) Ss=3 (3.51) D=2 (3.38) ISO=1 (3.30) B=3 (2.58)	D=3 (3.89) Clust=1 (3.00) s _A ⁺ =3 (2.61) sds _A ⁺ =2 (2.48) B=1 (2.48) S=1 (2.48)	s _A ⁺ =3 (2.59) Dth=3 (1.95, p=0.026) sds _A ⁺ =3 (1.66, p=0.049) S=2 (1.66, p=0.049)	Clust=1 (4.11) Ss=1 (3.30) ISO=3 (3.30) s _A ⁺ =2 (2.59) B=2 (2.28) D=2 (2.17) S=2 (1.98, p=0.011)

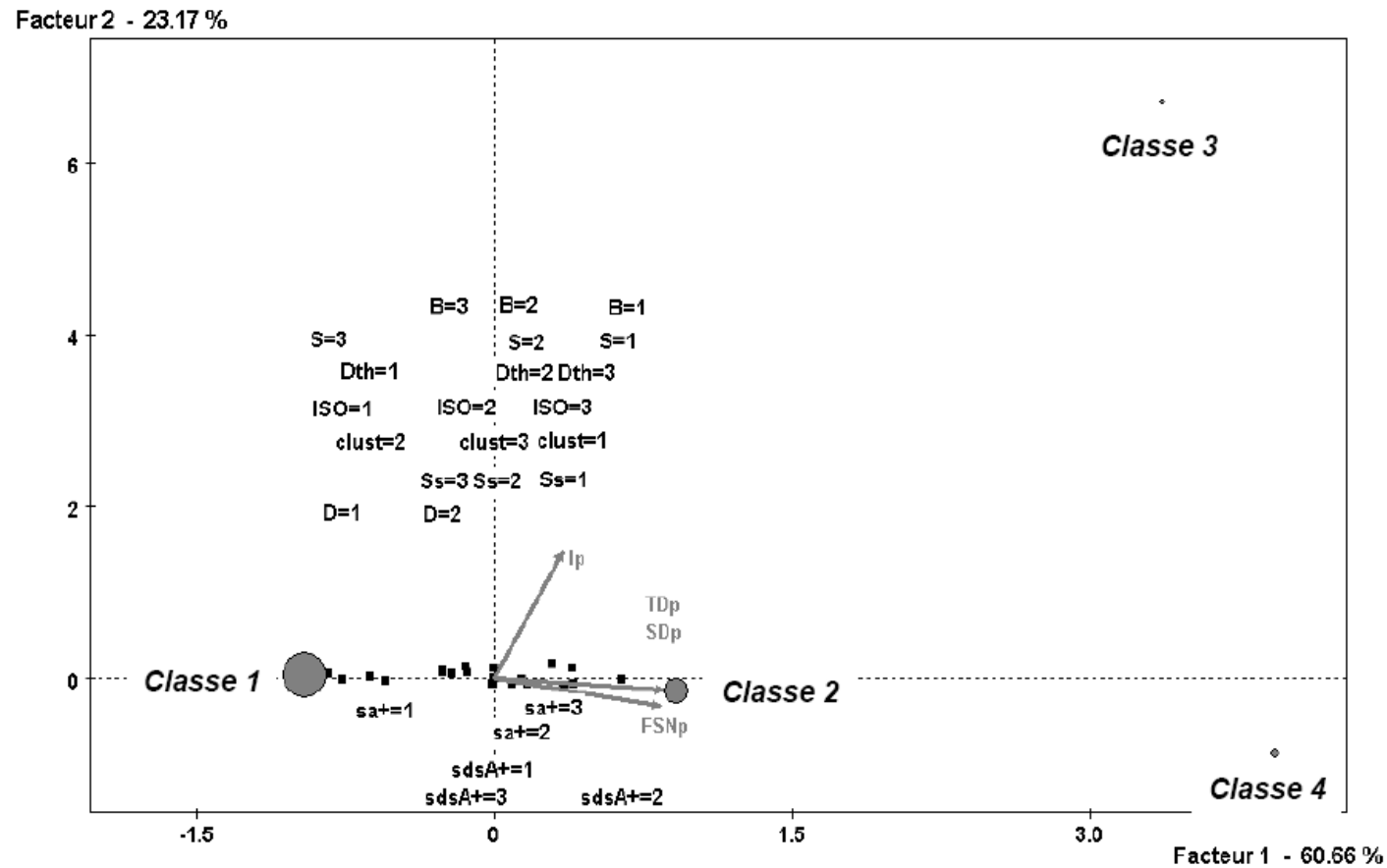


Figure 59. Premier plan factoriel de l'analyse en composantes principales construite sur 4 indices de CPUE (TDp, SDp, FSNp, Ip). Les 4 classes produites par la classification mixte (cercles gris dont la taille est proportionnelle aux effectifs des classes) et les modalités des variables illustratives (carrés noirs) sont projetées sur le plan factoriel. Les noms des modalités sont indiqués à l'aplomb du carré les représentant.

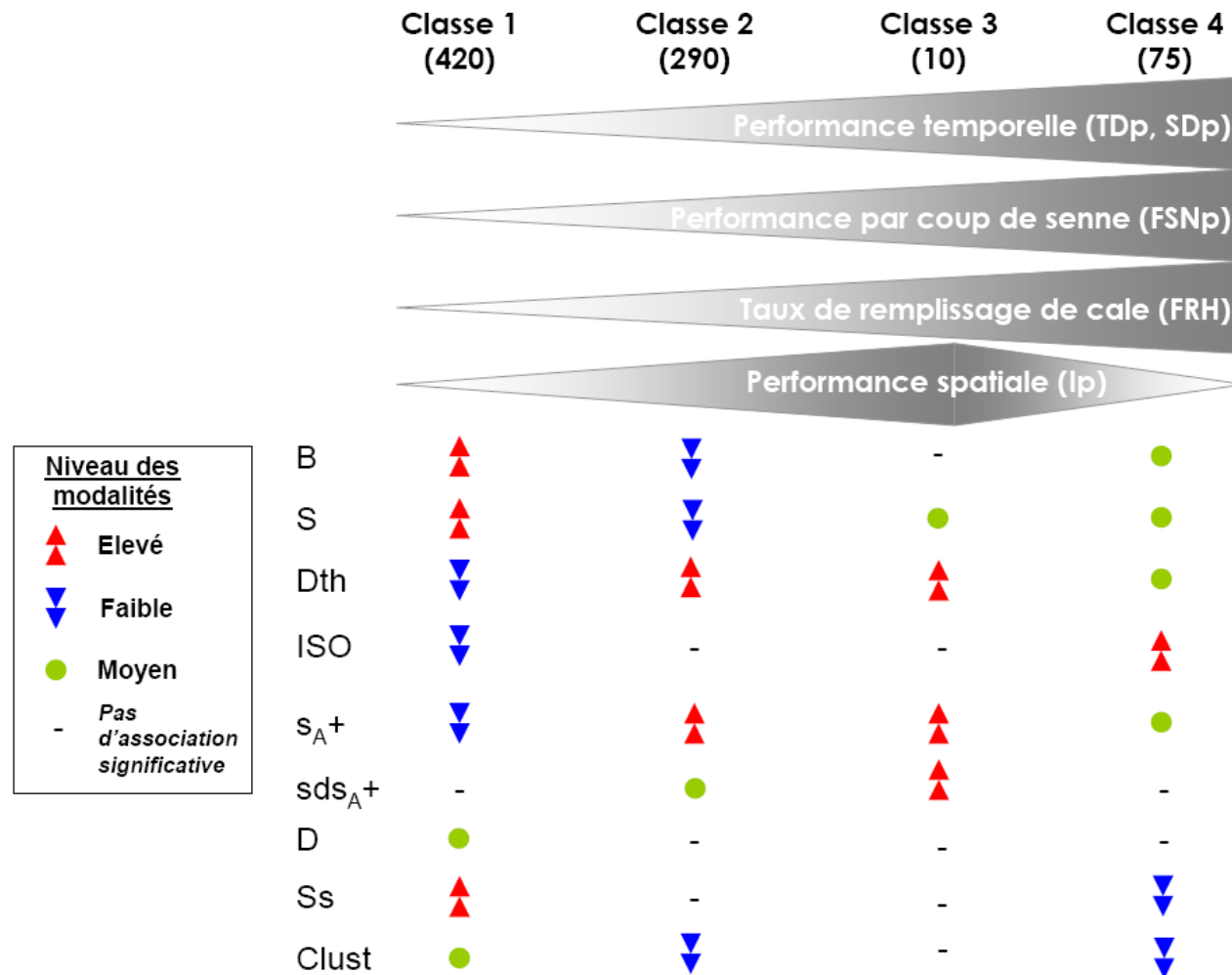


Figure 60. Représentation qualitative des associations entre niveaux de performance de pêche par classe (les effectifs sont indiqués entre parenthèses) et abondances et types de distribution spatiale du poisson. Les moyennes des CPUE TDp, SDp et FSNp et le taux de remplissage de cale moyen sont croissants depuis la classe 1 jusqu'à la classe 4. La moyenne de la CPUE liée à l'espace exploré, Ip est maximale pour la classe 3.

Les indicateurs décrivant les abondances et la distribution spatiale de l'anchois qualifient de fait des échelles différentes. Les métriques B, S, Dth et ISO donnent une information macroscopique sur l'abondance et la distribution du stock dans son entier. Les autres métriques (s_A+ , sds_A+ , D, Ss, ou Clust) procèdent à une description des abondances et de l'organisation du poisson à l'intérieur de sa zone de distribution, à une échelle 'intra-stock' donc. Le compte rendu des résultats sera donné en fonction de ces deux gammes d'échelles.

La classe 1 (53% des voyages de pêche) correspond essentiellement aux voyages aux CPUE les plus faibles, donc les moins performants. A l'échelle du stock, cette classe est significativement associée à une biomasse (B) et une aire d'extension (S) élevées, une densité théorique (Dth) et une occupation relative (ISO) de l'espace faibles. A une échelle 'intra-stock', la classe 1 est associée à des abondances locales (s_A+) faibles, une rugosité (D) et une proximité des ESDU de forte biomasse (Clust) moyennes, et une concentration spatiale de la biomasse (Ss) forte.

La classe 2 (36.5% des voyages de pêche) rassemble des voyages à bonne performance de pêche. A l'échelle du stock, cette classe est significativement associée à une faible abondance (B) et une faible surface de distribution (S) et une forte densité (Dth). A une échelle 'intra-stock', cette classe est significativement associée à de fortes abondances locales (s_A+), une hétérogénéité de distribution de la biomasse (sds_A+) moyenne et une faible concentration des ESDU de forte biomasse (Clust).

La classe 3 (1% des voyages de pêche) regroupe des voyages pour lesquels le bon niveau de performance est surtout lié à une très faible dispersion des coups de senne (faible Ip). A l'échelle du stock, cette classe est significativement associée à une surface de distribution (S) moyenne et une densité (Dth) élevée. A une échelle 'intra-stock', cette classe est significativement associée à de fortes abondances locales (s_A+) et une forte hétérogénéité de la distribution des abondances locales (sds_A+).

La classe 4 enfin (9.5% des voyages de pêche) constitue la classe des voyages les plus performants. A l'échelle du stock, cette classe est significativement associée à une abondance (B), une aire de distribution (S) et une densité (Dth) moyenne. A cette échelle aussi, l'occupation relative (ISO) est élevée. A une échelle 'intra-stock', cette classe est significativement associée à une abondance locale (s_A+) moyenne, et une concentration spatiale de la biomasse (Ss) et une concentration des ESDU de forte biomasse (Clust) faibles.

3.3.3. Discussion

Nos résultats témoignent du fait que la nature des interactions entre performance de pêche et abondance et distribution du poisson dépend fortement de l'échelle spatiale à laquelle on s'intéresse.

A l'échelle du stock, Dth (densité théorique si distribution homogène) peut s'interpréter en termes de concentration de la biomasse et ISO (indice d'occupation relatif de l'aire échantillonnée) en termes de concentration spatiale du stock. Ces deux indicateurs mettent en évidence que la performance de pêche est favorisée par une forte concentration spatiale de la biomasse à l'échelle du stock. A cette même échelle, la performance de pêche est favorisée par des abondances (B) et des aires de distribution (S) faibles. Ces tendances sont tout à fait en accord avec la forte relation dépendante évoquée dans la littérature entre capturabilité et biomasse (Csirke, 1989) et capturabilité et extension du stock (Valdivia, 1978; Winters et Wheeler, 1985; Csirke, 1989; Bouchón *et al.*, 2000; Ñiquen *et al.*, 2000). Rose et Kulka (1999) expliquent cette relation dépendante par un mécanisme d'hyper-agrégation : lorsque la biomasse diminue, l'aire de distribution du stock diminue, mais dans les zones résiduelles de présence, les densités sont aussi fortes, voire plus fortes que lorsque l'abondance de stock était élevée. Le comportement grégaire strict de nombreuses espèces de petits pélagiques peut partiellement expliquer ce phénomène mais n'est pas suffisant. Dans le contexte de l'écosystème péruvien, les déplétions de biomasse d'anchois sont en général associées à des épisodes chauds du type Niño. Au cours d'un

événement Niño, l'extension de l'habitat de l'anchois est drastiquement réduite et limitée à quelques zones refuge très côtières (Muck, 1989). L'hyper-agrégation est donc dans ce cas le résultat de la nécessité pour l'anchois de maintenir des agrégations, associée à une contrainte de taille d'habitat. La présence de très fortes densités de poissons très près de la côte rend l'identification des zones de pêche plus facile, et donc entraîne l'accroissement de la vulnérabilité du poisson. Ce mécanisme est à l'origine des forts rendements de pêche habituellement observés aux débuts des événements Niño (Csirke, 1989 ; Bouchón et al., 2000). Simultanément, une mortalité accrue due à des conditions environnementales défavorables et à la capacité de charge limitée des zones refuge peut entraîner des réductions de biomasses très importantes. Par ailleurs, Bertrand *et al.* (2004b) montrent que ce phénomène de concentration dans les zones refuge côtières peut entraîner une sous-estimation de la biomasse par acoustique et donc accentuer artificiellement ces tendances.

A une échelle 'intra-stock', la performance de pêche semble être favorisée par de fortes abondances locales (s_A+), une faible concentration spatiale de la biomasse (Ss) et un faible niveau d'agrégation des ESDU de fortes biomasses (Clust). En fait, à l'échelle des zones de pêche, les bancs d'anchois sont localisés grâce au radar à oiseaux (portée de l'ordre de 10 km), au sonar omni-directionnel (portée de l'ordre de 3-4 km), et à l'écho-sondeur (détection de précision sous le navire). Les portées de ces outils de détection ne permettent pas au pêcheur d'obtenir une représentation de la distribution du poisson pour l'ensemble de la zone de pêche. Par conséquent, si le poisson est fortement agrégé (fort Ss et/ou fort Clust) à l'intérieur de la zone de pêche, la probabilité de ne pas détecter une agrégation commercialement intéressante augmente. Enfin, à l'échelle du banc (pour laquelle nous ne disposons pas de descripteurs, mais disposons de connaissances empiriques) dans une pêcherie à la senne, une forte abondance et une forte concentration spatiale (c'est-à-dire des bancs denses et compacts) rendent le poisson plus vulnérable à l'engin de pêche et permettent une meilleure performance de pêche à l'échelle du coup de senne. Par conséquent, nos résultats suggèrent que, comme pour de nombreux processus écologiques (Levin, 1992), la nature des interactions entre performance de pêche et organisation spatiale de la biomasse du poisson (résumée Figure 61) dépend fortement de l'échelle spatiale considérée. En d'autres termes, le voyage de pêche peut être vu comme procédant d'un processus hiérarchique de décisions (Dorn, 1998, choix de sortir en mer, choix de la zone de pêche, choix d'une agrégation intéressante, choix techniques au moment de la capture, etc.) dont chaque niveau peut entretenir des relations différentes avec les caractéristiques de distribution du poisson aux échelles correspondantes.

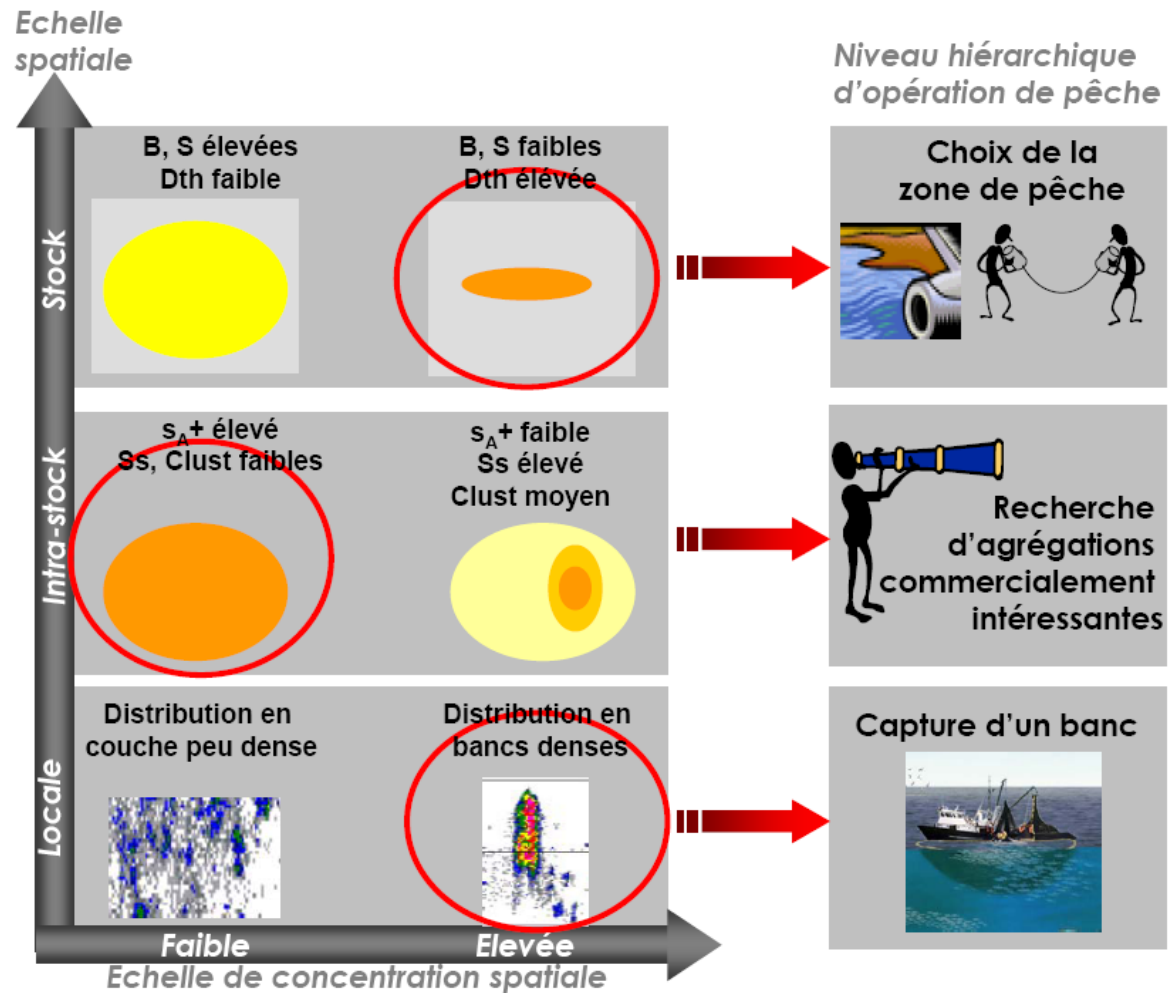


Figure 61. Schéma de synthèse de la nature des interactions entre organisation spatiale de la biomasse du poisson et performance de pêche à différentes échelles spatiales. Les scénarios de distribution du poisson entourés en rouge sont ceux qui favorisent la performance de pêche.

Synthèse des résultats du chapitre III

- ◆ La stratégie spatiale de l'anchois du Pérou est de type composite : un changement de biomasse se traduit par différentes combinaisons possibles de changements d'abondances locales et de surface de distribution du stock. Ce type de stratégie spatiale procure à l'anchois une multiplicité de réponses possibles face à la variabilité environnementale en termes d'occupation de l'espace et peut par conséquent aider l'anchois à en amortir les effets sur sa population.
- ◆ La variabilité du comportement de pêche s'exprime davantage en termes de temps alloué au voyage ou à la recherche ou de nombre de coups de senne donnés qu'en termes de dispersion spatiale des coups de senne ; l'absence de froid à bord de la majorité des navires est probablement à l'origine de cette caractéristique : une fois le premier coup de senne donné, il faut minimiser le temps de remplissage de la cale.
- ◆ La nature des interactions entre performance de pêche et distribution spatiale de la biomasse en poisson dépend de l'échelle spatiale considérée :
 - à l'échelle du stock (identification de la zone de pêche pour le pêcheur), le succès de pêche est favorisé par une forte concentration spatiale de la biomasse.
 - à l'échelle 'intra-stock' (recherche d'un banc dans la zone de pêche pour le pêcheur), la performance de pêche est favorisée par une faible concentration spatiale de la biomasse.
 - à l'échelle du banc (échelle du coup de senne pour le pêcheur), le succès de pêche est favorisé par une forte concentration spatiale de la biomasse (banc dense).

CHAPITRE IV

ÉTUDE DU MOUVEMENT DANS LA PECHERIE : CARACTERISATION DES TRAJECTOIRES DES NAVIRES DE PECHE



'Number 8'

1949

Huile, émail, peinture à l'aluminium sur toile

Musée Neuberger

State University de New York

Jackson Pollock (1912-1956)

Les oeuvres de cet artiste ont fait l'objet d'une analyse fractale (Taylor, R. P., Micolich, A. P., and Jonas, D. (1999). Fractal analysis of Pollock's drip paintings. Nature 399: 422). Les auteurs de cette analyse suggèrent que les mouvements du peintre pour obtenir ce résultat pourraient s'apparenter à un processus de Lévy.

Introduction

Le mouvement d'un animal peut être considéré comme l'interface comportementale entre les 'besoins' de l'individu et les caractéristiques de l'environnement. Le mouvement traduit la réponse fonctionnelle d'un organisme à l'organisation spatiale du paysage qui l'entoure (Johnson *et al.*, 1992 ; With, 1994 ; Nams, 1996 ; Bergman *et al.*, 2000) en fonction de la façon dont il perçoit son environnement (Mårell *et al.*, 2002). En effet, le rayon de perception d'un individu conditionne la représentation cognitive de l'environnement immédiat (Lima et Zollner, 1996) et affecte donc directement le mouvement de l'individu. Selon la limite perceptuelle de l'individu et pour une distribution de proies donnée, le type de mouvement créant la recherche la plus efficace n'est par conséquent pas forcément le même (Schooley et Wiens, 2003).

Le mouvement individuel conditionne le succès de recherche de nourriture à petite (Zollner et Lima 1999; Bergman *et al.*, 2000; Bowne and White, 2004) et grande échelles (migrations trophiques ; Fréon et Misund, 1999), ainsi que dans certains cas, la reproduction (migrations génésiques, Fréon et Misund, 1999 ;). Le mouvement constitue par conséquent une clé de la survie des organismes mobiles (Austin *et al.*, 2004). A l'échelle de la population, la somme des mouvements individuels constitue le moteur de la re-distribution des organismes (Turchin, 1991 ; Johnson *et al.*, 1992). C'est par conséquent un déterminant majeur de la possibilité d'interaction entre les organismes (Frontier *et al.*, 2004), prédateurs et proies par exemple (Cuddington et Yodzis, 2002 ; Frontier *et al.*, 2004). Le mouvement relie par conséquent la dynamique de la population et l'environnement spatial (Zollner et Lima, 2005).

L'étude du mouvement doit donc permettre de comprendre certaines des règles de décision qui amènent l'organisme à se déplacer dans le paysage (Austin *et al.*, 2004). La forme du mouvement révèle la façon dont les organismes perçoivent leur environnement et les stratégies utilisées pour localiser les ressources (Nams, 1996 ; Mårell *et al.*, 2002). Etudier le mouvement, c'est donc faire un pas depuis l'étude purement statistique des distributions vers la formulation d'hypothèses mécanistes (With, 1994), vers la recherche des déterminants de la distribution des organismes et vers la formalisation des réponses fonctionnelles des organismes à leur environnement *sensu lato* (Austin *et al.*, 2004). Etudier le mouvement enfin, c'est apporter une pierre à notre compréhension du fonctionnement de l'écosystème selon un point de vue 'bottom-up' (Seuront *et al.*, 2004).

L'analyse du mouvement dans la littérature est de fait relativement peu commune (Bascompte et Vilà, 1997 ; Bergman *et al.*, 2000), en tous cas en proportion avec la quantité d'analyses s'intéressant aux distributions. Cet état de fait trouve certainement son origine dans (i) la difficulté en général d'obtenir des enregistrements suffisamment complets des déplacements des organismes étudiés et (ii) à la difficulté intrinsèque d'analyse d'un processus décrivant une occupation de l'espace-temps (Frontier *et al.*, 2004) et variant donc dans au moins deux dimensions, l'une spatiale et l'autre temporelle (Bascompte et Vilà, 1997 ; Turchin, 1998). Turchin (1998) va jusqu'à affirmer que ces difficultés pratiques et conceptuelles ont conduit à une sorte de comportement 'd'évitement' de la part des écologistes.

Comme nous l'avons déjà évoqué en introduction de ce travail, l'halieutique doit être placée dans un nouveau cadre méthodologique, celui de l'approche écosystémique des pêches (EAF). Il s'agit donc entre autre de ne plus seulement raisonner en termes de quantités capturables, mais de comprendre les relations fonctionnelles qui déterminent les dynamiques des écosystèmes marins exploités et épuisables. Dans ce contexte, l'analyse du mouvement des organismes dans le système pêche, grâce aux hypothèses fonctionnelles qu'elle devrait permettre de formuler, devrait constituer un apport significatif à l'EAF. Nous avons vu au chapitre I que grâce aux avancées de la technologie du marquage notamment, ce type d'approche se développe progressivement pour l'étude du mouvement des poissons. Cette étude de la trajectoire des poissons reste pour le moment grevée d'un certain nombre de difficultés techniques (difficulté à marquer des petits poissons, reconstitution délicate des positions, difficulté à suivre des mouvements collectifs en 3 dimensions, etc.). Concernant l'étude de la trajectoire des pêcheurs, une véritable révolution est en

train de se produire avec la mise en place depuis quelques années de système de suivi des navires par satellite (VMS, 'Vessel Monitoring System'). D'abord mis en place pour des propos de contrôle d'infraction (zone côtière des 5 milles par exemple) et de sécurité maritime, les VMS produisent 'accessoirement' une information très détaillée sur le comportement spatial des navires à la fois à petite échelle (celle du voyage de pêche d'un navire) mais aussi potentiellement à grande échelle puisque l'intégralité des navires des pêcheries concernées sont suivis, et ce en continu dans le temps. Il semble donc ne plus y avoir d'obstacle au développement d'une analyse Lagrangienne multi-échelles du comportement spatial des pêcheurs.

C'est ce que nous nous proposons de conduire dans ce chapitre¹², en analysant et interprétant le mouvement des navires de la flottille de senneurs péruvienne. Nous commencerons par présenter le fonctionnement du VMS, le type de données qu'il produit et le pré-traitement que celles-ci requièrent avant de constituer des enregistrements de trajectoires de voyages de pêche. Nous appliquerons ensuite à ces données l'approche classiquement utilisée en trajectométrie (Turchin, 1998), consistant en la recherche d'un modèle de marche aléatoire approprié, pour caractériser les modes de déplacement des voyages de pêche. Nous verrons ce que cette analyse nous permet de découvrir sur la stratégie spatiale des pêcheurs et les indicateurs qu'elle nous permet d'élaborer. Nous confronterons enfin la variabilité des caractéristiques spatiales des voyages de pêche à la variabilité de la distribution spatiale du poisson. En guise de perspective, nous évoquerons quelques résultats préliminaires mettant en relation la dynamique spatiale de l'activité de pêche avec un signal d'onde de Kelvin équatoriale, ondes connues pour être l'un des moteurs principaux de la variabilité rencontrée dans l'écosystème péruvien.

1. Origine et structure des données

Le pré-requis pour pouvoir procéder à une analyse quantitative du mouvement est de disposer de la séquence spatio-temporelle des positions de l'organisme étudié (Turchin, 1998). Cela signifie que, pour un déplacement opéré dans le plan (2 dimensions), chaque position doit être caractérisée par une coordonnée temporelle et deux coordonnées spatiales (Turchin, 1998). Dans cette partie, nous nous attacherons à présenter (i) le système (VMS) qui permet l'enregistrement des mouvements des navires de pêche, (ii) le type de données qu'il génère et (iii) le pré-traitement que requièrent les données brutes pour obtenir les séquences de coordonnées spatio-temporelles correspondant aux voyages de pêche.

1.1 Système de suivi des navires par satellite (VMS)

Le principe général d'un VMS (Figure 62) consiste à équiper les navires de balises émettrices (celles utilisées au Pérou sont de type Argos, CLS Argos, Toulouse, France). Ces balises (Figure 63) sont constituées d'un récepteur qui récolte les données de positionnement délivrées par la constellation des satellites GPS (Global Positioning System), et d'un émetteur qui retransmet cette information de position en direction des satellites à orbite polaire de la NOAA (National Oceanic and Atmospheric Administration) à bord desquels sont embarqués les récepteurs Argos. Les satellites de la série NOAA évoluent à une altitude de l'ordre de 820 à 850 km (Figure 63) sur une orbite inclinée de 99° par rapport au plan équatorial et sont donc héliosynchrones. Ils ont un diamètre de visibilité de 5000 km de diamètre. Leur période est de 101 minutes si bien qu'ils survolent l'équateur au moins 14 fois par jour en passage ascendant.

¹² Les résultats présentés dans ce chapitre ont été valorisés sous la forme de deux publications : Bertrand S. *et al.* (2005b) et Bertrand S. *et al.* (en révision).

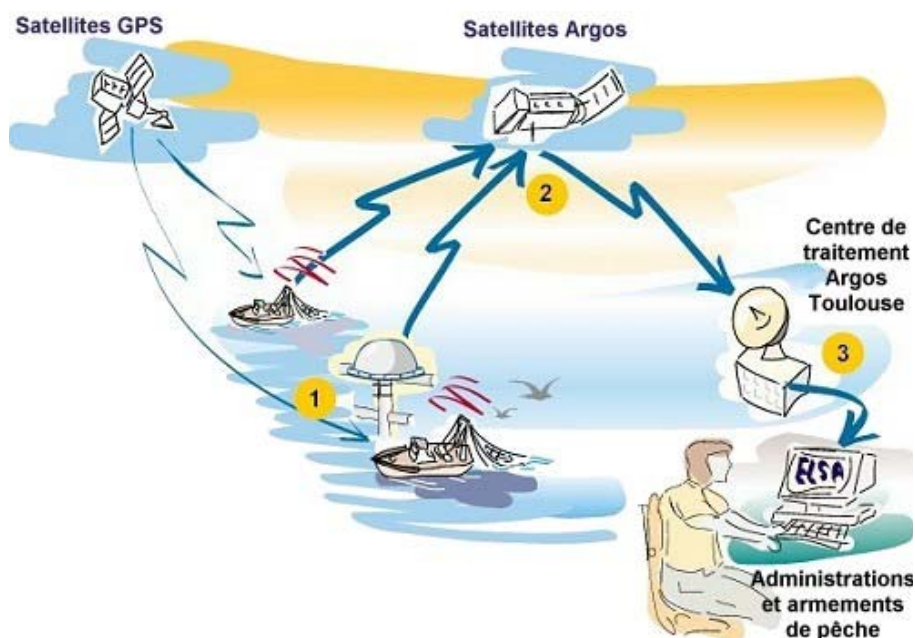


Figure 62. Schéma général de fonctionnement d'un VMS. Source: www.cls.fr.



Figure 63. Quelques éléments du système VMS : Balise Argos embarquée à bord d'un navire de pêche (à gauche); Satellite de la NOAA à orbite polaire (au centre) et diamètre de sa zone de visibilité, à droite. Source : www.cls.fr.

L'émetteur de la balise Argos délivre une position dont la précision est de l'ordre de 100 mètres, normalement au moins une fois par heure. Dans le cas où le système GPS n'est pas en mesure de donner une position, le système Argos calcule une position à partir de la mesure de l'effet Doppler-Fizeau. Les positions obtenues de cette façon sont moins précises que celles données par les satellites GPS qui fonctionnent par triangulation.

Le satellite Argos à son tour retransmet cette information de position à un centre de traitement Argos (il existe à ce jour 3 stations réceptrices principales, l'une en France et deux aux Etats-Unis, et diverses stations régionales dont l'une au Pérou, à Lima), qui se charge de transformer et de traiter le signal brut (contrôle de qualité du signal, datation et identification de la source) et de délivrer l'information de positionnement aux administrations et/ou armements de pêche.

Au Pérou, la décision de mettre en place un VMS pour l'ensemble des navires de pêche industrielle nationaux a été prise dès 1997 (décret suprême n°008-97 PE). Cette mise en place a été relativement rapide puisque dès fin 1999, le système était opérationnel pour la quasi intégralité de la flottille de senneurs pêchant l'anchois. Le VMS péruvien (SISESAT ou 'Sistema de Seguimiento

Satellital') est à ce jour le plus important au monde en termes de nombre de navires équipés (environ 800). Au Pérou, le serveur principal de réception des données en provenance du centre de traitement Argos de Lima est situé au ministère des pêches, et des serveurs 'miroirs' reçoivent simultanément l'information à l'IMARPE et à l'autorité maritime chargée du contrôle et de la sécurité en mer (DICAPI, Dirección general de Capitanías y Guardacostas). L'IMARPE archive ces données sous la forme d'une base de données ORACLE et les exploite dans un SIG sous MAPINFO 5.0. A ce jour, l'IMARPE utilise cette information essentiellement pour établir des cartes de distribution de l'effort de pêche à l'échelle de la journée. L'ensemble de la trajectoire du navire est de fait résumé au dernier point pour lequel la vitesse (estimée entre ce point et le précédent) était inférieure à 2 nœuds (critère choisi pour sa cohérence avec la vitesse d'un navire en pêche). En supposant que ce critère unique de vitesse soit suffisant pour reconnaître un point de pêche dans une trajectoire, seul le dernier point de pêche est retenu pour établir les cartes de distribution (Figure 64). Ces cartes de distribution de l'activité de pêche sont en général croisées avec des cartes de variables environnementales (température de la mer ou de chlorophylle-a) construites elles aussi à partir de données satellitaires (Figure 65).

La physique quantique et son principe d'incertitude nous ont démontré à quel point le simple fait d'observer un événement est susceptible de changer le cours de l'événement en lui-même. Même en dehors du monde quantique, Turchin (1998) indique par exemple que, en suivant un organisme de trop près, on peut le contraindre à une direction de mouvement qu'il n'aurait peut être pas adoptée sans la présence de l'observateur. Dans le cas du VMS, ce type d'influence est très limité puisque (i) l'observateur n'est pas en contact direct avec le phénomène observé et (ii) la seule contrainte pour le pêcheur faisant l'objet d'un suivi est l'obligation de respecter l'interdiction de pêche dans les 5 milles ; son comportement en dehors de cette zone n'a pas de raison particulière d'être influencé par le fait de l'observation.

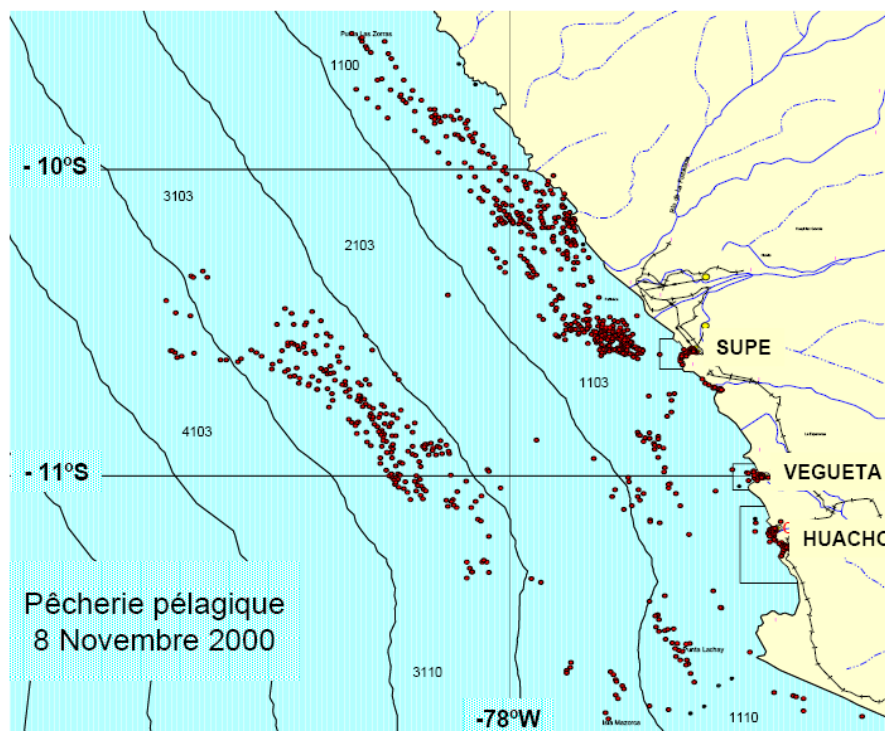


Figure 64. Carte de distribution des derniers points de pêche par voyage estimés à partir des données de VMS pour une journée. Source : IMARPE.

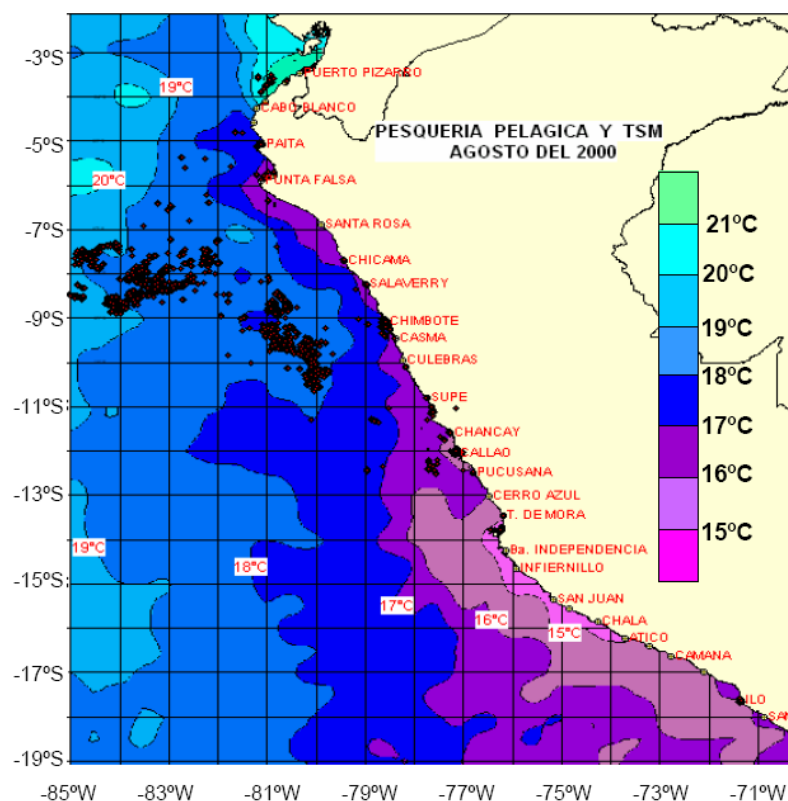


Figure 65. Exemple de croisement de données de positionnement des navires et de température de surface de la mer, à partir de données satellite. Source : IMARPE

1.2. Données générées par le VMS

Les variables renseignées dans les fichiers de données traités et archivés par l'IMARPE sont : la référence et le nom de l'embarcation, la date, l'heure à la seconde près, les latitudes et longitudes au millième de degré, la vitesse (en nœuds) et le cap (en degrés) re-calculés à partir des positions. Par ailleurs, chaque position est caractérisée par une classe décrivant le processus de localisation et la précision associée :

- la classe G indique que la localisation correspond à une position GPS (estimée par triangulation) obtenue à l'aide d'un récepteur GPS fixé sur la balise ; la précision est de 100 mètres.
- les classes 0, 1, 2, 3, A et B indiquent que la position a été obtenue par le système Argos et que les précisions associées sont variables (150 m pour la classe 3, 350 m pour la classe 2, 1000 m pour la classe 1, plus de 1000 m pour la classe 0, non estimable pour les classes A et B) ;
- la classe Z indique que le processus de localisation a échoué.

Pour ce travail, nous avons utilisé, comme données brutes, l'intégralité de l'information de positionnement disponible entre novembre 1999 (date à laquelle le système devient vraiment opérationnel pour la flottille de senneurs industriels) et Mars 2003. Cette base de données rend donc compte d'une position par heure pour 809 navires pendant 41 mois, ce qui représente 14 106 533 positions.

1.3. Nécessité d'algorithmes de prétraitement

La donnée de positionnement fournie par le VMS contient l'intégralité des positions horaires des navires. Par conséquent, une grande quantité de positions correspondent à celles de navires au

port ou en déplacement entre deux ports par exemple. Il est donc nécessaire de procéder à un important pré-traitement des données avant de pouvoir travailler avec les positions correspondant aux voyages de pêche.

Dans ce but et vu la quantité de données à traiter, nous avons développé un algorithme de reconnaissance automatique des positions correspondant à des voyages de pêche. En premier lieu, cet algorithme détermine si les positions sont 'en mer' (position à plus de 2 milles nautiques de tout point de débarquement) ou 'au port' (position contenue dans un rayon de 2 milles nautiques de l'un des points de débarquement) en comparant chaque position VMS avec la position de chaque point de débarquement possible (Figure 66). Le seuil de 2 milles nautiques a été établi à la suite d'une série d'essais, comme étant le meilleur compromis entre la nécessité d'éliminer les positions 'au port' et de conserver le plus de mesures possibles sur une trajectoire de pêche. Ce premier critère a permis d'identifier 210 530 voyages. Etant donné la grande quantité de données disponibles, nous avons par ailleurs choisi de ne travailler qu'avec les voyages pour lesquels la précision de positionnement était maximale (classe G) pour chaque mesure de position et pour lesquels la durée entre deux enregistrements était strictement inférieure à 2 heures. Nous avons ainsi obtenu une sélection de 113 153 voyages. Enfin, dans le but d'écarter des voyages qui ne seraient pas de pêche, nous avons contraint la durée du voyage totale à être comprise entre 2 et 120 heures, la vitesse minimale observée à être inférieure ou égale à 3 nœuds (vitesse maximale probable lors d'un coup de senne) et la vitesse maximale inférieure ou égale à 15 nœuds. La base de données issue de ce pré-traitement représente 88 421 voyages de pêche opérés par 691 navires.

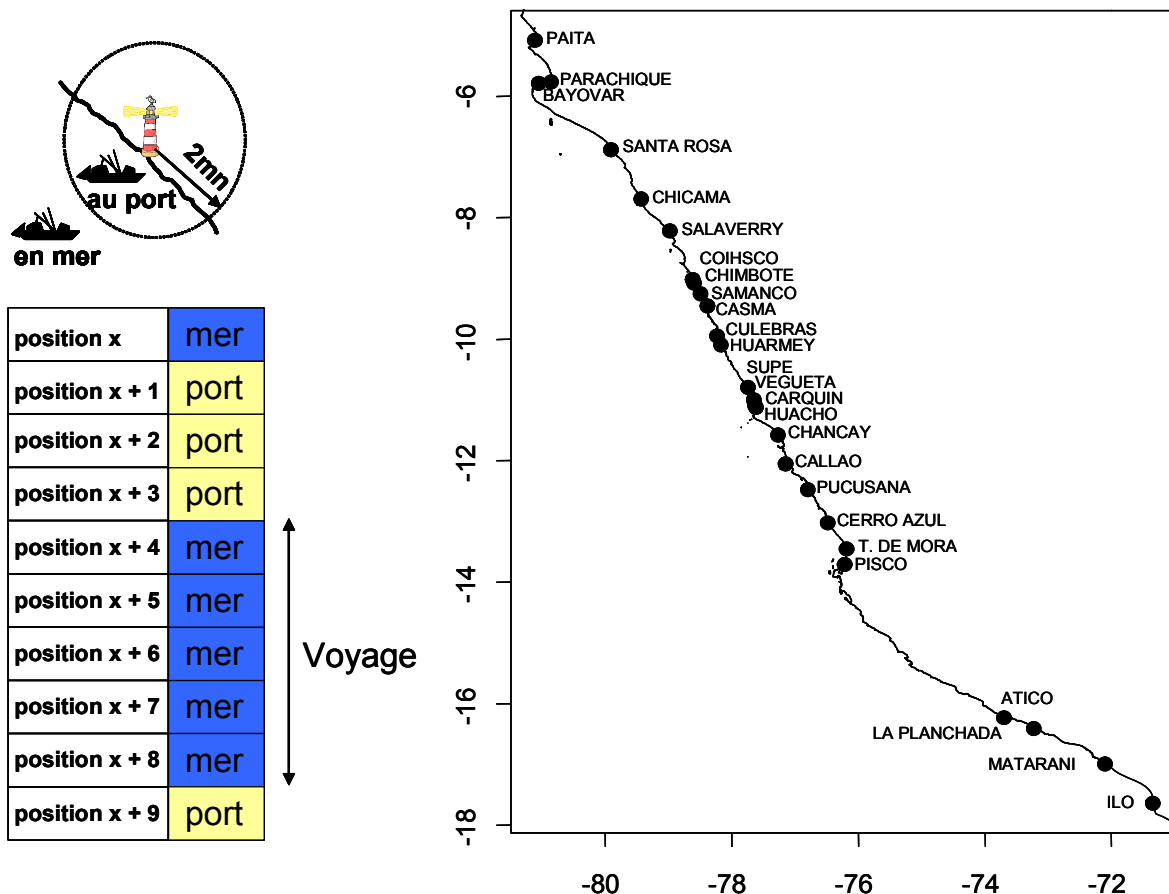


Figure 66. Reconnaissance des voyages dans les données de VMS. Positions et noms des points de débarquements possibles (à gauche). Lorsque les positions des navires se trouvent dans un rayon supérieur à 2 mn de l'un de ces ports, la position est marquée 'en mer'. Un voyage est ensuite identifié comme une succession de positions 'en mer'.

2. Analyse et modélisation du mouvement

Nous avons vu au chapitre I que l'étude de trajectoires peut être conduite selon une approche phénoménologique : extraction de statistiques simples (temps de voyages, distance parcourue, etc.), détermination d'indicateurs d'utilisation de l'espace ('home range' ; par exemple Worton 1987, 1989, 1995 ou Fortin *et al.*, 2005), mesure de sinuosité de la trajectoire pour étudier les mécanismes d'orientation (Benhamou, 2004) ou la façon dont l'organisme perçoit son environnement (par exemple With, 1994 ou Nams, 1996, 2005). Si ces approches phénoménologiques sont très informatives, elles manquent malheureusement en général de bases mécanistes (Turchin, 1998).

De fait, l'approche la plus souvent adoptée dans les analyses trajectométriques rencontrées dans la littérature consiste à rechercher un modèle qui permette d'établir des hypothèses mécanistes à partir des statistiques des mouvements observés. Il se trouve que les mouvements des animaux ne peuvent être décrits par des relations cinématiques simples comme celles utilisées en physique classique (Bovet et Benhamou, 1988). Différents paramètres inaccessibles à l'observation comme l'état interne physiologique ou l'état cognitif (Grünbaum, 1998, tente une modélisation théorique du mouvement prenant en compte ces composantes), font que les trajectoires présentent du point de vue de l'observateur une composante perçue comme « aléatoire » qui rend difficile leur description par des fonctions mathématiques continues et déterministes (Bovet et Benhamou, 1988). Russel *et al.* (2003) interprètent la composante stochastique du mouvement comme la possibilité que les organismes ne choisissent pas forcément les trajectoires à moindre 'coût', voire occasionnellement choisissent par erreur ou à propos une trajectoire plus 'risquée', en fonction de leur niveau d'information et de leur état de motivation. Les modèles de marche aléatoire, dont l'aspect probabiliste permet de prendre en compte la méconnaissance de ces états internes ou cette apparente sub-optimalité, se sont ainsi révélés constituer des outils tout à fait appropriés pour l'étude des trajectoires.

C'est cette dernière démarche que nous avons adoptée pour étudier les trajectoires des navires au cours des voyages de pêche. Les paragraphes suivants présentent les différentes étapes que nous avons suivies pour choisir un modèle de marche aléatoire. Dans un premier temps, il est nécessaire de s'affranchir du biais introduit par la discrétisation arbitraire de la trajectoire en pas de temps réguliers et due au protocole de mesure. La seconde étape s'attache à examiner si la trajectoire peut de fait être modélisée comme un processus probabiliste, c'est-à-dire une succession d'événements indépendants (les mouvements) dont les variables caractérisantes prennent leur valeur dans une distribution de probabilité. La dernière étape consiste à choisir le type de modèle de marche aléatoire dont les propriétés sont les plus en accord avec les statistiques des trajectoires observées.

2.1. Discrétisation d'une trajectoire et ré-échantillonnage des données

La méthode usuelle pour suivre expérimentalement une trajectoire consiste à enregistrer les coordonnées spatiales des organismes à des intervalles de temps réguliers (1 heure par exemple dans le cas de nos données de VMS) et à connecter les positions successives par des segments de droite. De tels déplacements durant un intervalle de temps régulier sont appelés "pas" (Turchin, 1998). Le problème est que ces pas, établis par une discrétisation artificielle de la trajectoire, ne correspondent pas à de véritables événements comportementaux, que nous appellerons 'mouvements' par référence à la terminologie utilisée par Turchin (1998). Deux risques apparaissent alors (Turchin, 1998) : soit l'intervalle de temps est trop long, auquel cas plusieurs mouvements seront mélangés dans un même pas (sous-échantillonnage); soit l'intervalle de temps est trop court, auquel cas certains mouvements seront artificiellement séparés en plusieurs pas (sur-échantillonnage). Le problème du sous-échantillonnage est "irrécupérable". Dans le cas de sur-échantillonnage, on ajoute artificiellement de l'autocorrélation à l'échantillon. Ce problème peut être résolu par ré-échantillonnage à une résolution inférieure.

Les trajectoires de voyages de pêche auxquelles nous nous intéressons sont échantillonnées sur la base d'une mesure de position par heure. L'examen visuel de nombreuses trajectoires nous a permis de constater que dans toute trajectoire, certaines parties au moins étaient sur-échantillonnées (pas successifs dans la même direction). Par ailleurs, étant donné que la réalisation d'un coup de senne dure de l'ordre de 1 à 2 heures, il paraît évident que la trajectoire lors de ces événements doit être sous-échantillonnée. Comme nous l'avons déjà mentionné, il n'existe malheureusement pas de solution pour 'récupérer' l'information des zones sous-échantillonnées. Par contre, pour nous affranchir du problème lié aux zones sur-échantillonnées et reconstituer des mouvements unitaires correspondants au moins à un événement comportemental unitaire, nous avons ré-échantillonné les trajectoires des 88 421 voyages de pêche de notre base de données. Turchin (1998) indique que l'approche la plus simple consiste à utiliser la puissance de traitement de l'esprit humain, c'est-à-dire à agréger 'à l'œil' les pas de temps discrets en mouvements. Vu la taille de notre échantillon, cette solution devient impossible, et nous avons dû opter pour une procédure automatisée. Le critère que nous avons choisi pour définir le début et la fin d'un mouvement unitaire est un changement de direction 'significatif' entre deux pas (Turchin, 1998). En procédant à une série d'expériences de ré-échantillonnage sur quelques trajectoires avec des valeurs de changement de direction variables, nous avons établi 'à l'œil' qu'un angle de 10° constituait un seuil pertinent. Cette procédure de ré-échantillonnage nous a amené à l'obtention de 1 600 705 mouvements unitaires pour les 88 421 voyages de notre base de données.

2.2. Approche probabiliste de la modélisation de la trajectoire et test d'autocorrélation des variables caractérisantes

L'une des hypothèses fondatrices de l'analyse trajectométrique classique est que le mouvement peut être représenté par un processus probabiliste ou 'marche aléatoire' (Turchin, 1991). Cette hypothèse ne nécessite pas obligatoirement que les animaux se déplacent vraiment de façon aléatoire: chaque animal peut être un parfait automate, réagissant strictement aux stimuli environnementaux, en accord avec une quelconque règle comportementale. Cependant, la convention est que l'usage d'un cadre d'analyse probabiliste est utile à partir du moment où l'on ne connaît pas explicitement ces règles de comportement. En quelque sorte, on remplace notre incapacité à décrire exactement la trajectoire à une échelle microscopique par une hypothèse probabiliste.

Nous avons vu que, pour définir de façon complète la trajectoire d'un organisme dans un plan en 2 dimensions, deux coordonnées spatiales et une coordonnée temporelle sont nécessaires en chaque point. A partir de ces coordonnées, il est ensuite possible de calculer cinq grandeurs secondaires pour caractériser chaque mouvement unitaire: la longueur, la durée, la vitesse, la direction absolue et le changement de direction avec le mouvement précédent. Si l'on accepte le point de vue probabiliste, on peut voir la trajectoire comme une suite d'événements comportementaux unitaires (les mouvements) indépendants, chaque mouvement étant défini par un tirage aléatoire dans trois distributions de probabilité indépendantes: deux spatiales (longueur, direction ou changement de direction) et l'une temporelle (durée ou vitesse) (Turchin, 1998). Afin de travailler avec des variables indépendantes entre elles, nous avons choisi de caractériser les trajectoires des navires de pêche par les distributions de longueur, de durée et de cap des mouvements.

La seule contrainte liée à l'application d'un modèle de marche aléatoire est la nécessité que les variables caractérisantes respectent l'hypothèse de l'indépendance entre les mouvements successifs. Il est donc nécessaire de tester statistiquement la présence d'autocorrélation de premier ordre dans les distributions expérimentales des variables caractérisantes avant de pouvoir accepter l'hypothèse probabiliste. Dans ce but, nous avons analysé les 66 459 voyages comprenant au moins 8 mouvements (pour que les coefficients d'autocorrélation puissent être calculés sur au moins 4 points). Pour les variables linéaires (longueur et durée des mouvements), nous avons utilisé le test de corrélation de Kendall basé sur le rang puisque ces variables n'avaient pas une distribution normale (test de Kolmogorov-Smirnov au niveau de significativité de 0.05). Pour la

variable circulaire, le cap, nous avons utilisé le coefficient de corrélation circulaire proposé par Jupp et Mardia (1980), dont la définition est donnée ci-après.

Soient a_i et b_i deux vecteurs circulaires ; le coefficient de corrélation de Jupp-Mardia est alors donné par :

$$r^2 = \frac{\begin{bmatrix} r_{cc}^2 + r_{cs}^2 + r_{sc}^2 + r_{ss}^2 + \\ 2(r_{cc}.r_{ss} + r_{cs}.r_{sc})r_1.r_2 - \\ 2(r_{cc}.r_{cs} + r_{sc}.r_{ss})r_2 - \\ 2(r_{cc}.r_{sc} + r_{cs}.r_{ss})r_1 \end{bmatrix}}{[(1-r_1^2).(1-r_2^2)]} \quad \text{avec} \quad \begin{aligned} r_{cc} &= \text{cor}(\cos(a_i), \cos(b_i)) \\ r_{cs} &= \text{cor}(\cos(a_i), \sin(b_i)) \\ r_{sc} &= \text{cor}(\sin(a_i), \cos(b_i)) \\ r_{ss} &= \text{cor}(\sin(a_i), \sin(b_i)) \\ r_1 &= \text{cor}(\cos(a_i), \sin(a_i)) \\ r_2 &= \text{cor}(\cos(b_i), \sin(b_i)) \end{aligned}$$

Le test d'hypothèse correspondant à ce coefficient n'est pas immédiat. Cependant, sous l'hypothèse nulle d'indépendance entre a_i et b_i (c'est-à-dire que le coefficient de corrélation est nul), il a été montré (Jupp et Mardia, 1980) que $n.r^2$ suit asymptotiquement une distribution de χ^2 à 4 degrés de liberté ($\cos(a_i)$, $\sin(a_i)$, $\cos(b_i)$, $\sin(b_i)$). Par conséquent, dès que $n.r^2$ est supérieur à 9.49 (valeur extraite de la table de χ^2_4), la probabilité du test d'indépendance est inférieure à 0.05 et donc on peut conclure à la corrélation de a_i et b_i avec un risque d'erreur de 5%.

De fait, le test de Kendall a montré que pour 80.4% et 96.5% des 66 459 voyages de pêche que nous avons analysés, le coefficient d'autocorrélation n'est pas significativement (avec un risque d'erreur de première espèce de 5%) différent de zéro pour les longueurs et durées des mouvements respectivement. Le test d'autocorrélation circulaire a montré que pour 94.4% des mêmes voyages le coefficient d'autocorrélation n'est pas significativement différent de zéro pour les caps (avec un risque d'erreur de première espèce de 5%). Les résultats de ces tests nous ont donc permis d'adopter le cadre de la théorie des marches aléatoires pour analyser les trajectoires des navires de pêche.

2.3. Choix du modèle de marche aléatoire

Matheron (1978) nous indique que, une fois admise la décision épistémologique de recourir à des techniques probabilistes, le problème capital reste le choix d'un modèle générique. Ce choix découle d'une hypothèse physique objectivement contrôlable. Il peut en conséquence être confirmé ou infirmé par des données expérimentales. Cette étape est capitale car c'est là que l'on introduit des hypothèses qui véhiculent une information non contenue dans les données numériques brutes. Le choix du modèle constitue une hypothèse anticipatrice, et implique toujours un risque d'erreur radicale, et c'est pourquoi il doit impérativement tenir compte, non seulement des données numériques, mais également de toutes les autres sources d'information dont on peut disposer (connaissances générales sur ce type d'écosystème, expérience des praticiens, etc.).

En analyse de trajectoire, le choix du modèle de marche aléatoire repose généralement sur les résultats d'une série de tests estimant si les données expérimentales présentent des caractéristiques compatibles avec celles des modèles (Turchin, 1998). Il n'y a pas de démonstration absolue, pas de protocole standard d'analyse, mais plutôt un faisceau d'évidences qui guident le choix du modèle. Nous avons évoqué au chapitre I les types de modèles utilisés classiquement. Dans cette partie, nous nous attacherons dans un premier temps à décrire de façon théorique la succession de tests que l'on peut conduire sur les données expérimentales et les diagnostics (en termes de type de modèle de marche aléatoire) auxquels leurs résultats peuvent conduire. Nous appliquerons ensuite cette démarche à nos données de trajectoires de navires.

2.3.1. Tests analytiques pour choisir un modèle de marche aléatoire

2.3.1.1. Analyse de la distribution de probabilité des longueurs des mouvements

La distribution de probabilité des longueurs de mouvements influence fortement le degré de sinuosité des trajectoires, et par là même l'allure générale des trajectoires. Les mouvements browniens (trajectoires dont l'évolution asymptotique conduit à couvrir totalement l'espace 2D) et balistiques (ligne droite) représentent les extrêmes en termes de sinuosité (Figure 67). Le mouvement balistique ne fait pas partie des modèles de marche aléatoire en soi puisque le mouvement est alors totalement déterministe entre deux points. Nous l'évoquerons cependant en tant que limite vers laquelle une marche aléatoire peut tendre. Les marches aléatoires de Lévy, dont l'application commence à être expérimentée en écologie comportementale, permettent de représenter des trajectoires de sinuosité intermédiaire (Figure 67b). Ces marches aléatoires de Lévy sont entre autre caractérisées par la présence de mouvements particulièrement longs et rares;

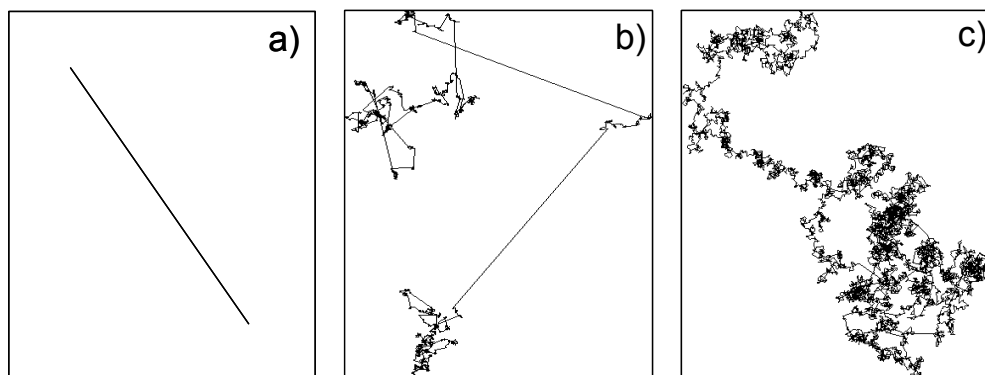


Figure 67. Exemples de trajectoires obtenues par mouvement balistique (a), marche aléatoire de Lévy (b) et marche aléatoire brownienne (c). La sinuosité est croissante de gauche à droite.

Pour étudier cette composante de façon quantitative, on peut s'intéresser aux queues de distributions de longueur de mouvements. Celles-ci peuvent être décrites de façon analytique par une loi puissance généralisée (Weeks *et al.*, 1996 ; Viswanathan *et al.*, 1996):

$$P(l_j) \sim l_j^{-\mu}$$

avec l_j , l'évènement statistique correspondant à un mouvement de longueur j et $P(l_j)$ la probabilité que cet évènement se produise.

Le coefficient μ est caractéristique du type de marche aléatoire : $\mu \geq 3$ correspond à des marches aléatoires de type brownien ; lorsque μ tend vers 1, on se rapproche d'un mouvement balistique, et les valeurs $1 < \mu < 3$ caractérisent la famille des marches aléatoires de Lévy (Berkolaiko *et al.*, 1996).

2.3.1.2. Analyse de la distribution de probabilité des directions des mouvements

Les directions des mouvements unitaires des trajectoires des organismes vivants sont susceptibles de ne pas être totalement aléatoires pour diverses raisons. Tout d'abord, de nombreux animaux présentent une nette tendance à se déplacer vers l'avant (phénomène dû à la polarisation céphalo-caudale, Bovet et Benhamou, 1988). Dans ce cas, la direction d'un mouvement unitaire est liée à celle du mouvement précédent et un modèle de marche aléatoire corrélée est le plus approprié. Le test à réaliser sur les données de trajectoires expérimentales pour étudier cette caractéristique dépend de la variable caractérisante avec laquelle on a choisi de travailler. Si l'on travaille avec la direction absolue des mouvements comme variable caractérisante de la trajectoire, il convient de tester directement s'il y a autocorrélation pour cette variable (coefficient de corrélation circulaire de Jupp et Mardia, 1980). Si l'on travaille avec la direction relative (changement de cap entre deux mouvements) comme variable caractérisante de la trajectoire, il convient d'examiner sa distribution. Une marche aléatoire corrélée sera caractérisée par une distribution non uniforme des directions relatives, avec un mode centré sur 0 (Turchin, 1998).

Par ailleurs, la distribution des directions des mouvements peut être influencée par un élément extérieur à l'organisme en mouvement : existence d'un point d'attache (nid, terrier, colonie ou port pour les pêcheurs), mémoire, stimuli extérieur, etc., rendant une direction plus attractive qu'une autre. Dans ce genre de situation, un modèle de marche aléatoire biaisée peut alors être utilisé. Pour évaluer cela dans les données expérimentales, on recherche s'il existe une (ou plusieurs) directions préférentielles et donc on examine la distribution de probabilité des directions absolues et on effectue un test d'uniformité.

2.3.1.3. Estimation du type de diffusion

Les différents types de marche aléatoires sont associés à des taux de diffusion spécifiques, ce qui conditionne directement la surface qui aura été explorée au bout d'un certain nombre de mouvements. Deux approches sont possibles pour étudier la diffusion associée aux trajectoires.

♦ La première approche consiste à comparer la diffusion observée dans les données expérimentales de trajectoire avec celle d'un mouvement de type brownien. On estime dans ce cas la variance de la longueur des mouvements en fonction du nombre de mouvements :

$$\sigma^2(n) = \langle l^2(n) \rangle - \langle l(n) \rangle^2$$

avec n le nombre de mouvements dans un voyage, et $\langle l(n) \rangle$ la longueur moyenne du mouvement pour un voyage composé de n mouvements. Einstein (*in Weeks et al.*, 1996) a montré que dans le cas d'un mouvement brownien, cette variance $\sigma^2(n)$ devrait croître de façon linéaire avec le nombre de mouvements n :

$$\sigma^2(n) \approx n^\gamma, \gamma = 1$$

Par conséquent, en estimant les valeurs de γ obtenues sur les données expérimentales, on peut diagnostiquer dans quelle gamme de comportement diffusif les trajectoires analysées se trouvent. La Figure 68 donne les gammes de correspondance entre les valeurs de μ caractérisant les distributions de longueurs de mouvement et les valeurs de γ .

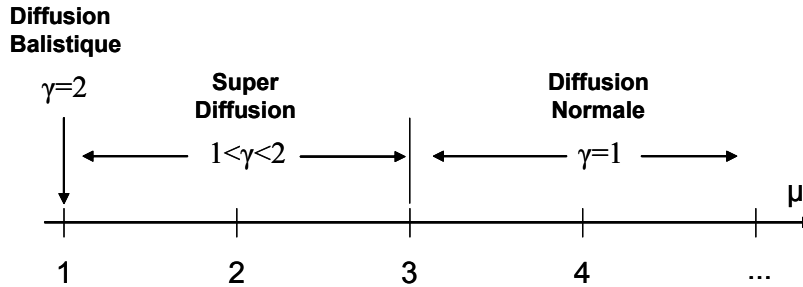


Figure 68. Gamme de diffusion et valeurs correspondantes du coefficient μ . Adapté de www.chaos.ph.utexas.edu.

♦ La seconde approche consiste à comparer la diffusion observée à laquelle on pourrait s'attendre dans le cas d'une marche aléatoire corrélée ou d'une marche aléatoire biaisée. Il s'agit dans ce cas d'estimer l'espérance du déplacement net au carré en fonction du nombre de mouvements, le déplacement net correspondant à la distance en ligne droite entre le point d'origine de la trajectoire et le $x^{\text{ième}}$ point considéré. Turchin (1998) nous indique ainsi que dans le cas d'une marche aléatoire corrélée théorique, l'espérance du déplacement net au carré est de la forme :

$$E(\bar{R}_n^2) = nm_2 + 2m_1^2 \left[\frac{(\psi - \psi^2 - \omega^2)n - \psi}{(1 - \psi)^2 + \omega^2} + \frac{2\omega^2 + (\psi + \omega^2)^{\frac{n+1}{2}}}{[(1 - \psi)^2 + \omega^2]^2} \beta \right] \quad \text{avec}$$

$$m_1 = \frac{1}{k} \sum_{i=1}^k l_i, \quad m_2 = \frac{1}{k} \sum_{i=1}^k l_i^2, \quad \psi = \frac{1}{k} \sum_{i=1}^k \cos(\theta_i), \quad \omega = \frac{1}{k} \sum_{i=1}^k \sin(\theta_i),$$

$$\alpha = a \tan(\omega / \psi),$$

$$\beta = [(1 - \psi)^2 - \omega^2] \cos[(n+1)\alpha] - 2\omega(1 - \psi) \sin[(n+1)\alpha],$$

θ_i l'angle de changement de direction et n le nombre de mouvements.

Dans le cas d'une marche aléatoire biaisée théorique, l'espérance du déplacement net au carré est donnée par (Turchin, 1998) :

$$E(\bar{R}_n^2) = nm_2 + n(n-1)m_1^2 \phi^2$$

$$\phi = \frac{1}{k} \sum_{i=1}^k \cos(\lambda_i) \quad , \text{ avec } \lambda_i, \text{ l'angle de direction absolue du mouvement.}$$

2.3.1.4. Synthèse

Le Tableau 13 propose une synthèse des différents tests évoqués précédemment et des choix de modèle de marche aléatoire auxquels leurs résultats peuvent conduire. Notons que, bien entendu, certains de ces modèles théoriques sont susceptibles d'être combinés pour obtenir une description plus complète des trajectoires observées. Par exemple, le caractère 'corrélé' et le caractère 'biaisé' peuvent être utilisés ensemble dans le même modèle de marche aléatoire (Turchin, 1998).

Tableau 13. Caractéristiques analytiques propres aux différents types de modèles de marche aléatoire.

	Marche aléatoire brownienne	Marche aléatoire corrélée	Marche aléatoire biaisée	Marche aléatoire de Lévy	Mouvement balistique
Directions absolues	- Non autocorrélées - Distribution uniforme (toutes les directions sont équiprobables)	Autocorrélées	- Non autocorrélées - Distribution non uniforme (il existe une ou des directions privilégiées)	- Non autocorrélées - Distribution uniforme (toutes les directions sont équiprobables)	Une direction unique
Directions relatives (ou angle de changement de direction)	Distribution uniforme (tous les changements de direction sont équiprobables)	Distribution normale centrée sur 0	Diverses possibilités	Diverses possibilités	Pas de changement
Queue de la distribution des longueurs de mouvements	Normale $\mu \geq 3$	Normale $\mu \geq 3$	Normale $\mu \geq 3$	Puissance négative $1 < \mu < 3$	1 longueur unique $\mu \geq 1$
Diffusion	$\sigma^2(n) \sim n^\gamma, \gamma=1$ - Equation de diffusion de Fokker-Planck si mouvements de longueur constante ou équation de diffusion de Fick si mouvements de longueur variable.	$E(R_n^2)$ de la marche aléatoire corrélée - Equation de diffusion de Patlak (Turchin 1991, 1998)	$E(R_n^2)$ de la marche aléatoire biaisée	$\sigma^2(n) \sim n^\gamma, 1 < \gamma < 2$ Comportement super-diffusif - Expression analytique non triviale puisque le moment d'ordre 2 diverge	$\sigma^2(n) \sim n^\gamma, \gamma=2$ Comportement balistique

2.3.2. Application pratique des tests à nos données

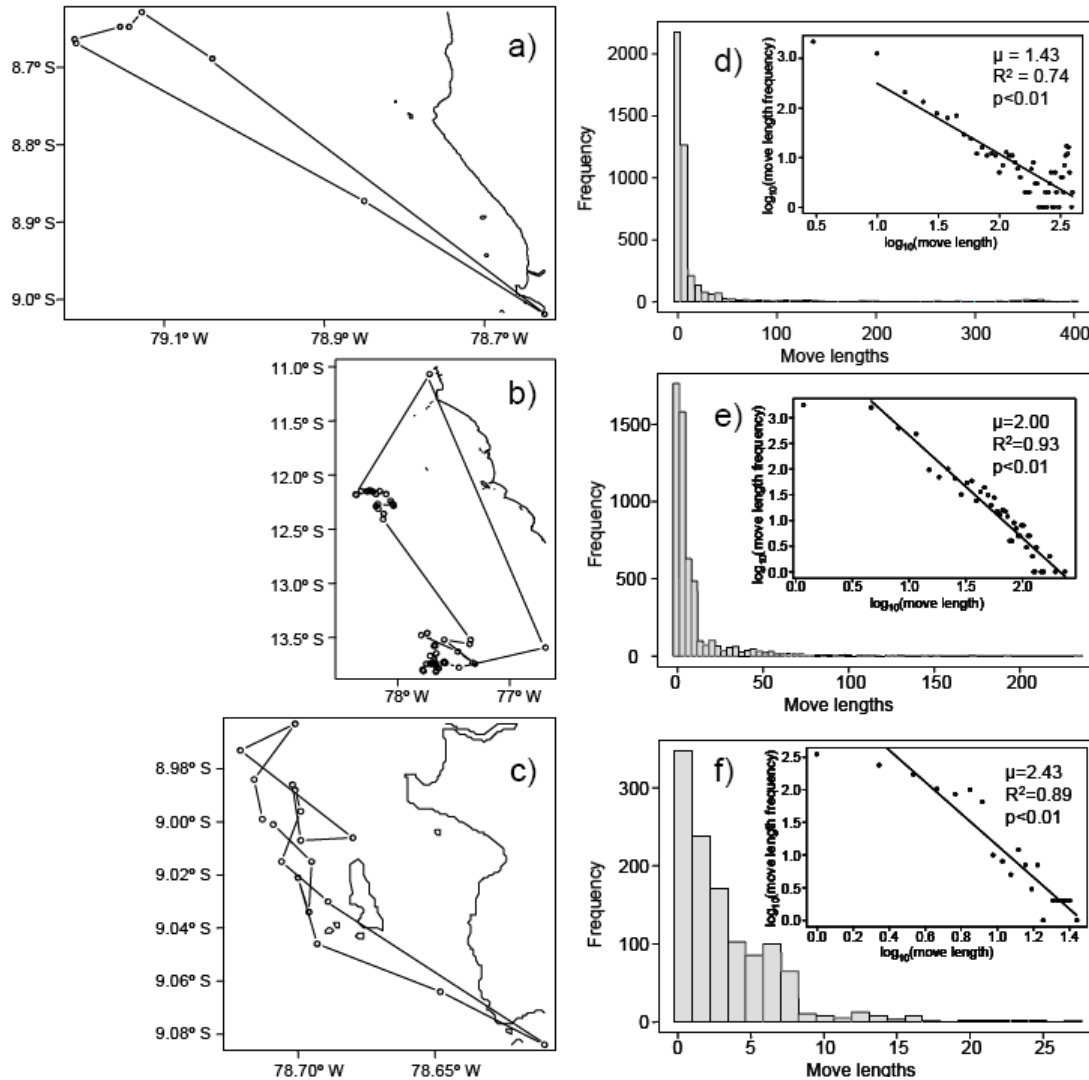


Figure 69. Caractérisation des trajectoires de pêche des navires. A gauche (a, b, c) sont donnés trois exemples de trajectoires suivies au cours de voyages de pêche. A droite (d, e, f) sont données les distributions des longueurs de mouvements des 3 navires correspondants. Les figures encapsulées représentent les mêmes histogrammes en coordonnées logarithmiques avec la régression linéaire dont la pente donne l'estimation du paramètre μ .

♦ Nous avons déjà vu au paragraphe 2.2. de ce même chapitre que pour la grande majorité des voyages de pêche (94.4% des 66 459 voyages analysés), il n'existe pas de corrélation significative entre les caps des mouvements successifs. Le modèle de marche aléatoire corrélée a donc été écarté.

♦ Pour étudier la diffusion, nous avons tout d'abord estimé, pour chaque navire, la variance de la longueur des mouvements par voyage, en fonction du nombre de mouvements du voyage. Nous avons ensuite procédé à une régression linéaire par les moindres carrés entre notre estimation expérimentale de $\sigma^2(n)$ et le nombre de mouvements n en coordonnées logarithmiques. Nous avons pu estimer le coefficient γ pour 683 navires (nombre de navires pour lesquels nous disposons d'au moins 3 voyages et permettant donc la régression). Il en résulte qu'une majorité de navires (434, soit 63.5%) présentent un coefficient de diffusion γ significativement supérieur à 1 (F-

test, $p < 0.05$). Par conséquent, la majorité des navires fait preuve d'un comportement super-diffusif en comparaison avec celui que l'on observerait dans le cas d'une marche aléatoire brownienne.

♦ Pour étudier la queue de distribution des longueurs de mouvements, nous avons établi pour chaque navire les histogrammes expérimentaux des fréquences de longueurs de mouvements unitaires, tout voyage confondu. Pour déterminer le nombre d'intervalles de ces histogrammes, nous avons utilisé la règle de Scott (encadré 'Du choix de la taille des intervalles pour construire un histogramme'). Ensuite, nous avons ajusté un modèle linéaire par moindres carrés à la queue de distribution de ces histogrammes (de fait, nous n'avons exclu que la première classe de l'histogramme) transformés en coordonnées logarithmiques. La pente de cette régression linéaire donne une estimation du paramètre μ (Figure 69). L'ajustement linéaire pratiqué sur les histogrammes en coordonnées logarithmiques des fréquences de longueurs de mouvements est significatif (F-test, $p < 0.05$) pour 660 navires et les valeurs estimées de μ correspondantes sont toutes comprises entre 1 et 3, la moyenne (et la valeur modale) pour la flottille étant de 2.00 (Figure 70).

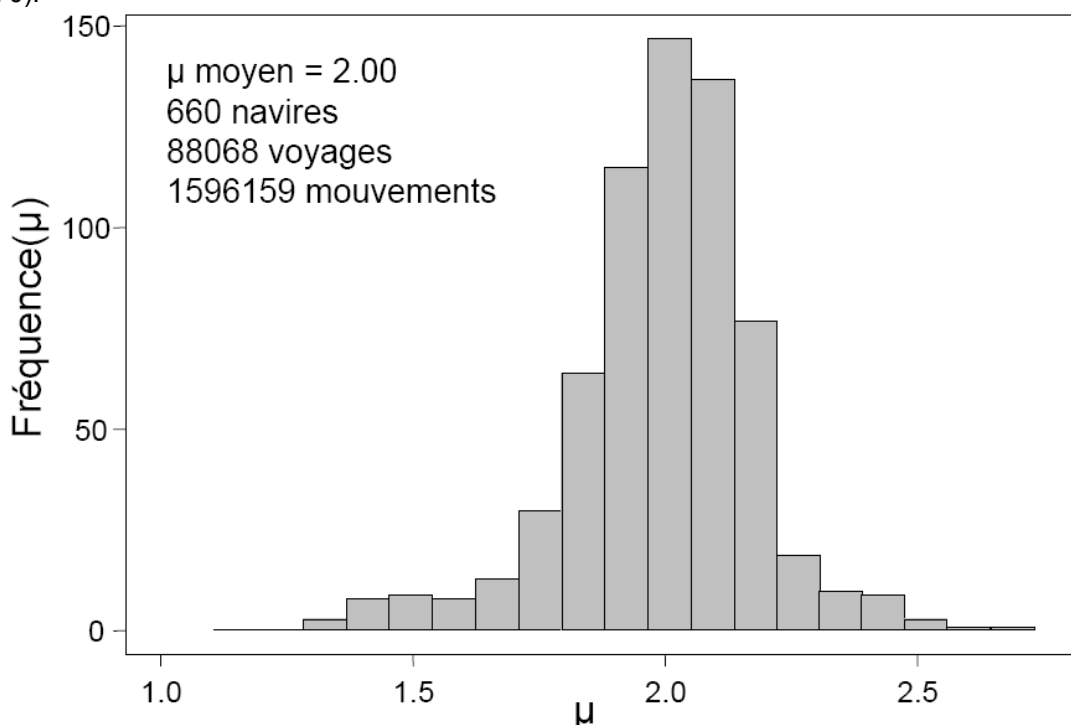


Figure 70. Distribution de la valeur du paramètre μ dans l'ensemble de la flottille.

♦ Enfin, pour détecter la présence éventuelle d'un biais directionnel, nous avons examiné les distributions de probabilité des caps par navires. Par un test de Kolmogorov-Smirnoff, nous avons estimé que 91.5% des navires (625 sur 691) présentent des distributions de caps non uniformes. De fait, ces distributions sont souvent bimodales (Figure 71), ce qui est le reflet des mouvements de départ et de retour au port. Nous n'avons pas comparé la diffusion observée à l'espérance du déplacement net moyen d'une marche aléatoire biaisée puisque la formule donnée par Turchin (1998) retranscrite plus haut n'est valide que dans le cadre d'une distribution de longueur de mouvements de type normale. On peut s'attendre à ce que ce biais ait pour effet d'atténuer la diffusion (et donc la surface possiblement 'explorable') à l'échelle du voyage de pêche. C'est un élément d'explication au fait que même si 100% des navires analysés ont des mouvements bien décrits par des marches aléatoires de Lévy, 'seuls' 63.5% d'entre eux présentent statistiquement un comportement super-diffusif.

La conjonction d'un comportement super-diffusif et de valeurs de μ comprises entre 1 et 3 suggère que la marche aléatoire de Lévy est le type de modèle le plus approprié pour décrire les

mouvements des navires de pêche. Il faut ajouter un biais directionnel à ce modèle théorique pour rendre compte de l'influence de la localisation du port d'attache.

La Figure 72 synthétise les différents tests que nous avons effectués, les tailles des échantillons sur lesquels nous avons pu les réaliser et les conclusions auxquelles ils nous ont amenés.

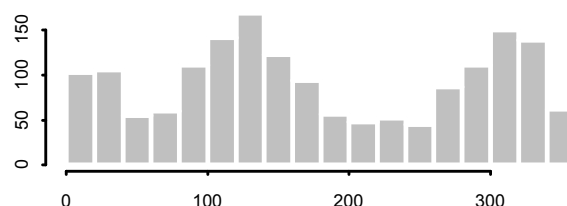


Figure 71. Exemple de distribution bimodale des caps pour un navire.

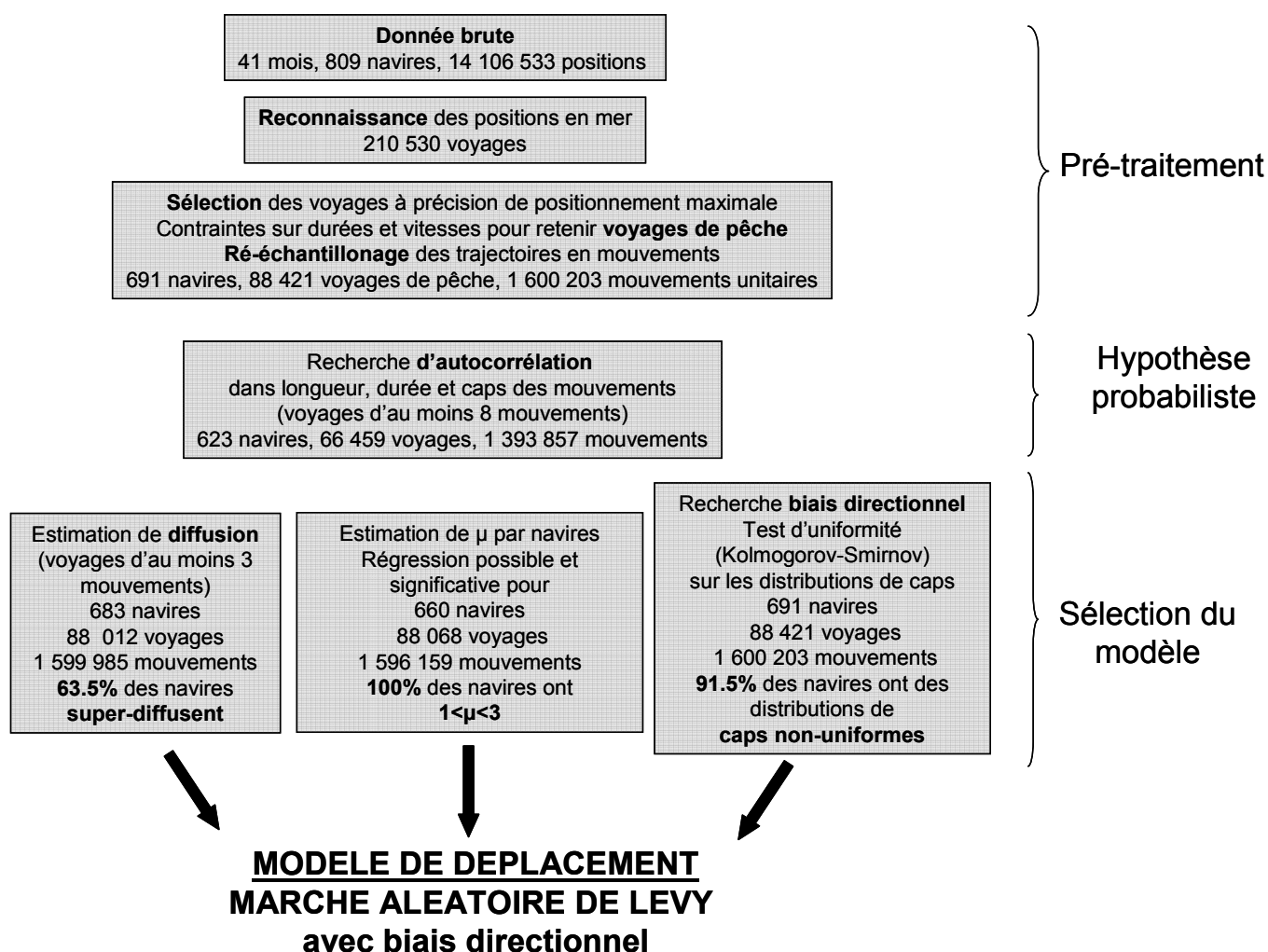


Figure 72. Synthèse des étapes et tests analytiques entrepris pour aboutir au choix du modèle de marche aléatoire de Lévy avec biais directionnel.

Du choix de la taille des intervalles pour construire un histogramme

Le paramètre sans doute le plus important d'un histogramme est la définition des classes (largeur de l'intervalle) car il contrôle le compromis entre une représentation trop détaillée (sous-lissage) et trop grossière (sur-lissage) de la véritable distribution étudiée. Malgré l'importance de ce point, la littérature présente étonnamment peu de travaux concernant la détermination de la largeur d'intervalle 'optimale'. Par défaut dans les logiciels et les manuels les plus courants de statistique (et donc dans la majorité des travaux publiés), la largeur d'intervalle est déterminée par la règle de Sturges (1926).

Sturges fonde son raisonnement sur une distribution normale des données, et base la détermination du nombre de classes à choisir sur une approximation de la distribution normale par une distribution binomiale. Il propose :

$$k = 1 + \log_2 n,$$

avec k , nombre d'intervalles et n , la taille totale de l'échantillon.

Si les données ne sont pas normales, des classes additionnelles peuvent être nécessaires. Il est par ailleurs bien connu que la règle de Sturges a tendance à produire des

histogrammes sur-lissés, surtout pour de grands échantillons.

Des règles alternatives pour construire les histogrammes existent. Parmi elles, celle de Scott (1979) propose une formule pour la largeur optimale d'intervalle en considérant un critère de minimisation de l'erreur quadratique, qui assure un compromis entre biais et variance. Il donne pour des données gaussiennes :

$$h = 3.49 \cdot s \cdot n^{-1/3}$$

avec h la largeur de l'intervalle, s écart type de l'échantillon et n la taille totale de l'échantillon.

Bien que l'hypothèse de distribution gaussienne sous-tende aussi cette équation, l'hypothèse n'est pas aussi forte qu'une hypothèse gaussienne paramétrique, c'est-à-dire que l'utilisation de cette équation sur des données non gaussiennes ne résultera pas en des histogrammes qui ont l'air gaussiens. Scott réalise dans ce sens un test d'erreur lorsque l'on utilise cette formule sur des distributions non gaussiennes (log-normale, student, bimodale). Il conclut que certes, son approche fait, comme l'approche de Sturges, une hypothèse de distribution normale des données, mais qu'elle est plus robuste aux écarts à cette hypothèse et de plus n'est pas limitée dans le cas de grands échantillons.

2.4. Implications du modèle de marche aléatoire de Lévy

Comme déjà mentionné plus haut, l'intérêt de décrire des données expérimentales par un modèle de marche aléatoire réside dans la possibilité d'introduire des hypothèses qui véhiculent une information non contenue dans les données numériques brutes. Maintenant que nous avons mis en évidence statistiquement que les marches de Lévy constituent un modèle pertinent pour décrire le mouvement des navires lors des voyages de pêche, l'objet de cette discussion est de synthétiser les particularités et propriétés analytiques et statistiques associées aux marches aléatoires de Lévy et les conséquences qu'elles peuvent avoir en termes de comportement et de 'succès écologique'.

2.4.1. Particularités analytiques des marches aléatoires de Lévy

C'est le mathématicien français Paul Lévy (1886-1971) qui, dans le cadre de son travail sur la théorie des processus stochastiques, invente et formalise les fonctions de distribution de probabilité à lois larges qui sous-tendent les marches aléatoires de Lévy. De façon empirique, une marche aléatoire de Lévy génère des trajectoires qui font intervenir de nombreux 'petits mouvements' intercalés avec des mouvements occasionnels particulièrement longs (Figure 73). Dans la distribution des longueurs de mouvements, cela se traduit par une queue de distribution particulièrement longue et fournie, c'est-à-dire que la vitesse à laquelle décroît (loi puissance négative) la probabilité d'apparition de mouvements longs est plus lente que dans le cas d'une distribution normale (loi gaussienne). On dit aussi que la statistique du processus est dominée par les événements rares (Martin, 2004). En termes analytiques, ces distributions présentent donc une variance infinie, c'est-à-dire qu'au lieu de converger au fur et à mesure que l'on rajoute des mesures, la variance diverge (Shlesinger *et al.*, 1994). Ce type de loi puissance, à l'opposé des distributions gaussiennes par exemple, a la particularité de ne faire ressortir aucune valeur particulière (Shlesinger, 1993). Il n'y a donc pas de taille caractéristique, ce qui est propre de l'invariance d'échelle (Gisiger, 2001).

En termes de diffusion, le théorème limite central indique que lorsque les moments d'ordre 1 et 2 (moyenne et variance) de la variable décrivant la trajectoire sont finis, on doit obtenir une diffusion normale (Weeks, *et al.*, 1996). Lorsque le second moment (voire le premier moment) est divergent comme dans le cas d'une marche de Lévy, le théorème limite central ne peut plus s'appliquer et la diffusion devient 'anormale'. Comme nous l'avons évoqué plus haut, une marche de Lévy conduit à des trajectoires super-diffusives,

Enfin, les marches de Lévy présentent (en relation avec leurs caractéristiques d'invariance d'échelle) une propriété extrêmement importante pour l'interprétation 'écologique' de ce type de mouvement : elles génèrent des points d'arrêt (matérialisés par les points de changement de direction) dont la distribution est fractale (Mandelbrot 1977; Shlesinger *et al.*, 1994). La dimension de cette distribution dépend de la dimension de l'espace où se produit le phénomène étudié. Dans le plan, la dimension fractale des points d'arrêt est liée linéairement au coefficient μ par la relation (Viswanathan *et al.*, 1996; Atkinson *et al.*, 2002) :

$$D = \mu - 1$$

Une diminution de D correspond à une diminution de μ , donc à des mouvements longs plus longs et des mouvements courts plus courts. En termes de points d'arrêt, les groupes apparaissent plus étroitement massés et en conséquence plus séparés des groupes de points d'arrêt voisins. Le nombre de niveaux hiérarchiques dans les groupes de points d'arrêt semble augmenter (Mandelbrot, 1977 ; Figure 74). Par conséquent, le paramètre μ permet de caractériser le niveau d'agrégation (ou 'patchiness') des points d'arrêt ou de changement de direction.

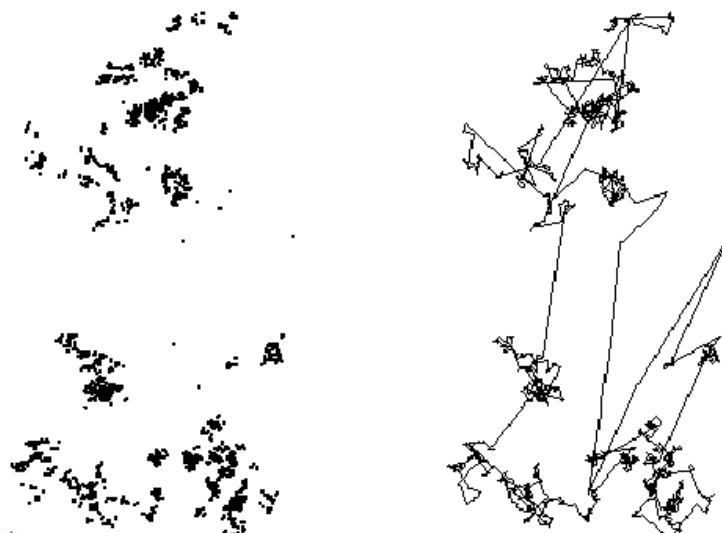


Figure 73. Trajectoire générée par une marche de Lévy (à droite) et distribution correspondante des points de changements de direction. Ce type de distribution ponctuelle a été appelée 'poussière fractale' par Mandelbrot (1977).

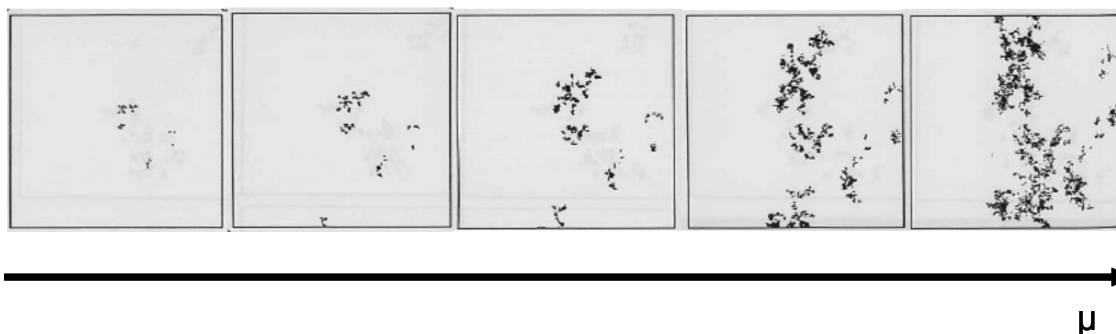


Figure 74. Distribution des points de changement de direction en fonction de la valeur du paramètre μ . Au fur et à mesure que μ croît, les mouvements longs sont plus longs et les mouvements courts plus courts. Comme les images présentées sont ré-échelonnées pour conserver la même taille de fenêtre d'observation, le nombre de points observé augmente avec μ . Plus μ est faible, plus les clusters de points sont distinguables, plus chaque cluster est spatialement concentré, plus le nombre de niveaux hiérarchiques semble augmenter (difficile à observer sur ces figures puisque de nombreux points en s'éloignant sortent du cadre d'observation). Repris de Mandelbrot, 1977.

2.4.2. Les pêcheurs se comportent dans l'espace comme des prédateurs naturels

La physique statistique des phénomènes turbulents est certainement la discipline la plus familière des modèles de marche aléatoire de Lévy. Ce type de modèle est en effet utilisé depuis longtemps pour la description du mouvement de particules dans un champ magnétique, de la marche aléatoire des électrons, de la cinétique des macromolécules ou de la dynamique de fluides (Shlesinger, 1993). L'utilisation de ce modèle en écologie n'est apparue que récemment. Les premiers travaux faisant référence à la marche aléatoire de Lévy en écologie suggèrent sa probable pertinence pour décrire le mouvement de fourmis (Shlesinger, 1986) ou de drosophiles (Cole, 1995). Depuis, quelques travaux, ont proposé son application pratique dans le cadre d'études expérimentales de trajectoires animales. La pertinence des marches de Lévy pour la description du comportement de recherche de nourriture a ainsi été mise en évidence à notre connaissance pour du microzooplancton (Bartumeus *et al.*, 2003), une espèce d'oiseau (l'albatros, Viswanathan *et al.*, 1996) et quatre espèces de mammifères (le renne, Mårell *et al.* 2002 ; le chacal, Atkinson *et al.*, 2002 ; le phoque gris, Austin *et al.*, 2004 ; le singe araignée, Ramos-Fernandez *et al.*, 2004). Les

données et résultats de ces travaux (sauf celui de Bartumeus *et al.* 2003 qui porte sur des trajectoires en 3D et avec des protocoles expérimentaux assez différents vu la taille des organismes étudiés) et du nôtre pour comparaison (Bertrand *et al.*, 2005b, et en révision) sont synthétisés Tableau 14.

Tableau 14. Principales caractéristiques des travaux ayant utilisé le modèle de marche aléatoire de Lévy pour modéliser le mouvement d'animaux.

Auteurs	Espèce	Nombre individus	Nombre Trajec-toires	Durée trajec-toires	Fréquence de mesure	μ
Viswanathan <i>et al.</i> (1996)	Albatros (<i>Diomedea exulans</i>)	5	19	7 à 416 heures	1 par 3 secondes	2 (tous individus confondus)
Mârell <i>et al.</i> (2002)	Renne (<i>Rangifer tarandus tarandus</i> L.)	17	17	30 minutes	1 par 30 secondes	1.8 ou 2 (tous individus confondus, par zone)
Atkinson <i>et al.</i> (2002)	Chacal (<i>Canis adustus</i>)	7	28	8 ou 12 heures	1 par 10 min	2.02+/-0.30 (par individu)
Austin <i>et al.</i> (2004)	Phoque gris (<i>Halichoerus grypus</i>)	52	52	3 à 10 mois	1 par jour	Valeurs rapportées pour 3 individus (1.12, 1.26, 1.30) Calculés par individus ; 30% des individus se déplacent selon marches de Lévy
Ramos-Fernandez <i>et al.</i> (2004)	Singe araignée (<i>Ateles geoffroyi</i>)	21	-	Du lever au coucher du soleil	1 par 5 minutes	2.18 (20 adultes, 841 mesures) 2.11 (14 femelles, 604 mesures) 1.47 (7 mâles 237 mesures) Tous individus confondus
Bertrand <i>et al.</i> (2005b, en révision)	Pêcheur (<i>Homo sapiens sapiens</i>)	660	88 068	2 à 120 heures	1 par heure	$\mu_{min}=1.02$ $\mu_{max}=2.74$ $\mu_{moy}=2.00$ Calculés par individu 100% des individus se déplacent selon marches de Lévy

La confrontation de ces différents travaux, associée à la robustesse conférée à nos résultats par la très grande base de données analysée (Tableau 14), nous montrent que les pêcheurs ont développé une stratégie spatiale strictement comparable à celle de prédateurs naturels se nourrissant sur des champs de proies spatialement hétérogènes. La question est alors: 'doit-on s'en étonner?'. En effet, même si l'idée *a priori* que le pêcheur est un prédateur est assez communément adoptée en halieutique (ex. Hilborn et Walters, 1992 ; Dorn, 1997), traiter *Homo sapiens sapiens* 'juste comme un autre animal' dans le contexte de ses interactions avec les écosystèmes naturels ne constitue pas l'approche la plus commune en science en général (Daly et Wilson, 1999). Certains traits fondamentaux comme la culture, la coopération, la division du travail (Richerson et Boyd, 2001), la technologie ou la capacité de communication sont souvent invoqués pour exclure les humains du cadre général utilisé pour étudier les écosystèmes. Penchons nous donc un instant sur la façon dont ces particularismes sont susceptibles d'influencer le comportement de pêche.

La culture, tout d'abord, peut se définir comme la capacité à transmettre de la connaissance entre les générations (Boyd et Richerson, 1995; Henrich et McElreath, 2003). Elle est par conséquent

susceptible de jouer un rôle très important dans le perfectionnement des techniques de pêche ou dans la transmission de l'expérience pratique par exemple. Mais la culture ne procure un avantage évolutif que pour des processus variant moins vite que la durée d'une génération (Richerson et Boyd, 2001). Par conséquent, lorsqu'il s'agit de trouver du poisson pélagique dont la distribution change de façon permanente, la spécificité 'culturelle' de l'être humain n'a aucune raison de lui fournir un avantage évolutif.

L'organisation économique de la société humaine, ensuite, implique une définition assez particulière de la 'fitness' pour le pêcheur. Contrairement aux animaux, le pêcheur ne cherche pas à résoudre un compromis dépense-bénéfice en termes énergétiques, mais plutôt en termes financiers. Cette caractéristique est susceptible d'influencer la décision d'aller en mer (les concentrations de poisson sont-elles à des distances entraînant des coûts de déplacement trop élevés ?) ou de mettre le filet à l'eau lorsque un banc de poisson est détecté. Dans ce sens, les patrons de senneurs péruviens ont pour habitude de dire 'qu'ils ne veulent pas salir leur cale pour 5 tonnes de poisson' (E. Díaz, com. pers), préférant allouer le temps incompressible nécessaire à un coup de senne (de l'ordre d'une heure) à la recherche d'une capture plus importante. Cependant, ce type de processus n'influe en rien le problème de la gestion de l'incertitude quant à la localisation exacte des agrégations de poisson. En d'autres termes, il n'y a pas de raison particulière pour qu'une contrainte économique influence le pêcheur dans son comportement spatial de recherche du poisson à une échelle fine.

Enfin, dans son activité de recherche des proies dont la distribution est *a priori* inconnue, l'homme a la capacité de prolonger sa cognition individuelle par des 'prothèses' technologiques (sonars, écho-sondeurs, prospections par avion, etc., dans le cas de la pêche) et sa capacité de communication lui permet de bénéficier de l'expérience de ses congénères en termes d'échantillonnage du milieu. Cependant, si les 'prothèses technologiques' permettent certainement une nette augmentation de la distance à laquelle les pêcheurs peuvent détecter les agrégations de poisson, elles ne permettent cependant pas en tant que telles la résolution complète de l'incertitude associée à la localisation du poisson. La dynamique du système (petits pélagiques en zone d'upwelling), se charge en sus de limiter l'utilité du processus de mémoire. Par ailleurs, divers prédateurs naturels sont connus pour s'appuyer sur la localisation de leurs congénères pour faciliter leur recherche de proies ('Recruitment' chez les fourmis ; Deneubourg *et al.*, 1986 ; ou 'Local enhancement' chez des lézards, Chase, 1998 ou chez des oiseaux, Davoren *et al.*, 2003b par exemple). Cela remet donc en cause le caractère spécifique à l'homme du prolongement cognitif permis par l'expérience des congénères et la communication.

Enfin, comme nous l'avons déjà suggéré plus haut, l'attachement au port ne saurait constituer un particularisme 'humain' puisque de nombreuses espèces animales procèdent à leur recherche de nourriture autour d'un lieu (permanent ou temporaire) de résidence ('Central place foraging', voir par exemple Davoren *et al.*, 2003a).

En fait, la conclusion à laquelle amène ce raisonnement est que la pêche constitue l'une des dernières activités de chasse (Cury et Cayré, 2001; Pauly *et al.*, 2002) pratiquées à une échelle industrielle où les êtres humains ne peuvent modeler la nature à leur avantage, mais sont confrontés à la même incertitude fondamentale sur la localisation des proies que les prédateurs naturels. A la lumière de ces arguments, il semble alors logique que les pêcheurs aient développé une stratégie de recherche stochastique comparable à celle d'autres prédateurs naturels, ce qui constitue de fait le comportement le plus cohérent à partir du moment où il existe une incertitude sur la localisation des proies, et ce quel que soit le niveau de cette incertitude (Deneubourg *et al.*, 1986 ; Bovet et Benhamou, 1988 ; Viswanathan *et al.*, 2002). Parmi les possibilités de stratégie stochastique, les pêcheurs ont par ailleurs élu celle qui semble la plus adaptée à la recherche de proies à distribution sur-dispersée, la marche aléatoire de Lévy. En poussant le raisonnement jusqu'au bout, la seule stratégie plus efficace serait le mouvement balistique. Mais ce type de mouvement nécessiterait une connaissance parfaite et à tout moment de la localisation du poisson.

2.4.3. Quels avantages écologiques peuvent conférer une marche aléatoire de Lévy ?

L'existence même dans la nature de mouvements de recherche de proies pouvant être modélisés par des marches aléatoire de Lévy suggère que celles-ci doivent procurer, au moins sous certaines conditions de l'environnement, des avantages aux organismes qui les développent.

En termes de probabilités, il a été montré que le risque de retourner à un site déjà visité est plus faible avec un mouvement de Lévy qu'avec un mouvement brownien (Levandowsky *et al.*, 1988). Dans le même sens Berkolaïko *et al.* (1996) et Viswanathan *et al.* (1996) montrent que si l'on considère N individus, la diffusion (et le nombre de sites visités) est significativement plus importante pour un mouvement de Lévy (N marcheurs Lévy visitent Nn sites au bout de n mouvements) que pour un mouvement brownien (N marcheurs browniens visitent $n \cdot \ln(N/\ln(n))$ dans le même temps). Cette propriété permet bien entendu d'explorer une surface plus importante à l'échelle de la population, mais aussi accessoirement de limiter la compétition entre les individus.

Différents auteurs se sont attachés à analyser expérimentalement ou par simulation les organisations spatiales de proies qui pouvaient rendre les marches de Lévy avantageuses par rapport à un mouvement brownien. Viswanathan *et al.* (1999, 2000 et 2002) et Bartumeus *et al.* (2002) mettent en évidence par simulation que les marches de Lévy confèrent un avantage en termes de taux de rencontre avec les proies lorsque les densités de proies sont relativement faibles, et que leur organisation spatiale est sous forme d'agrégaions éparses. Bartumeus *et al.* (2003) proposent une démonstration expérimentale assez élégante du changement de comportement spatial du prédateur (un dinoflagellé dans ce cas) en fonction d'une abondance variable en proies (micro-algues). Ils montrent que pour des abondances fortes en proies (reproduisant des conditions typiques de bloom), le prédateur se déplace selon un mouvement brownien. Par contre, pour des abondances moyennes (de l'ordre de celles que l'on rencontre en zones productives, comme un upwelling par exemple) le prédateur adopte un déplacement correspondant à une marche de Lévy. Ces auteurs indiquent qu'une marche de Lévy crée un effort d'échantillonnage de l'espace hétérogène et multi-échelles alors qu'un comportement brownien génère une distribution plus homogène de l'effort d'échantillonnage de l'environnement.

Le développement chez un prédateur d'un mouvement comme les marches de Lévy possédant des propriétés invariantes d'échelle peut par ailleurs constituer un avantage décisif dans des écosystèmes complexes et imprévisibles où la distribution des proies est fractale (Shlesinger, 1993; Viswanathan *et al.*, 2000; Atkinson *et al.*, 2002). Une distribution fractale de proies signifie avant tout du point de vue du prédateur qu'il y a de grandes zones 'vides'. Pour éviter de passer trop de temps dans ces zones improductives, il est intéressant pour les prédateurs de développer des stratégies de recherche qui génèrent une distribution fractale de leurs points d'arrêt, comme le permettent les marches de Lévy.

Ce dernier aspect est particulièrement intéressant dans notre cas d'étude. En effet, nous avons déjà vu que l'anchois présente une distribution spatiale avec des niveaux d'agrégaion hiérarchiques et imbriqués (banc, agrégation de bancs, population), ce qui suggère une organisation à caractère fractal (Fréon *et al.*, 2005a). Par ailleurs, l'échelle de l'activité de pêche correspond à la méso-échelle des physiciens océanographes. A cette échelle, les physiciens nous indiquent qu'un upwelling constitue un système complexe dominé par le régime turbulent (Colas, 2003). Le régime turbulent génère des structures fractales comme les tourbillons ou les filaments (Shlesinger, 2001) qui conditionnent la répartition de la production primaire. Le caractère fractal de l'organisation spatiale de notre écosystème d'étude semble donc constituer un trait dominant. Dans ce contexte, le développement d'une stratégie spatiale invariante d'échelle par les pêcheurs pour rechercher les agrégations de poisson apparaîtrait comme un avantage déterminant.

Enfin, certains auteurs (Mårell *et al.*, 2002) proposent que l'observation d'un comportement de type marche de Lévy peut refléter l'existence d'un processus de décision hiérarchique à l'origine du mouvement de l'organisme. Considérons par exemple le cas de relations prédateur-proies (Frontier *et al.*, 2004); la plupart du temps, les proies sont sur-dispersées, fréquemment de façon hiérarchique (emboîtement de niveaux d'agrégaion de tailles diverses). Pour s'adapter à la

distribution des proies (With, 1994, Mårell *et al.*, 2002) le prédateur doit lui aussi adopter un comportement structuré de façon hiérarchique, comprenant une cascade de comportements particuliers, correspondant aux différentes phases de l'exploration du biotope et devant coïncider avec la 'cascade' dispersive des proies (Fritz *et al.*, 2003 ; Frontier *et al.*, 2004) :

- 1) recherche de secteurs riches en proies, au cours d'une errance pouvant être soit aléatoire, soit systématique ;
- 2) une de ces régions étant repérée, le prédateur l'exploite en y restant un certain temps, puisque dans le cas d'une distribution sur-dispersée, la probabilité conditionnelle de trouver des proies dans la zone voisine augmente fortement sachant qu'on vient d'en trouver ;
- 3) le groupe de proies étant épuisé ou ayant fui, l'errance (mouvements plus longs) du prédateur reprend pour trouver un autre groupe.

C'est dans ce sens que With (1994) affirme que la trajectoire constitue un enregistrement spatial qui documente à quelles échelles l'individu interagit avec la distribution sur-dispersée ou patchy qui l'entoure. La Figure 75 schématise ces différents niveaux de comportement en fonction d'une distribution de proies sur-dispersée. Il est intéressant de noter que la pertinence du concept de processus de décision hiérarchique a déjà été soulignée dans le cadre du comportement des pêcheurs par Dorn (1998), même si les échelles concernées dans ce travail sont plutôt plus grandes (Figure 76).

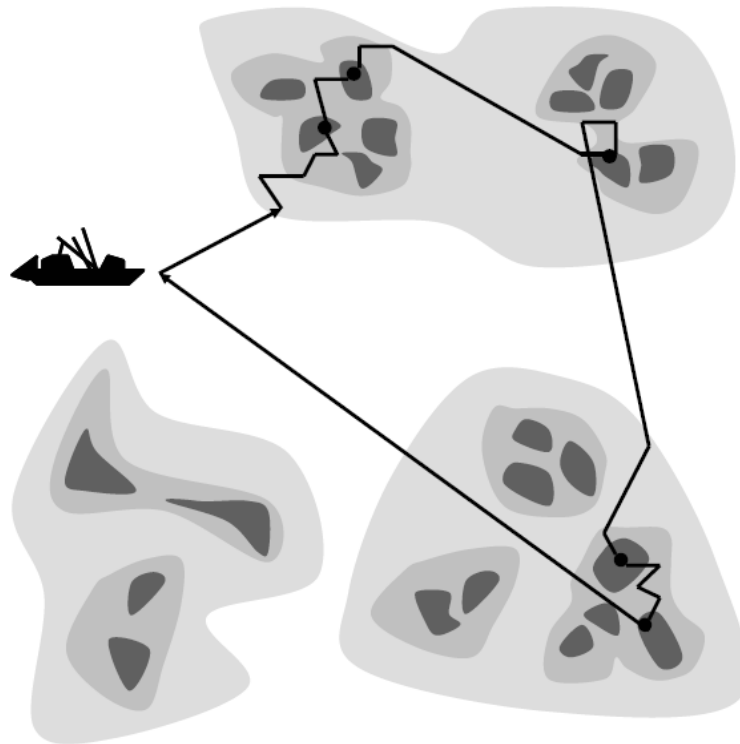


Figure 75. Schéma conceptuel de la relation entre distribution hiérarchique des agrégations de poissons et comportement spatial hiérarchique du pêcheur.

Par conséquent, dans un environnement où les ressources sont distribuées en agrégations dont la position n'est pas connue *a priori*, le comportement de recherche optimal devrait correspondre à une combinaison de zones de trajectoires très sinuées et effectuées à petite vitesse, et de mouvements directs entre les agrégations (Nolet et Mooij, 2002). L'association de ces deux types de comportements produit un mouvement où les zones de recherche sont limitées ('area restricted search') et permet de concentrer l'effort de recherche dans les zones riches (Benhamou, 1992 ; Newlands *et al.*, 2004). La sinuosité est donc un paramètre du mouvement qui est ajustable

(Focardi *et al.*, 1996; Nams, 2005). Différents auteurs ont modélisé cette variabilité de sinuosité observée dans des trajectoires expérimentales par des mélanges de modèles de marche aléatoire (Newlands *et al.*, 2004 ; Morales., 2004). Il semble bien cependant que les modèles de marche aléatoire de Lévy, qui permettent de modéliser par une loi unique ces différents niveaux de sinuosité, fournissent un outil analytique plus puissant et plus adapté.

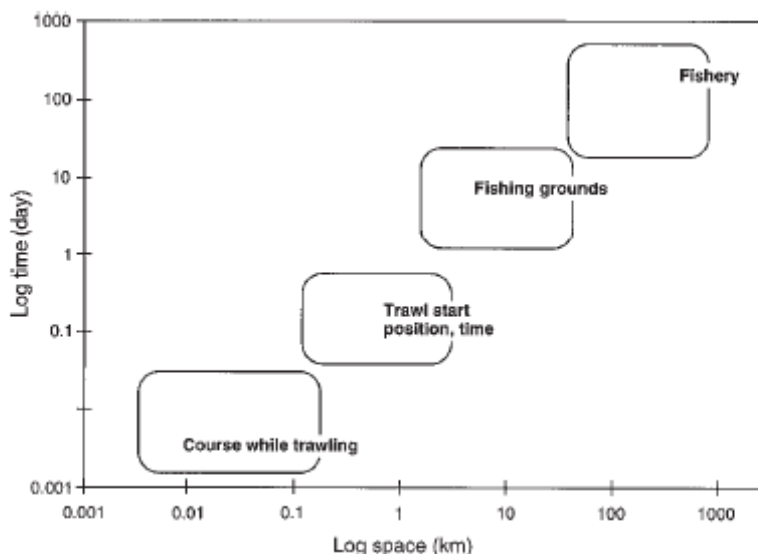


Figure 76. Echelles de temps et d'espace dans le processus de décision hiérarchique opéré par des chalutiers usine (Dorn, 1998).

2.4.4. Une marche de Lévy 'optimale'

La distribution de la statistique μ de Lévy pour la flottille de senneurs péruviens est unimodale et centrée sur 2.00. Les marches de Lévy constituent en fait une famille de marches aléatoires dont les caractéristiques varient en fonction de la valeur du coefficient μ . Rappelons que lorsque μ tend vers 3, on se rapproche d'un comportement de type brownien et lorsque μ tend vers 1, la marche aléatoire se rapproche d'un mouvement balistique. Etant donnée cette variabilité, Viswanathan *et al.* (1999) se sont attachés à rechercher par simulation les valeurs de μ produisant les déplacements statistiquement optimaux en termes de recherche de sites proies (les agrégations de proies sont dans leur travail matérialisées par des sites avec présence de proies) distribués aléatoirement. Ces auteurs ont mis en évidence qu'un mouvement de Lévy caractérisé par $\mu=2$ permet de maximiser le taux de rencontre avec les sites de proies lorsque ceux-ci sont distribués de façon 'éparse' et qu'ils peuvent être revisités (c'est-à-dire que la prédation ne détruit pas de façon permanente le site). La distribution des sites est qualifiée d'éparse lorsque la distance séparant les sites est supérieure à la distance de détection des proies par le prédateur. Lorsque la distribution des sites est homogène, un mouvement brownien peut être préférable. Lorsque la distribution des sites est éparse, mais que les sites sont détruits par la prédation, un mouvement balistique donne les meilleurs résultats (daLuz *et al.*, 2001). La valeur optimale de $\mu=2$ pour tous les autres types de distribution de proies a été confirmée même lorsque la simulation inclut des contraintes énergétiques pour le prédateur (daLuz *et al.*, 2001) ou prend en compte des vitesses variables de régénérescence des sites de proies (Raposo *et al.*, 2003).

Etant donnée la sur dispersion caractérisant la distribution spatiale des petits pélagiques, il semble acceptable de considérer que les agrégations d'anchois sont 'éparses' du point de vue des pêcheurs. Par ailleurs, la dynamique très rapide du système de résurgence (Valdivia, 1978; Csirke, 1989; Bertrand *et al.*, 2004b) aboutit à une redistribution très rapide du poisson. La probabilité de trouver de l'anchois dans une zone déjà pêchée est donc loin d'être nulle (les sites peuvent donc être revisités). Etant donné la valeur moyenne de $\mu=2$ que nous avons mise en évidence pour la flottille, nous pouvons estimer que les pêcheurs ont développé une stratégie spatiale

particulièrement efficace au regard de l'écosystème qu'ils exploitent en termes de taux de rencontre avec leurs proies.

2.5. La statistique μ comme indicateur

Les données issues du VMS sont extrêmement peu coûteuses une fois le VMS mis en place et sont disponibles en temps réel. D'autre part, elles sont exemptes des nombreuses difficultés techniques associées à la mesure de l'effort et des captures de pêche. D'un point de vue méthodologique donc, la statistique μ ne pose pas de problème d'estimation (Figure 77). Nous avons vu plus haut que la statistique μ décrit la sinuosité d'une trajectoire et qu'une marche de Lévy génère des points de changement de direction à distribution fractale. Ces deux éléments suggèrent que la statistique μ est susceptible de constituer (i) un bon descripteur du comportement de pêche, et par ailleurs (ii) un indicateur de la distribution des agrégations de poissons. Ce sont ces deux aspects que nous examinerons dans cette partie. En guise de perspective, nous présenterons succinctement les résultats préliminaires d'une étude sur les relations qu'entretiennent les dynamiques des ondes de Kelvin (considérées comme l'un des moteurs les plus importants de la dynamique physique du système) avec la dynamique du comportement spatial de pêche (μ).

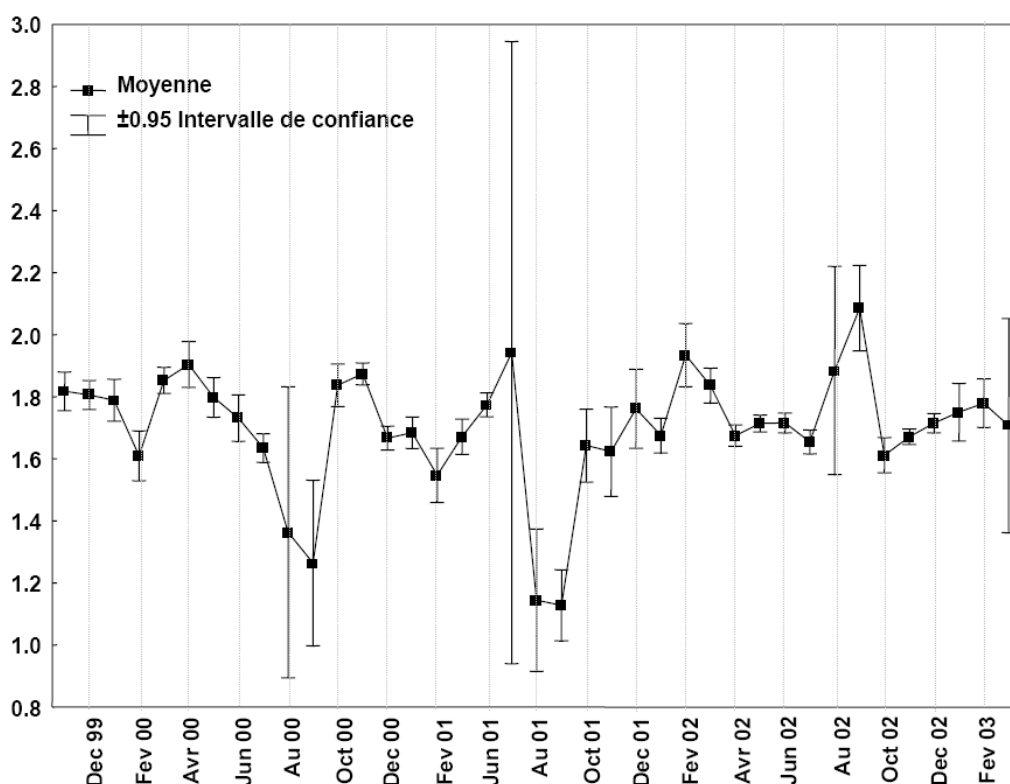


Figure 77. Série temporelle des valeurs moyennes mensuelles prises par μ entre décembre 1999 et mars 2003.

2.5.1 Un descripteur du comportement des pêcheurs

La statistique μ constitue en premier lieu un indicateur immédiat de l'allure générale des trajectoires de pêche (Figure 69), de leur degré de sinuosité (plus μ est faible, plus les trajectoires sont directives, plus μ est élevé, plus les trajectoires sont sinueuses), de l'aire relative explorée (plus μ est faible, plus le comportement est diffusif, plus l'aire explorée est grande ; plus μ est élevé, plus la diffusion se rapproche d'une diffusion normale, moins l'aire explorée est grande). Cette statistique, déterminée par navire, peut donc participer à la caractérisation de la stratégie de recherche du poisson par le pêcheur. Par exemple les concepts de pêcheurs stochastiques et cartésiens définis

par Allen et MacGlade (1986) pourraient¹³ certainement être illustrés par les valeurs de la statistique μ . Rappelons par ailleurs que cette statistique permet de caractériser des processus allant depuis l'échelle de la trajectoire de pêche jusqu'au comportement de la flottille dans son entier. La statistique μ constitue donc un outil particulièrement pertinent dans le cadre d'approches multi-échelles de l'activité de pêche.

Nous proposons par ailleurs la statistique μ comme nouvel indicateur complémentaire à l'effort de pêche. En effet, nous avons recherché si des relations existaient entre les variables classiques d'effort calculées par navires et moyennées par mois (temps de voyage, temps de recherche, nombre de coup de senne pas voyages, distance entre les coups de senne) dont nous disposons grâce au programme d'observateurs embarqués et μ à une échelle mensuelle (μ calculé par navire pour les voyages d'un mois donné). Il se trouve que la statistique μ ne présente aucune corrélation significative avec les indices d'effort (ni avec les captures moyennes par voyage d'ailleurs). Nous en concluons que cette statistique n'est pas redondante avec les indices classiques d'effort et qu'elle est donc susceptible de fournir un supplément d'information au suivi de l'effort développé par la pêcherie.

2.5.2. Un indicateur en temps réel de la distribution multi-échelles du poisson

Frontier (1987) conjecture que si la recherche de proies est le principal déterminant de la distribution des organismes prédateurs, on devrait observer une sorte de 'cascade comportementale' entre les différentes composantes de l'écosystème dans l'espace. Dans ce sens, nous venons de voir que l'adéquation d'un modèle de marche aléatoire de Lévy au comportement spatial des pêcheurs suggère que ces derniers ont développé une stratégie de recherche invariante d'échelle et optimale ($\mu = 2$) pour rechercher des proies dont la distribution serait fractale. Le caractère fractal de la distribution d'une ressource comme l'anchois présentant des agrégations hiérarchiques emboîtées (Kotliar et Wiens, 1990; Wu et Loucks, 1995; Fauchald, 1999) se conçoit intuitivement assez bien (Fréon *et al.*, 2004) : le banc, le cluster de bancs, le cluster de clusters, la population (Fréon et Misund, 1999; Petitgas *et al.*, 2001). Cette hypothèse de cascade comportementale, si elle est vérifiée, permettrait d'utiliser le comportement spatial des pêcheurs comme un indicateur de la distribution spatiale de l'anchois, dont on sait qu'elle reflète bien, dans le cas de l'anchois du Pérou, le niveau de 'confort écologique' de la ressource (chapitre II). Pour explorer cette hypothèse, nous proposons d'analyser dans ce paragraphe les relations statistiques pouvant exister entre les indicateurs décrivant la dynamique spatiale de la population de poissons (présentés au chapitre III) et la statistique μ décrivant le comportement spatial lors des voyages de pêche.

Les relations prédateurs-proies étant constituées d'interactions sur toute une gamme d'échelles (Steele, 1989; Levin, 1992), nous n'attendons pas particulièrement l'émergence de relations significatives entre μ et les indicateurs caractérisant une échelle unique (B, S, ISO, DC, s_A^+ , s_{sA}^+). Dans ce paragraphe, nous nous proposons par conséquent d'explorer statistiquement l'hypothèse ' μ est un indicateur de la distribution du poisson' en confrontant les indices de distribution du poisson multi-échelle que nous avons présentés au chapitre III (Ss, Clust et D) à la statistique μ .

Nous disposons pour estimer μ de données de VMS récoltées entre novembre 1999 et mars 2003. A la différence des parties précédentes, nous avons cette fois estimé μ à l'échelle du mois-campagne (statistique μ calculée par mois-campagne pour chaque navire et moyennée sur la flottille; Tableau 15). Durant cette même période, l'IMARPE a conduit 13 campagnes d'évaluation par acoustique. Parmi ces 13 campagnes, 4 d'entre elles coïncident avec des fermetures de pêche (mois pour lesquels on dispose de moins de 80 voyages de pêche dans les données VMS). Par conséquent, les indices de distribution du poisson de seulement 9 campagnes ont pu être retenus pour procéder à la comparaison avec les valeurs de la statistique μ . Les relations potentielles ont été explorées par régression linéaire par les moindres carrés (Tableau 16 et Figure 78).

¹³ Nous explorerons cet axe de recherche dans le cadre du projet européen 'CEDER' (<http://ceder.jrc.cec.eu.int>)

Tableau 15. Valeurs moyennes de μ par navire par mois-campagne, nombre de voyages de pêche et de mouvements unitaires correspondants.

	μ par navire moyen	Nombre de voyages	Nombre de mouvements
Nov.–Dec. 1999	1.84	1100	17230
Jan. –Feb. 2000	1.66	681	13105
Jun. –Jul. 2000	1.75	776	11635
Oct. –Nov. 2000	1.89	3250	61634
Mar. –Apr. 2001	1.67	1193	21226
Oct. –Nov. 2001	1.62	300	19882
Feb. –Mar. 2002	1.87	1544	27 623
Oct. –Nov. 2002	1.61	933	19 992

Tableau 16. Régressions linéaires entre la statistique μ et les indices de distribution du poisson prenant en compte plusieurs échelles (Ss, indice de concentration spatiale de la biomasse ; Clust, indice de proximité spatiale des ESDU de forte abondance et D, dimension fractale de la distribution du poisson).

	t (pente)	p(> t)	R ²	F (regression)	df1	df2
$\mu \sim Ss$	-0.1273	0.9023	0.0023	0.016	1	7
$\mu \sim Clust$	-2.1192	0.0718	0.3908	4.491	1	7
$\mu \sim D$	2.4555	0.0438	0.4628	6.029	1	7

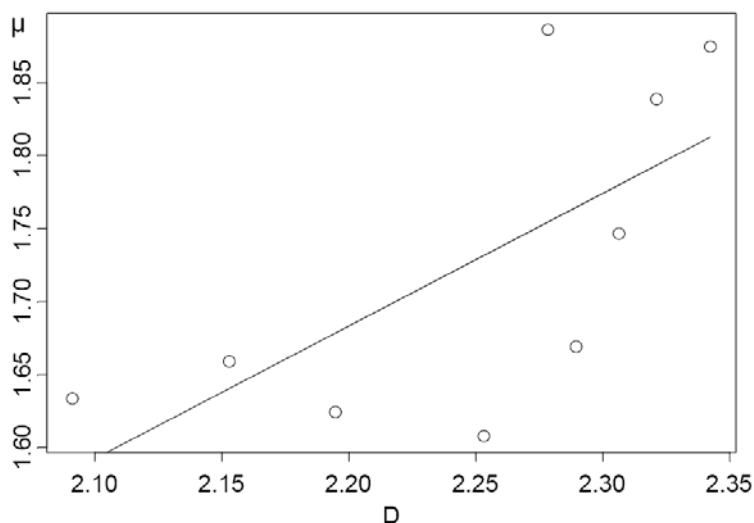


Figure 78. Régression linéaire significative entre la statistique μ (ordonnée) et la dimension fractale D (abscisse) de la distribution d'anchois.

Le Tableau 16 et la Figure 78 nous indiquent que seule la relation entre μ et D (dimension fractale de la distribution des poissons) est significative pour la période étudiée. Ce résultat amène différentes réflexions. Tout d'abord, l'existence de cette relation significative semble confirmer l'hypothèse que le comportement spatial des pêcheurs reflète dans une certaine mesure la distribution spatiale du poisson qu'il exploite. Nous avons vu antérieurement que la dimension fractale de cette distribution peut être interprétée comme le degré d'irrégularité de la distribution du poisson à petite échelle (0-15 km) ou bien encore comme le « degré d'agrégation » des agrégations (Frontier, 1987). Plus D est élevée, plus la distribution est 'rugueuse', moins la 'patchiness' des agrégations de poisson est importante. Nous avons vu par ailleurs que la statistique μ est liée de façon linéaire à la dimension fractale des points d'arrêt ou de changement de direction de la trajectoire de pêche. Plus μ est faible, plus le degré d'agrégation des points d'arrêt est élevé (Mandelbrot, 1977). La corrélation significative mise en évidence entre μ et D

suggère donc que la structure spatiale du voyage de pêche est bien le reflet de la distribution spatiale des agrégations de poisson : c'est bien la rencontre avec des agrégations de poisson qui crée le changement de direction dans la trajectoire de pêche. Ce résultat constitue donc une validation expérimentale de l'utilisation de μ comme indicateur du degré d'agrégation de la distribution de poisson.

L'absence de relation significative entre μ et Ss et Clust (indicateurs 'multi-échelles') suggère que les composantes de la distribution spatiale du poisson décrites par Ss (concentration spatiale de la biomasse) et Clust (proximité des zones de fortes abondances) ne sont pas les composantes qui déterminent directement la sinuosité ou la distribution des longueurs de mouvements du voyage de pêche. Nous avons vu par contre au chapitre III que Clust et Ss avaient des impacts sur les niveaux moyens de CPUE. Clust et Ss influent donc sur le temps de voyage et/ou de recherche lors des voyages de pêche par exemple. Nous avons vu par ailleurs (paragraphe 2.5.1 de ce même chapitre) que μ ne semble présenter aucune relation significative avec les autres variables d'effort. Ces résultats renforcent l'hypothèse que μ et par conséquent D décrivent une composante de la spatialité qui n'est pas contenue dans les autres indicateurs. Ces résultats sont cependant à mettre en perspective avec le faible nombre de points disponibles (9) et mériteraient donc d'être ré-analysés lorsque nous disposerons d'une série temporelle de VMS plus longue et surtout correspondant à des scénarios climatiques plus contrastés.

Cette analyse nous permet tout de même d'avancer que la statistique μ semble constituer un bon candidat en tant qu'indicateur pouvant participer au suivi de l'écosystème car :

- elle participe à une analyse éco-éthologique des interactions entre poissons et pêcheurs ;
- cette statistique a le mérite de prendre en compte et de permettre de caractériser des processus sur toute une gamme d'échelles: construite sur le mouvement comme objet unitaire, elle peut permettre de caractériser le comportement d'un navire aussi bien que celui de la flottille, et ce pour des périodes de temps de la quinzaine, du mois, de l'année, ou plus ;
- cette statistique est facile à calculer et son interprétation est assez directe : sinuosité des trajectoires des voyages de pêche ; degré d'agrégation des agrégations de poissons ;
- cette méthode de caractérisation peut être appliquée dans n'importe quelle pêcherie équipée d'un VMS.

Par conséquent, si l'analyse de séries de données plus longues et plus contrastées confirme la relation que nous avons observée entre la dimension fractale de la distribution du poisson (D) et la sinuosité des trajectoires des voyages de pêche (μ), μ pourrait devenir un indicateur peu coûteux et en temps réel du degré d'agrégation des agrégations de poissons, ce qui comme nous l'avons déjà mentionné est une variable très informative dans notre écosystème d'étude.

2.5.3. Perspectives : relations entre le comportement spatial des pêcheurs et les ondes de Kelvin équatoriales.

Il est largement admis que l'une des principales sources de variabilité climatique dans le système du courant de Humboldt consiste en l'arrivée dans le système côtier des ondes de Kelvin côtières, elles mêmes forcées à l'équateur par les ondes de Kelvin équatoriales (Pizarro *et al.*, 2001). L'origine et la propagation de ces ondes ont déjà été succinctement évoquées et illustrées au chapitre II. Rappelons simplement que les ondes de Kelvin équatoriales se forment au niveau de l'Equateur, au milieu du Pacifique (180°W) sous l'effet d'une anomalie du régime des vents. Elles se propagent ensuite vers l'Est du bassin océanique. Lorsque ces ondes rencontrent la terre, leur énergie (i) se transforme en partie en une onde de Rossby réfléchie qui repart vers l'Ouest et (ii) se transmet le long de la côte sous forme d'ondes dites 'piégées à la côte' ou 'Kelvin côtière'. Ces dernières ont des échelles spatiales de variabilité de l'ordre de 50 kilomètres et sont associées à une forte activité méso-échelle. Depuis le point d'impact de l'onde de Kelvin équatoriale, l'énergie de turbulence introduite en milieu côtier se déplace alors le long des côtes vers le Sud et vers le Nord. C'est cette introduction d'énergie de turbulence dans le système côtier qui fait que ces ondes sont susceptibles d'avoir des impacts très directs sur les différents compartiments de l'écosystème qui nous intéresse. Dans le cas d'une onde de 'downwelling' (voir chapitre II), l'effet à la côte de

l'onde se traduit par l'intrusion d'eaux océaniques dans le système côtier et par un approfondissement de la thermocline (scénario du type El Niño ; Pizarro *et al.*, 2002). Une onde de Kelvin 'd'upwelling' au contraire fait remonter la thermocline ce qui favorise la résurgence d'eau riche et froide et donc l'extension du domaine des eaux côtières (scénario type La Niña).

Dans le cadre d'un programme de travail pluri-disciplinaire¹⁴ s'intéressant entre autre aux connections entre les dynamiques des compartiments physiques et biologiques de l'écosystème du SCH, nous avons examiné si les dynamiques des deux 'extrémités' de l'écosystème, à savoir l'un des moteurs à grande échelle de la dynamique physique côtière, les ondes de Kelvin équatoriales, et l'un des prédateurs supérieurs dominant du système, les pêcheurs, présentaient un certain niveau de cohérence. Les résultats de ce travail sont préliminaires mais les implications qu'ils pourraient entraîner s'ils se confirment, nous ont paru d'intérêt dans notre exploration des dynamiques spatiales du comportement de pêche et de leur signification. La méthodologie utilisée et le détail des résultats sont présentés en Annexe 7.

L'étude comparée des séries temporelles de l'amplitude des ondes de Kelvin à la longitude 180°W et de la statistique μ , nous révèle (i) qu'il existe une cohérence dans les fréquence de variabilité de ces deux variables, (ii) que leur niveau de corrélation est maximal ($\rho > 0.5$) et significatif lorsque l'on introduit un décalage de 6 mois entre les deux séries temporelles, et (iii) que leur corrélation est positive. Ces résultats préliminaires suggèrent différentes réflexions :

- 1) il semblerait que l'on puisse percevoir l'impact des ondes de Kelvin en milieu côtier dans le comportement spatial des pêcheurs ;
- 2) une onde de downwelling semble associée à un μ fort, témoignant d'une proportion relativement faible de mouvements longs dans les voyages de pêche. Une onde de downwelling est à rapprocher d'un scénario chaud, donc d'un habitat réduit pour l'anchois et d'une distribution concentrée à la côte. Les pêcheurs ont besoin d'explorer de moins grandes zones, ce qui se traduit par un μ fort, dont on sait qu'il révèle un taux de diffusion relativement inférieur. A contrario, une onde d'upwelling apparaît associée à un μ faible, témoignant d'une proportion relativement élevée de mouvements longs dans les voyages de pêche. L'onde d'upwelling crée les conditions d'un scénario froid, d'un habitat et d'une distribution vastes pour l'anchois. Les pêcheurs ont *a priori* besoin d'échantillonner de plus vastes surfaces, ce qui se traduit par un comportement relativement plus diffusif, c'est-à-dire un μ plus faible;

Si la relation qui semblerait exister entre les ondes de Kelvin et le comportement spatial des pêcheurs est confirmée par de futures analyses, cela pourrait avoir des implications pratiques très importantes pour les gestionnaires de la pêcherie d'anchois du Pérou. On sait en effet très bien mesurer la naissance des ondes de Kelvin au milieu du Pacifique ; le signal des ondes de Kelvin pourrait constituer un indicateur permettant d'anticiper de quelques mois la dynamique à venir de l'écosystème côtier et de la pêcherie qui s'y développe.

¹⁴ Ce travail a été réalisé dans le cadre d'une activité inter-disciplinaire promue par l'IRD (Action Thématique Interdépartementale (ATI) "Système du Courant de Humboldt" - Forçages physiques, fonctionnement et ressources de l'écosystème marin du Pacifique Sud-Est : une approche intégrée) dans l'écosystème du Humboldt. Les travaux présentés dans cette partie ont été réalisés en collaboration avec le physicien océanographe Boris Dewitte (IRD); en particulier, l'estimation de l'amplitude des ondes de Kelvin et l'analyse en ondelettes ont été réalisées par ses soins. Ce travail inter-disciplinaire et préliminaire (Bertrand *et al.* 2005 c,d) doit être poursuivi.

Synthèse du chapitre IV

- ♦ Les trajectoires des navires lors des voyages de pêche peuvent être modélisées par une marche aléatoire de Lévy
- ♦ Les pêcheurs ont développé une stratégie de recherche de leurs proies :
 - comparable à celle de prédateurs naturels, probablement car ils sont confrontés au même problème fondamental d'incertitude sur la localisation exacte de leurs proies ;
 - 'optimisée' ($\mu = 2$) en termes de taux de rencontre avec des distributions de proies 'éparses' et 'renouvelables'.
- ♦ Une marche de Lévy:
 - permet d'explorer une surface plus grande, de limiter la compétition entre prédateurs et de limiter la probabilité de retour à un site déjà visité par rapport à un mouvement de type brownien ;
 - permet un échantillonnage hétérogène de l'espace, adapté à une distribution hétérogène de proies;
 - reflète un processus de décision hiérarchique;
 - génère des points d'arrêt ou de changement de direction dont la distribution est invariante d'échelle ou fractale.
- ♦ La statistique μ de la marche de Lévy constitue un indicateur en temps réel, facile d'accès et peu coûteux (quand le VMS est en place) du comportement spatial de pêche et de la distribution du poisson en termes de niveau d'agrégation des agrégations (D).
- ♦ Des travaux exploratoires semblent suggérer qu'il pourrait exister une relation entre l'amplitude des ondes de Kelvin équatoriales et le comportement spatial des pêcheurs. Si ces résultats étaient confirmés par la suite, le signal 'onde de Kelvin équatoriale' pourrait vraisemblablement constituer un indicateur permettant d'anticiper de plusieurs mois la dynamique à venir de l'écosystème.
- ♦ Dans le contexte d'une pêcherie gérée de façon adaptative, et où les espoirs d'outils prévisionnels fiables sont encore lointains, un indicateur comme μ , doit apporter une aide précieuse au diagnostic en temps réel de la condition de la population exploitée et participer pleinement à la prise de décision des gestionnaires.

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

En introduction de ce travail de thèse, nous avons évoqué les arguments justifiant la nécessité de prendre en compte les dynamiques spatiales des écosystèmes. Au moment de conclure l'exposé de nos travaux, il semble donc judicieux d'établir le bilan de ce que l'analyse des dynamiques spatiales dans la pêcherie d'anchois du Pérou a permis de mieux comprendre, et les perspectives que cette approche ouvre.

L'étude des modes de distribution de l'anchois du Pérou et de ses variations dans le temps nous a permis de mettre en évidence que cette espèce présente une stratégie spatiale de type composite : selon les conditions de l'environnement, une même biomasse peut s'organiser selon des combinaisons {surface de distribution du stock – densités locales} variables. Ce type de stratégie spatiale procure à l'anchois une multiplicité de réponses possibles face à la variabilité environnementale en termes d'occupation de l'espace et peut par conséquent aider l'anchois à en amortir les effets sur sa population. Par l'intermédiaire des indicateurs que nous avons utilisés pour décrire les modes d'occupation de l'espace par l'anchois, nous avons par ailleurs pu mettre en relation la dynamique spatiale de cette espèce à des échelles différentes avec des scénarios climatiques chauds ou froids de l'écosystème côtier.

L'étude des modes de déplacement des pêcheurs a permis de mettre en évidence que, malgré l'aide de diverses 'prothèses' technologiques de détection du poisson, l'échange d'information entre navires et certains autres particularismes d'*Homo sapiens sapiens*, la stratégie de recherche du poisson par les pêcheurs est comparable à celle déjà observée chez un certain nombre de prédateurs naturels. Nous faisons l'hypothèse que cette convergence de comportement s'explique par le fait que prédateurs naturels et pêcheurs sont confrontés au même type d'incertitude quant à la localisation exacte des proies. A l'échelle de la flottille, le comportement de déplacement spatial est statistiquement optimisé en termes de probabilité de rencontre des agrégations de poissons. Cette stratégie de recherche développée par les pêcheurs, bien décrite par une marche aléatoire de Lévy, confère un certains nombre d'avantages directs, entre autres en termes de surface explorée. Elle est par ailleurs particulièrement adaptée à la recherche d'agrégations distribuées de façon hiérarchique et fractale.

L'analyse comparée des indicateurs de distribution et de mouvement dans la pêcherie, sur la base de données d'observations simultanées et indépendantes sur les poissons et les pêcheurs, nous a permis de mieux comprendre certains mécanismes. Tout d'abord, nous avons montré que la relation entre succès de pêche et modes d'organisation de la biomasse de poisson dans l'espace dépend essentiellement de l'échelle à laquelle on observe le système : alors qu'une forte concentration spatiale de la biomasse est favorable au succès de pêche à l'échelle du stock (pour identifier les zones de pêche) et à l'échelle du banc (pour maximiser la capture lors du coup de senne), à l'échelle de la zone de pêche, l'activité de recherche d'un banc est facilitée lorsque la distribution des agrégations de poisson est peu concentrée dans l'espace. Ensuite, nous avons établi que le mouvement invariant d'échelle développé par les pêcheurs au cours d'un voyage de pêche est un bon indicateur de la dimension fractale de la distribution spatiale des agrégations de poisson. Ce résultat ouvre des perspectives intéressantes pour les organismes gestionnaires qui peuvent désormais utiliser l'analyse du mouvement des navires (donnée peu coûteuse, accessible en temps réel) comme un indicateur de la distribution spatiale du poisson entre les campagnes d'évaluation acoustiques (indispensables pour établir une cartographie précise de la distribution du poisson et une estimation de biomasse, mais très coûteuse). Enfin, des résultats préliminaires semblent suggérer que la dynamique du comportement spatial des pêcheurs pourrait refléter la dynamique du forçage climatique de grande échelle exercé par les ondes de Kelvin équatoriales. S'il venait à être confirmé, ce résultat pourrait ouvrir des perspectives très intéressantes en termes de gestion de la pêcherie : l'observation des forçages océaniques de grande échelle (formation des ondes de Kelvin à l'Equateur, au milieu de l'océan Pacifique) permettrait d'anticiper quelques mois à l'avance la dynamique de l'écosystème côtier péruvien. Remarquons qu'à ce stade, certaines connexions entre les dynamiques des compartiments de l'écosystème ont été établies

statistiquement, certaines ont été simplement suggérées par des résultats préliminaires, et d'autres enfin n'ont pas pu être élucidées. La Figure.79 en donne une synthèse schématique.

Au-delà de ces résultats, l'approche que nous avons développée ouvre un certain nombre de perspectives méthodologiques et théoriques. En termes méthodologiques tout d'abord ce travail témoigne de l'intérêt et de la richesse que peuvent représenter pour l'halieutique l'expérience et les outils d'analyse développés dans le cadre d'autres disciplines. Dans le cadre précis de ce travail, nous pensons avoir pu adapter avec succès des outils d'analyse initialement développés en physique statistique (théorie des marches aléatoires et cas particulier du modèle de marche aléatoire de Lévy), en écologie du paysage (indices de caractérisation des distributions) et en écologie comportementale (outils d'étude du mouvement des animaux). En termes théoriques ensuite, ce travail s'est inscrit dans le contexte des concepts de système complexe et d'organisation hiérarchique (Allen et Starr, 1982), d'invariance d'échelle et de géométrie fractale (ex. Mandelbrot, 1977; Frontier *et al.*, 2004), de cascade comportementale (ex. Frontier, 1987 ; Russel *et al.*, 1992). Ces concepts sont bien plus que d'élégantes enveloppes formalistes. Ils ont une valeur heuristique certaine et permettent de guider les choix méthodologiques. Ils permettent de formuler un certain nombre d'hypothèses fonctionnelles selon les structures et dynamiques observées. Le caractère hiérarchique de l'organisation spatiale des différents niveaux d'agrégation de l'anchois par exemple peut être envisagé dans le cadre de la cascade comportementale, comme le résultat induit par le comportement de recherche de nourriture dans un système lui-même hiérarchique. La théorie de la hiérarchie nous enseigne par ailleurs que la résilience d'un système augmente avec la profondeur de la hiérarchie. Par conséquent, l'organisation hiérarchique des agrégations de l'anchois peut aussi constituer pour la population un facteur d'atténuation de l'impact des perturbations de l'environnement. Cela suggère donc l'hypothèse que ce caractère est susceptible de participer à l'adaptation de l'anchois au milieu particulièrement dynamique que constitue une zone de résurgence. Du point de vue du prédateur, une distribution hautement structurée des proies est susceptible d'avoir des impacts contrastés. D'un certain côté, ce type de distribution oblige le prédateur à répondre à une hétérogénéité complexe sur toute une gamme d'échelles (Fauchald *et al.*, 2000) et nécessite donc le développement d'une stratégie complexe de recherche générant des mouvements invariants d'échelle, comme nous l'avons observé pour les pêcheurs. Mais une fois que le prédateur a développé cette stratégie, plus la distribution des proies est structurée, plus l'efficacité de recherche des prédateurs est favorisée (Fauchald, 1999). La distribution en agrégations hiérarchiques pourrait alors devenir un fort désavantage pour les organismes vis-à-vis de la prédation. Cependant, la redistribution permanente des agrégations, imposée par la dynamique du système, constitue un contre-poids à l'efficacité d'un mode de recherche hiérarchique par le prédateur, ce dernier devant réactualiser en permanence l'image qu'il se fait de la distribution des proies (Fauchald, 1999 ; Fauchald *et al.*, 2000).

D'une façon plus générale, les résultats de ce travail de thèse (entre autre, la pertinence de la géométrie fractale pour décrire la distribution du poisson, l'intérêt de modèles de marche aléatoires générant de l'invariance d'échelle, la variabilité de la nature des interactions entre poissons et pêcheurs selon l'échelle spatiale considérée) constituent des évidences expérimentales de la nécessité d'un changement de paradigme en écologie comme l'ont déjà proposé certains auteurs. Dans ce sens, Wu et Loucks (1995) et Gautestad et Mysterud (2005) rappellent que, principalement pour des raisons de commodité, la théorie écologique est communément basée sur des hypothèses simplificatrices d'équilibre, d'homogénéité, de relations déterministes, d'échelle caractéristique ou d'absence de mémoire dans les processus par exemple. Pourtant les systèmes vivants en général et les relations prédateurs-proies en particulier, sont de toute évidence le lieu de dynamiques de non-équilibre, d'hétérogénéité, de processus stochastiques embrassant une multiplicité d'échelles, de phénomènes de 'homing' ou d'attraction conspécifique, propriétés que nous avons observées dans notre écosystème d'étude. Ces auteurs affirment que les hypothèses sous-jacentes aux modèles ne sont jamais respectées et que par conséquent, il est nécessaire de changer de paradigme en écologie. Gautestad et Mysterud (2005) proposent par exemple un cadre de modélisation par marches aléatoires multi-échelles (modèle de marche aléatoire de Lévy tronquée en l'occurrence) pour modéliser des mécaniques statistiques du non-équilibre et permettant de prendre explicitement en compte les effets de mémoire dans la façon dont les êtres vivants utilisent leur habitat. Wu et Loucks (1995) proposent de passer d'un paradigme de nature à l'équilibre ('balance of nature') à celui de dynamique d'agrégations hiérarchiques ('hierarchical patch dynamics').

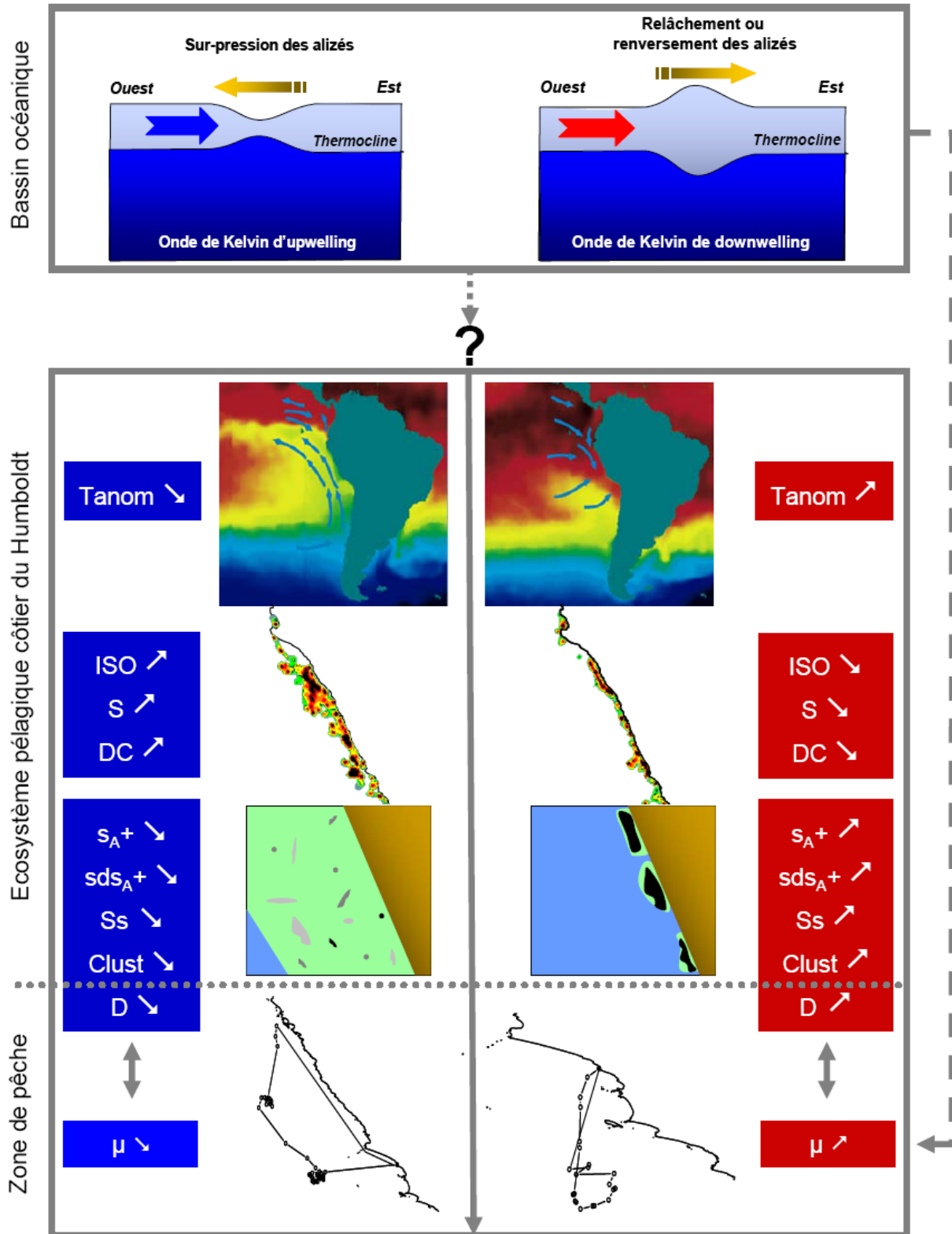


Figure.79 Synthèse schématique des connexions que nous avons pu établir entre les dynamiques spatiales de certaines composantes de l'écosystème (délimitées par des cadres), et celles qui semblent suggérées ou restent à élucider (flèches en pointillés).

La dynamique de patch hiérarchique est un cadre d'analyse qui insiste, plutôt que de les éviter, sur l'importance des perturbations, de l'hétérogénéité et de la multiplicité des échelles spatio-temporelles dans la dynamique des écosystèmes. Nous avons évoqué en introduction que les premières propositions visant à mettre en application l'EAF ont suggéré, à raison, la prise en compte d'un plus grand nombre de compartiments de l'écosystème (espèces non exploitées ou forçage climatique par exemple). Au terme de ce travail, il nous semble que l'EAF doit aussi se nourrir d'une nouvelle vision des relations fonctionnelles prenant entre autre en compte la dynamique du non équilibre, l'hétérogénéité spatiale et la multiplicité des échelles.

Références

- Abrahams, M. V. (1986). Patch choice under perceptual constraints: a cause for departures from an ideal free distribution. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 19: 409-415.
- Abrahams, M. V., and Healey, M. C. (1990). Variation in the competitive abilities of fishermen and its influence on the spatial distribution of the British Columbia salmon troll fleet. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 47: 1116-1121.
- Adioui, M., Treuil, J. P., and Arino, O. (2003). Alignment in a fish school: a mixed Lagrangian–Eulerian approach. *Ecological Modelling* 167: 19-32.
- Adler, F. R., and Kotar, M. (1999). Departure time versus departure rate: how to forage optimally when you are stupid. *Evolutionary Ecology Research* 1: 411-421.
- Alheit, J., and Niquen, M. (2004). Regime shifts in the Humboldt current ecosystem. *Progress in Oceanography* 60: 201-222.
- Allen, P. M., and McGlade, J. M. (1986). Dynamics of discovery and exploitation: The case of the Scotian shelf groundfish fisheries. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 43: 1187-1200.
- Allen, T. F. H., and Starr, T. B. (1982). Hierarchy: perspectives for ecological complexity. The university of Chicago press, Chicago and London.
- Alonso, J. C., Alonso, J. A., Bautista, L. M., and Muñoz-Pulido, R. (1995). Patch use in cranes: a field test of optimal foraging predictions. *Animal Behaviour* 49: 1367-1379.
- Arntz, W. E., and Fahrbach, E. (1996). *El Niño: experimento climático de la naturaleza*. Fondo de cultura económica, Mexico.
- Arditi, R., and Dacorogna, B. (1988). Optimal foraging on arbitrary food distributions and the definition of habitat patches. *American Naturalist* 131: 837-846.
- Arreguín-Sánchez, F. (1996). Catchability: a key parameter for fish stock assesment. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 6: 221-242.
- Atkinson, R. P. D., Rhodes, C. J., Macdonald, D. W., and Anderson, R. M. (2002). Scale-free dynamics in the movement patterns of jackals. *Oikos* 98: 134-140.
- Austin, D., Bowen, W. D., and McMillan, J. I. (2004). Intraspecific variation in movement patterns: modeling individual behaviour in a large marine predator. *Oikos* 105: 15-30.
- Axelsen, B. E., Nøttestad, L., Fernö, A., Johannessen, A., and Misund, O. A. (2000). 'Await' in the pelagic: dynamic trade-off between reproduction and survival within a herring school splitting vertically during spawning. *Marine Ecology Progress Series* 205: 259-269.
- Ayón, P., Purca, S., and Guevara-Carrasco, R. (2004). Zooplankton volume trends off Peru between 1964 and 2001. *ICES Journal of Marine Science* 61: 478-484.
- Babcock, E. A., Pikitch, E. K., McAllister, M. K., Apostolaki, P., and Santora, C. (2005). A perspective on the use of spatialized indicators for ecosystem-based fishery management through spatial zoning. *ICES Journal of Marine Science* 62: 469-476.
- Bahri, T., and Freon, P. (2000). Spatial structure of coastal pelagic schools descriptors in the Mediterranean Sea. *Fisheries Research* 48: 157-166.
- Bakun, A. (2001). 'School-mix feedback': a different way to think about low frequency variability in large mobile fish populations. *Progress in Oceanography* 49: 485-511.
- Bakun, A., and Broad, K. (2003). Environmental "loopholes" and fish population dynamics: comparative pattern recognition with focus on El Niño effects in the Pacific. *Fisheries Oceanography* 12: 458-473.
- Bakun, A., and Cury, P. (1999). The "school trap": a mechanism promoting large amplitude out-of-phase oscillations of small pelagic species. *Ecology Letters* 2: 349-351.
- Barber, R. T. and Chavez, F. P. (1983). Biological consequences of El Niño. *Science* 222: 1203–1210.
- Bartumeus, F., Catalan, J., Fulco, U. L., Lyra, M. L., and Viswanathan, G. M. (2002). Optimizing the encounter rate in biological interactions: Lévy versus Brownian strategies. *Physical Review Letters* 88: 4p.
- Bartumeus, F., Peters, F., Pueyo, S., Marrasé, C., and Catalan, J. (2003). Helical Lévy walks: adjsuting searching statistics to resource availability in microzooplankton. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U. S. A.* 100: 12771-12775.
- Bascompte, J., and Vilà, C. (1997). Fractals and search paths in mammals. *Landscape Ecology* 12: 213-221.
- Baumgartner, T. R., Soutar, A., and Ferreira-Bartrina, V. (1992). Reconstruction of the history of Pacific sardine and Northern anchovy populations over the past two millennia from sediments of the Santa Barbara basin, California. *CalCOFI Rep.* 33: 24-40.
- Beaugrand, G. (2005). Monitoring pelagic ecosystems using plankton indicators. *ICES Journal of Marine Science* 62: 333-338.
- Beddington, J. R., and May, R. M. (1977). Harvesting natural populations in a randomly fluctuating environment. *Science* 197: 463-465.
- Beecham, J. A. (2001). Towards a cognitive niche: divergent foraging strategies resulting from limited cognitive ability of foraging herbivores in a spatially complex environment. *Biosystems* 61: 55-68.

- Begossi, A. (1992). The use of optimal foraging theory in the understanding of fishing strategies: a case from Sepetiba Bay (Rio de Janeiro state, Brazil). *Human Ecology* 20: 463-475.
- Bélisle, C., and Cresswell, J. (1997). The effects of a limited memory capacity on foraging behaviour. *Theoretical Population Biology* 52: 78-90.
- Benhamou S. (1992). Efficiency of area-concentrated searching behaviour in a continuous patchy environment. *Journal of Theoretical Biology* 159: 67-81.
- Benhamou, S. (2004). How to reliably estimate the tortuosity of an animal's path: straightness, sinuosity, or fractal dimension? *Journal of Theoretical Biology* 229: 209-220.
- Berec, L. (2000). Mixed encounters, limited perception and optimal foraging. *Bulletin of Mathematical Biology* 62: 849-868.
- Bergman, C. M., Schaefer, J. A., and Luttich, S. N. (2000). Caribou movements as a correlated random walk. *Oecologia* 123: 364-374.
- Berkolaiko, G., Havlin, S., Larralde, H., and Weiss, G. H. (1996). The expected number of distinct sites visited by N Lévy flights on a one-dimensional lattice. *Physical Review* 53: 5774-5778.
- Bernal, P. A. (1990). La oceanografía del sistema de corrientes de Chile-Perú en relación a las pesquerías pelágicas : una revisión. In *Perspectivas de la actividad pesquera en Chile* (Barbieri, M. A., ed, pp. 35-48. Escuela de Ciencias del Mar, UCV, Valparaíso.
- Bernstein, C., Kacelnik, A., and Krebs, J. R. (1988). Individual decisions and the distribution of predators in a patchy environment. *Journal of Animal Ecology* 57: 1007-1026.
- Bernstein, C., Kacelnik, A., and Krebs, J. R. (1991). Individual decisions and the distribution of predators in a patchy environment. II. The influence of travel costs and structure of the environment. *Journal of Animal Ecology* 60: 205-225.
- Bertrand, A., Barbieri, M. A., Córdova, J., Hernández, C., Gómez, F., and Leiva, F. (2004a). Diel vertical behaviour, predator-prey relationships, and occupation of space by jack mackerel (*Trachurus murphyi*) off Chile. *ICES Journal of Marine Science* 61: 1105-1112.
- Bertrand, A., Bard, F.-X., and Josse, E. (2002). Tuna food habits related to the micronekton distribution in French Polynesia. *Marine Biology* 140: 1023-1037.
- Bertrand A., Gutierrez, M., Bertrand, S., Espinoza, P., Gerlotto, F., Ledesma, J., Quesquen, R., Alza, L., Peraltilla, S., Chipollini, A. and Chavez, F. (2005a). How fish habitat suitability does shape the 3D spatial organization of anchovy across scales? *ICES annual conference, Aberdeen, UK, ICES CM U:10*.
- Bertrand, A., Segura, M., Gutiérrez, M., and Vásquez, L. (2004b). From small-scale habitat loopholes to decadal cycles: a habitat-based hypothesis explaining fluctuation in pelagic fish populations off Peru. *Fish and Fisheries* 5: 296-316.
- Bertrand, S., Bertrand, A., Guevara-Carrasco, R., and Gerlotto F. (en révision). Fishers do behave in space just like other predators. *Fish and fisheries*.
- Bertrand, S., Burgos, J. M., Gerlotto, F., and Atiquipa, J. (2005b). Lévy trajectories of Peruvian purse-seiners as an indicator of the spatial distribution of anchovy (*Engraulis ringens*). *ICES J. Mar. Sci.* 62: 477-482.
- Bertrand S., Díaz E., Dewitte B, Swartzman G., Bertrand A., and Gutiérrez M. (2005c). From Kelvin waves to fishers' trajectories: evidences of multi-scales teleconnections in the Peruvian upwelling ecosystem. *ICES annual conference, Aberdeen, UK, CM 2005/L26*.
- Bertrand, S., Díaz, E., and Niquen, M. (2004c). Interactions between fish and fisher's spatial distribution and behaviour: an empirical study of the anchovy (*Engraulis ringens*) fishery of Peru. *ICES Journal of Marine Science* 61: 1127-1136.
- Bertrand S., Dewitte B., Bertrand A. and Gutiérrez M. (2005d). Dynamiques de l'écosystème péruvien : relations entre les ondes de Kelvin équatoriales et les dynamiques spatio-temporelles des masses d'eau côtières, des poissons et des pêcheurs. Association Française d'Halieumétrie. Nantes, France, 21-23/06/2005.
- Besag, J. E. (1977). Comment on 'Modeling spatial patterns' by B.D. Ripley. *Journal of the Royal Statistical Society B* 39: 193-195.
- Beverton, R. J. H., and Holt, S. J. (1957). On the dynamics of exploited fish populations. Facsimile reprint (1993). In *Fish and fisheries series*. Vol. 11. Chapman and Hall, London, U.K.
- Bez, N. (1997). Statistiques individuelles et géostatistique transitive en écologie halieutique. Thèse de doctorat, Ecole Nationale Supérieure des Mines de Paris, Paris.
- Bez, N. (2000). On the use of Lloyd's index of patchiness. *Fisheries Oceanography* 9: 372-376.
- Bez, N., and Rivoirard, J. (2000). On the role of sea surface temperature on the spatial distribution of early stages of mackerel using inertiograms. *ICES J. Mar. Sci.* 57: 383-392.
- Bez, N., and Rivoirard, J. (2001). Transitive geostatistics to characterise spatial aggregations with diffuse limits: an application on mackerel ichthyoplankton. *Fisheries Research* 50: 41-58.
- Bahri, T. (2000). Relations entre des variables environnementales et la distribution et structure de la biomasse de poissons pélagiques côtiers en Méditerranée. Thèse de doctorat, Université Pierre et Marie Curie, Paris VI.
- Block, B. A., Dewar, H., Farwell, C., and Prince, E. D. (1998). A new satellite technology for tracking the movements of Atlantic bluefin tuna. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U. S. A.* 95: 9384-9389.

- Block, B. A., Theo, S. L. H., Walli, A., Boustany, A., Stokesbury, M. J. W., Farwell, C. J., Weng, K. C., Dewar, H., and Williams, T. D. (2005). Electronic tagging and population structure of Atlantic bluefin tuna. *Nature* 434: 1121-1127.
- Botsford, L. W., Castilla, J. C., and Peterson, C. H. (1997). The Management of Fisheries and Marine Ecosystems. *Science* 277: 509-515.
- Bouchon, M., Cahuín, S., Díaz, E., and Ñiquen, M. (2000). Captura y esfuerzo pesquero de la pesquería de anchoveta peruana (*Engraulis rigens*). *Boletín del Instituto del Mar del Perú* 19: 109-115.
- Boustany, A. M., Davis, S. F., Puyle, P., Anderson, S. D., Le Boeuf, B. J., and Block, B. A. (2002). Expanded niche for white sharks. *Nature* 415: 35-36.
- Bovet, P., and Benhamou, S. (1988). Spatial analysis of animals' movements using a correlated random walk model. *Journal of Theoretical Biology* 131: 419-433.
- Bowne, D. R., and White, H. R. (2004). Searching strategy of the painted turtle *Chrysemys picta* across spatial scales. *Animal Behaviour* 68: 1401-1409.
- Boyd, I. L. (1996). Temporal scales of foraging in a marine predator. *Ecology* 77: 426-434.
- Boyd, R., and Richerson, P. J. (1995). Why does culture increase human adaptability. *Ethology and Sociobiology* 16: 125-143.
- Bradbury, R. H., and Reichelt, R. E. (1983). Fractal dimension of a coral reef at ecological scales. *Marine Ecology Progress Series* 10: 169-171.
- Bradbury, R. H., Reichelt, R. E., and Green, D. G. (1984). Fractals in ecology: methods and interpretation. *Marine Ecology Progress Series* 14: 295-296.
- Brehmer P. (2004). Analyse comparée des caractéristiques dynamiques et spatiales des bancs de *Sardinella aurita* (Valenciennes, 1847) de diverses populations : adaptations comportementales face à l'environnement et l'exploitation ; effet sur la capturabilité. Thèse Doctorat, Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Rennes.
- Bruno, R., and Raspa, G. (1989). Geostatistical characterization of fractal models of surfaces. *Geostatistics* 1: 77-89.
- Buitrón, B., and Perea, A. (2000). Aspectos reproductivos de la anchoveta peruana durante el periodo 1992-2000. *Boletín del Instituto del Mar del Perú* 19: 45-54.
- Burrough, P.A. (1986). Principles of Geographical Information Systems for Land Resources Assessment, Oxford, USA.
- Campbell, H. F., and Hand, A. J. (1999). Modeling the spatial dynamics of the U.S. purse-seine fleet operating in the western Pacific tuna fishery. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56: 1266-1277.
- Campbell, R. A. (2004). CPUE standardization and the construction of indices of stock abundance in a spatially varying fishery using general linear models. *Fisheries Research* 70: 209-227.
- Cardona, L., Revelles, M., Carreras, C., San Félix, M., Gazo, M., and Aguilar, A. (2005). Western Mediterranean immature loggerhead turtles: habitat use in spring and summer assessed through satellite tracking and aerial surveys. *Marine Biology* 147: 583-591.
- Carr, M.-E. (2002). Estimation of potential productivity in Eastern Boundary Currents using remote sensing. *Deep-Sea Res. Part II* 49: 59-80.
- Carr, M.-E., and Kearns, E. J. (2003). Production regimes in four Eastern Boundary Current systems. *Deep Sea Res. II* 50: 3199-3221.
- Castillo, S., and Mendo, J. (1987). Estimation of unregistered Peruvian anchoveta (*Engraulis ringens*) in official catch statistics, 1951 to 1982. In *The Peruvian anchoveta and its upwelling ecosystem: three decades of change* (D. Pauly and I. Tsukayama eds), pp. 109-116. ICLARM Studies and Reviews, Manila.
- Catry, P., Philips, R. A., Phalan, B., Silk, J. R. D., and Croxall, J. P. (2004). Foraging strategies of grey-headed albatrosses *Thalassarche chrysostoma*: integration of movements, activity and feeding events. *Marine Ecology Progress Series* 280: 261-273.
- Chase, J. M. (1998). Central-place forager effects on food web dynamics and spatial pattern in Northern California meadows. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U. S. A.* 79: 1236-1245.
- Chavez, F. P., Pennington, J. T., Castro, C. G., Ryan, J. P., Michisaki, R. P., Schlining, B., Walz, P., Buck, K. R., McFadyen, A., and Collins, C. A. (2002). Biological and chemical consequences of the 1997-1998 El Niño in central California waters. *Progress in Oceanography* 54: 205-232.
- Chavez, F. P., Ryan, J., Lluch-Cota, S. E., and Ñiquen C., M. (2003). From anchovies to sardines and back: multidecadal change in the Pacific Ocean. *Science* 299: 217-221.
- Chen, D., Cane, M. A., Kaplan, A., Zebiak, S., and Huang, D. (2004). Predictability of El Niño over the past 148 years. *Nature* 428: 733-736.
- Clark, C. W., and Mangel, M. (1979). Aggregation and fishery dynamics: a theoretical study of schooling and the purse seine tuna fisheries. *Fishery Bulletin* 77: 317-337.
- Clark, P., and Evans, F. (1954). Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. *Ecology* 35: 445-453.
- Clarke, A. J., and Lebedev, A. (1999). Remotely driven decadal and longer changes in the coastal Pacific waters of the Americas. *Journal of Physical Oceanography* 29: 828-835.

- Colas, F. (2003). Circulation et dispersion Lagrangiennes en Atlantique Nord-Est. Thèse de doctorat, Laboratoire de physique des océans, Université de Bretagne Occidentale, Brest.
- Cole, B. J. (1995). Fractal time in animal behaviour: the movement activity of *Drosophila*. *Animal Behaviour* 50: 1317-1324.
- Couzin, I. D., Krause, J., Franks, N. R., and Levin, S. A. (2005). Effective leadership and decision-making in animal groups on the move. *Nature* 433: 513-516.
- Couzin, I. D., Krause, J., James, R., Ruxton, G. D., and Franks, N. R. (2002). Collective memory and spatial sorting in animal groups. *Journal of Theoretical Biology* 218: 1-11.
- Crecco, V., and Overholtz, W. J. (1990). Causes of density-dependent catchability for Georges Bank Haddock *Melanogrammus aeglefinus*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 47: 385-394.
- Croft, D. P., Krause, J., Couzin, I. D., and Pitcher, T. J. (2003). When fish shoals meet: outcomes for evolution and fisheries. *Fish and Fisheries* 4: 138-146.
- Csirke, J. (1989). Changes in the catchability coefficient in the Peruvian anchoveta (*Engraulis ringens*) fishery. Papier présenté à la conférence "The Peruvian upwelling ecosystem: dynamics and interactions", IMARPE, Callao, Peru, 1989.
- Csirke, J., Guevara-Carrasco, R., Cárdenas, G., Ñiquen, M. and Chipollini, A. (1996). Situación de los recursos anchoveta (*Engraulis ringens*) y sardina (*Sardinops sagax*) a principios de 1994 y perspectivas para la pesca en el Perú, con particular referencia a las regiones norte y centro de la costa peruana. *Boletín del Instituto del Mar del Perú* 15: 1-23.
- Cuddington, K., and Yodzis, P. (2002). Predator-prey dynamics and movement in fractal environments. *The American Naturalist* 160: 119-134.
- Cury, P. (1988). Pressions sélectives et nouveautés évolutives : une hypothèse pour comprendre certains aspects des fluctuations à long terme des poissons pélagiques côtiers. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 45: 1099-1107.
- Cury, P. (1994). Obstinate nature: an ecology of individuals. Thoughts on reproductive behaviour and biodiversity. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 51: 1664-1671.
- Cury, P., and Cayre, P. (2001). Hunting became a secondary activity 2000 years ago: marine fishing did the same in 2021. *Fish and Fisheries* 2: 162-169.
- Cury, P., and Christensen, V. (2005). Quantitative Ecosystem Indicators for Fisheries Management. *ICES Journal of Marine Science* 62: 307-310.
- Dagorn, L., Bach, P., and Josse, E. (2000a). Movement patterns of large bigeye tuna (*Thunnus obesus*) in the open ocean determined using ultrasonic telemetry. *Marine Biology* 136: 361-371.
- Dagorn, L., Josse, E., and Bach, P. (2000b). Individual differences in horizontal movements of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) in nearshore areas in French Polynesia, determined using ultrasonic telemetry. *Aquatic Living Resources* 13: 193-202.
- da Luz, M. G. E., Buldyrev, S. V., Havlin, S., Raposo, E. P., Stanley, H. E., and Viswanathan, G. M. (2001). Improvements in the statistical approach to random Lévy flight searches. *Physica A* 295: 89-92.
- Dale, M. R. T., Dixon, P., Fortin, M.-J., Legendre, P., Myers, D. E., and Rosenberg, M. S. (2002). Conceptual and mathematical relationship among methods for spatial analysis. *Ecography* 25: 558-577.
- Daly, M., and Wilson, M. I. (1999). Human evolutionary psychology and animal behaviour. *Animal Behaviour* 57: 509-519.
- David, F. N., and Moore, P. G. (1954). Notes on contagious distributions in plant populations. *Annals of Botany, New Series* 18: 47-53.
- Davoren, G. K., Montevecchi, W. A., and Anderson, J. T. (2002). Scale-dependent associations of predators and prey: constraints imposed by flightlessness of common murre. *Marine Ecology Progress Series* 245: 259-272.
- Davoren, G. K., Montevecchi, W. A., and Anderson, J. T. (2003a). Distributional patterns of a marine bird and its prey: habitat selection based on prey and conspecific behaviour. *Marine Ecology Progress Series* 256: 229-242.
- Davoren, G. K., Montevecchi, W. A., and Anderson, J. T. (2003b). Search strategies of a pursuit-diving marine bird and the persistence of prey patches. *Ecological Monographs* 73: 463-481.
- Delgado, E., Sánchez, S., Chang, F., Villanueva, P., and Fernández, C. (2001). El fitoplancton frente a la costa Peruana durante El Niño 1997-98. In *El Niño en América Latina: impactos biológicos y sociales* (Tarazona, W.E. Arnts and E. Castillo de Maruenda eds), pp. 29-38. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, Lima, Perú.
- Deneubourg, J. L., Aron, S., Goss, S., Pasteels, J. M., and Duerinck, G. (1986). Random behaviour, amplification processes and number of participants: how they contribute to the foraging properties of ants. *Physica* 22D 176-186.
- Deng, R., Dichmont, C., Milton, D., Haywood, M., Vance, D., Hall, N., and Die, D. (2005). Can vessel monitoring system data also be used to study trawling intensity and population depletion? The example of Australia's northern prawn fishery. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 62: 611-622.

- deYoung, B., Harris, R., Alheit, J., Beaugrand, G., Mantua, N., and Shannon, L. (2004). Detecting regime shifts in the ocean: data considerations. *Progress in Oceanography* 60: 143-164.
- Dewitte B., Illig, S. Parent, L. duPenhoat, Y. Gourdeau L., and Verron, J. (2003). Tropical Pacific baroclinic mode contribution and associated long waves for the 1994-1999 period from an assimilation experiment with altimetric data. *Journal of Geophysical Research* 108 (C4): 3121-3138.
- Dewitte, B., Gushchina, D., duPenhoat, Y., and Lakeev, S. (2002). On the importance of subsurface variability for ENSO simulation and prediction with intermediate coupled models of the Tropical Pacific: A case study for the 1997-1998 El Niño. *Geophysical Research Letters* 29 (14): Art. No. 1666.
- Díaz, E. (2005). Eficiencia de la flota de cerco en función a la distribución espacial de la anchoveta peruana (*Engraulis ringens*) entre 1998 y el 2001. Tesis de Biólogo, Universidad Nacional Mayor de San Marcos.
- Dicke, M., and Burrough, P. A. (1988). Using fractal dimensions for characterizing tortuosity of animal trails. *Physiological Entomology* 13: 393-398.
- Dixon, P. M. (2002). Ripley's K function. In *Encyclopedia of environmetrics*, vol.3 (El-Shaarawi, A. H. and Piegorsch, W. W. eds), pp. 1796-1803, John Wiley & Sons, Ltd, Chichester.
- Dorn, M. W. (1997). *Mesoscale fishing patterns of factory trawlers* (Report Number vol. 38). CalCOFI.
- Dorn, M. W. (1998). Fine-scale fishing strategies of factory trawlers in a midwater trawl fishery for Pacific hake (*Merluccius productus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55: 180-198.
- Dorn, M. W. (2001). Fishing behavior of factory trawlers: a hierarchical model of information processing and decision-making. *ICES Journal of Marine Science* 58: 238-252.
- Dreyfus-León, M. J. (1999). Individual-based modelling of fishermen search behaviour with neural networks and reinforcement learning. *Ecological Modelling* 120: 287-297.
- Durier, V., and Rivault, C. (2001). Effect of spatial knowledge and feeding experience on foraging choices in German cockroaches. *Animal Behaviour* 62: 681-688.
- Eales, J., and Wilen, J. E. (1986). An examination of fishing location choice in the pink shrimp fishery. *Marine Resource Economics* 2: 331-351.
- Edwards, M., and Richardson, A. J. (2004). Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch. *Nature* 430: 881-884.
- Escribano, R., Daneri, G., Farías, L., Gallardo, V. A., González, H. E., Gutiérrez, D., Lange, C. B., Morales, C. E., Pizarro, O., Ulloa, O., and Braun, M. (2004). Biological and chemical consequences of the 1997-1998 El Niño in the Chilean coastal upwelling system: a synthesis. *Deep Sea Research II* 51: 2389-2411.
- Espino, M. (2003). Estrategia de gestión ambiental para el Pacífico Oriental con especial mención a la pesquería peruana. Tesis de Magíster de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima, Peru.
- Espinoza, P. (2000). Interacción trófica merluza-anchoveta: ¿existe realmente impacto por predación? *Boletín del Instituto del Mar del Perú* 19: 15-20.
- Espinoza, P., and Blaskovic, V. (2000). Cambios en la dieta de la anchoveta *Engraulis ringens* y su influencia en la dinámica de alimentación. *Boletín del Instituto del Mar del Perú* 19: 21-27.
- FAO. (1995). Code of Conduct for Responsible Fisheries. Food and Agriculture Organization, Rome.
- FAO. (2003). Fisheries management. The ecosystem approach to fisheries. *FAO Technical Guidelines for Responsible Fisheries* 4 (Suppl. 2). 112 pp.
- FAO. (2004). *Situation mondiale des pêches et de l'aquaculture 2004* (Report Number ISBN 92-5-205177-5). FAO, Rome.
- Fauchald, P. (1999). Foraging in a hierarchical patch system. *The American Naturalist* 153: 603-613.
- Fauchald, P., and Erikstad, K. E. (2002). Scale-dependent predator-prey interactions: the aggregative response of seabirds to prey under variable prey abundance and patchiness. *Marine Ecology Progress Series* 231: 279-291.
- Fauchald, P., Erikstad, K. E., and Skarsfjord, H. (2000). Scale-dependent predator-prey interactions: the hierarchical spatial distribution of seabirds and preys. *Ecology* 81: 773-783.
- Fiedler, P. C. (2002). Environmental change in the eastern tropical Pacific Ocean: review of ENSO and decadal variability. *Marine Ecology Progress Series* 244: 265-283.
- Focardi, S., Marcellini, P., and Montanaro, P. (1996). Do ungulates exhibit food density threshold? A field study of optimal foraging and movement patterns. *Journal of Animal Ecology* 65: 606-620.
- Foot, K. G., Knudsen, H. P., Vestnes, D. N., MacLennan, D. N. and Simmonds, E. J. (1987). Calibration of acoustic instruments for fish density estimation: a practical guide. *ICES Cooperative Research Report*, No. 144: 1-69.
- Fortin, M.-J., Keitt, T. H., Maurer, B. A., Taper, M. L., Kaufman, D. M., and Blackburn, T. M. (2005). Species' geographic ranges and distributional limits: pattern analysis and statistical issues. *Oikos* 108: 7-17.
- Frank, K. T., and Leggett, W. C. (1994). Fisheries ecology in the context of ecological and evolutionary theory. *Annual Review of Ecological Systems* 25: 401-422.
- Fréon, P., Cury, P., Shannon, L. J., and Roy, C. (2005a). Sustainable exploitation of small pelagic fish stocks challenged by environmental and ecosystem changes: a review. *Bulletin of Marine Science* 76: 385-462.

- Fréon, P., Drapeau, L., David, J. H. M., Moreno, A. F., Leslie, R. W., Oosthuizen, W. H., Shannon, L. J., and van der Lingen, C. D. (2005b). Spatialized ecosystem indicators in the southern Benguela. *ICES Journal of Marine Science* 62: 459-468.
- Fréon, P., Gerlotto, F., and Misund, O. A. (1993). Consequences of fish behaviour for stock assessment. *ICES Marine Science Symposia* 196: 190-195.
- Fréon, P., Gerlotto, F., and Soria, M. (1992). Changes in school structure according to external stimuli: description and influence on acoustic assessment. *Fisheries Research* 15: 45-66.
- Fréon, P., and Misund, O. A. (1999). *Dynamics of pelagic fish distribution and behaviour: effects on fisheries and stock assessment*. Blackwell Science.
- Fretwell, S. D., and Lucas, H. L. (1970). On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheoretica* 19: 16-36.
- Fritz, H., Said, S., and Weimerskirch, H. (2003). Scale-dependent hierarchical adjustments of movement patterns in a long-range foraging seabird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 270: 1143-1148.
- Frontier, S. (1977). Réflexions pour une théorie des écosystèmes. *Bulletin of Ecology* 8: 445-464.
- Frontier, S. (1987). Applications of fractal theory to ecology. In *Developments in Numerical Ecology* (Legendre, P., and Legendre, L., eds.), pp. 335-378. Springer-Verlag, Berlin.
- Frontier, S., Pichod-Viale, D., Lepître, A., Davoult, D., and Luczak, C. (2004). *Ecosystèmes*. Dunod, Paris.
- Gaertner, D., and Dreyfus-Leon, M. (2004). Analysis of non-linear relationships between catch per unit effort and abundance in a tuna purse seine fishery simulated with artificial neural networks. *ICES Journal of Marine Science* 61: 812-820.
- Garcia, S. M. (2000). The FAO definition of sustainable development and the Code of Conduct for Responsible Fisheries: an analysis of the related principles, criteria and indicators. *Marine and Freshwater Research* 51: 535-541.
- Garcia, S. M., and Cochrane, K. L. (2005). Ecosystem approach to fisheries: a review of implementation guidelines. *ICES Journal of Marine Science* 62: 311-318.
- Garrison, L. P., Michaels, W., Link, J., and Forgarty, M. J. (2002). Spatial distribution and overlap between ichthyoplankton and pelagic fish and squids on the southern flank of Georges Bank. *Fisheries Oceanography* 11: 267-285.
- Gautestad, A. O., and Mysterud, I. (2005). Intrinsic scaling complexiy in animal dispersion and abundance. *The American Naturalist* 165: 44-55.
- Gauthiez, F. (1997). Structuration spatiale des populations des poissons marins démersaux. Thèse de doctorat, Biométrie, Université Claude Bernard - Lyon I, Lyon.
- Geary, R. C. (1954). The contiguity ratio and statistical mapping. *The Incorporated Statistician* 5: 115-145.
- Gerlotto, F. (1993). Identification and spatial stratification of tropical fish concentrations using acoustic populations. *Aquatic Living Resources* 6: 243-254.
- Gerlotto, F., Castillo, J., Saavedra, A., Barbieri, M. A., Espejo, M. and Cotel, P. (2004). Three-dimensional structure and avoidance behaviour of anchovy and common sardine schools in central southern Chile. *ICES Journal of Marine Science* 61: 1120-1126.
- Gerlotto, F., and Marchal, E. (1987). "The concept of acoustic populations: its use for analysing the results of acoustics cruises." Paper presented at the International Symposium on Fisheries Acoustics, June 22-26, 1987, Seattle, USA.
- Gerlotto, F., and Paramo, J. (2003). The three-dimensional morphology and internal structure of clupeid schools as observed using vertical scanning multibeam sonar. *Aquatic Living Resources* 16: 113-122.
- Gillis, D. M. (2003). Ideal free distributions in fleet dynamics: a behavioral perspective on vessel movement in fisheries analysis. *Canadian Journal of Zoology* 81: 177-187.
- Gillis, D. M., and Frank, K. T. (2001). Influence of environment and fleet dynamics on catch rates of eastern Scotian Shelf cod through the early 1980s. *ICES Journal of Marine Science* 58: 61-69.
- Gillis, D. M., Peterman, R. M., and Tyler, A. V. (1993). Movement dynamics in a fishery: application of the ideal free distribution to spatial allocation of effort. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50: 323-333.
- Gillis, D. M., and Showell, M. A. (2002). Risk and information use in two competing fleets: Russian and Cuban exploitation of silver hake (*Merluccius bilinearis*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 59: 1275-1286.
- Gillson, L. (2004). Evidence of hierarchical patch dynamics in an East African Savanna? *Landscape Ecology* 19: 883-894.
- Girard, C., Benhamou, S., and Dagorn, L. (2004). FAD: Fish Aggregating Device or Fish Attracting Device? A new analysis of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) movements around floating objects. *Animal Behaviour* 67: 319-326.
- Gisiger, T. (2001). Scale invariance in biology: coincidence or footprint of a universal mechanism? *Biological Review* 76: 161-209.
- Gohin, F. (1985). Geostatistics applied to fish distributions as derived from acoustic surveys. Working Document, Acoustic Working Group Meeting, Tromso, 22-24 May 1985.

- González, H. E., Sobarzo, M., Figueroa, D., and Nöthig, E.-M. (2000). Composition, biomass and potential grazing impact of the crustacean and pelagic tunicates in the northern Humboldt Current area off Chile: differences between El Niño and non-El Niño years. *Marine Ecology Progress Series* 195: 201-220.
- Grünbaum, D. (1998). Using spatially explicit models to characterize foraging performance in heterogeneous landscapes. *The American Naturalist* 151: 97-115.
- Grünbaum, D. (1999). Advection-diffusion equations for generalized tactic searching behaviors. *Journal of Mathematical Biology* 38: 169-194.
- Grünbaum, D. (2000). Advection-diffusion equations for internal state-mediated random walks. *SIAM Journal of Applied Mathematics* 61: 43-73.
- Guo, Q., Taper, M., Schoenberger, M., and Brandle, J. (2005). Spatial-temporal population dynamics across species range: from center to margin. *Oikos* 108: 47-57.
- Gustafson, E. J. (1998). Quantifying landscape spatial pattern: what is the state of the art? *Ecosystems* 1: 143-156.
- Gutiérrez, M. (2001). Efectos del evento El Niño 1997-98 sobre la distribución y abundancia de anchoveta (*Engraulis ringens*). In *El Niño en América Latina: impactos biológicos y sociales* (Tarazona, W.E. Arnts and E. Castillo de Maruenda eds), pp. 55-72. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, Lima, Perú.
- Gutiérrez, M., Niquen, M., Peraltilla, S., and Herrera, N. (2000). Las operaciones Eureka: una aproximación a la abundancia de anchoveta en el periodo 1966-1982. *Boletín del Instituto del Mar del Perú* 19: 83-102.
- Halley, J. M., Hartley, S., Kallimanis, A. S., Kunin, W. E., Lennon, J. J., and Sgardelis, S. P. (2004). Uses and abuses of fractal methodology in ecology. *Ecology Letters* 7: 254-271.
- Hancock, J., Hart, P. J. B., and Antezana, T. (1995). Searching behaviour and catch of horse mackerel (*Tachurus murphyi*) by industrial purse-seiners off south-central Chile. *ICES Journal of Marine Science* 52: 991-1004.
- Hare, S.R. (1996). Low frequency climate variability and salmon production. *PhD dissertation*, School of Fisheries, University of Washington, Seattle.
- Harley, S. J., Myers, R. A., and Dunn, A. (2001). Is catch-per-unit-effort proportional to abundance? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58: 1760-1772.
- Haury, L. R., McGowan, J. A., and Wiebe, P. H. (1978). Patterns and processes in the time-space scales of plankton distributions. In *Spatial pattern in plankton communities*, J.H. Steele, Ed. ed., pp. 277-327, Plenum, New York, USA.
- Healey, M. C., and Morris, J. F. T. (1992). The relationship between the dispersion of salmon fishing vessels and their catch. *Fisheries Research* 15: 135-145.
- Healey, M. C., Thomson, R. E., and Morris, F. T. (1990). Distribution of commercial troll fishing vessels off Southwest Vancouver Island in relation to fishing success and Oceanic water properties and circulation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 47: 1846-1864.
- Henrich, J., and McElreath, R. (2003). The evolution of cultural evolution. *Evolutionary Anthropology* 12: 123-135.
- Hilborn, R., and Walters, C. J. (1987). A general model for simulation of stock and fleet dynamics in spatially heterogeneous fisheries. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 44: 1366-1369.
- Hilborn, R., and Walters, C. J. (1992). *Quantitative fisheries stock assessment. Choice, dynamics and uncertainty*. Chapman and Hall, New York - London.
- Holland, D. S., and Sutinen, J. G. (1999). An empirical model of fleet dynamics in New England trawl fisheries. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56: 253-264.
- Hormazabal, S., Shaffer, G., and Pizarro, O. (2002). Tropical Pacific control of intraseasonal oscillations off Chile by way of oceanic and atmospheric pathways. *Geophysical Research Letters* 29(6): 13481.
- Houston, A. I., and McNamara, J. M. (1988). The ideal free distribution when competitive abilities differ: an approach based on statistical mechanics. *Animal Behaviour* 36: 166-174.
- Hutchings, J. A. (1996). Spatial and temporal variation in the density of northern cod and a review of hypotheses for the stock's collapse. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53: 943-962.
- Hutchings, J. A. (2000). Collapse and recovery of marine fishes. *Nature* 406: 882-885.
- Huth A., Wissel C. (1992) The simulation of the movement of fish schools. *Journal of Theoretical Biology* 156: 365-385.
- Huth A., Wissel C. (1993) Analysis of the behaviour and the structure of fish schools by means of computer simulations. *Comments in Theoretical Biology* 3: 169-201.
- Huth A., Wissel C. (1994) The simulation of fish schools in comparison with experimental data. *Ecological Modelling* 75/76: 135-145.
- Hutton, T., Mardle, S., Pascoe, S., and Clark, R. A. (2004). Modelling fishing location choice within mixed fisheries: English North Sea beam trawlers in 2000 and 2001. *ICES Journal of Marine Science* 61: 1443-1452.
- Iriarte, J. L., and González, H. E. (2004). Phytoplankton size structure during and after the 1997/98 El Niño in a coastal upwelling area of the northern Humboldt Current System. *Marine Ecology Progress Series* 269: 83-90.
- Iriarte, J. L., Pizarro, G., Troncoso, V. A., and Sobrazo, M. (2000). Primary production and biomass of size-fractionated phytoplankton off Antofagasta, Chile (23-24°S) during pre-El Niño and El Niño 1997. *Journal of Marine Systems* 26: 37-51.

- Jackson, A. L., Ranta, E., Lundberg, P., Kaitala, V., and Ruxton, G. D. (2004). Consumer-resource matching in a food chain when both predators and prey are free to move. *Oikos* 106: 445-450.
- Jackson, J. B. C., Kirby, M. X., Berger, W. H., Bjorndal, K. A., Botsford, L. W., Bourque, B. J., Bradbury, R. H., Cooke, R., Erlandson, J., Estes, J. A., Hughes, T. P., Kidwell, S., Lange, C. B., Lenihan, H. S., Pandolfi, J. M., Peterson, C. H., Steneck, R. S., Tegner, M. J., and Warner, R. R. (2001). Historical Overfishing and the Recent Collapse of Coastal Ecosystems. *Science* 297: 229-238.
- Jarre, A., Muck, P. and Pauly, D. (1991). Two approaches for modelling fish stock interactions in the Peruvian upwelling system. *ICES marine Science Symposia* 193: 171-184.
- Johnson, A. R., Wiens, J. A., Milne, B. T., and Crist, T. O. (1992). Animal movements and population dynamics in heterogeneous landscapes. *Landscape Ecology* 7: 63-75.
- Jonsen, I. D., and Myers, R. A. (2003). Meta-analysis of animal movements using state-space models. *Ecology* 84: 3055-3063.
- Jupp, P. E., and Mardia, K.V. (1980). A general correlation coefficient for directional data and related regression problems. *Biometrika* 67:163-173.
- Kareiva, P., and Wennergren, U. (1995). Connecting landscape patterns to ecosystem and population processes. *Nature* 373: 299-302.
- Konchina, Y. V. (1991). Trophic status of the Peruvian anchovy and sardine. *Journal of Ichthyology* 31: 59-72.
- Kotliar, N. B., and Wiens, J. A. (1990). Multiple scales of patchiness and patch structure: a hierarchical framework for the study of heterogeneity. *Oikos* 59: 253-260.
- Krivan, V. (1997). Dynamic ideal free distribution: effects of optimal patch choice on predator-prey dynamics. *American Naturalist* 149: 164-178.
- Lancaster, J., and Downes, B. J. (2004). Spatial point pattern analysis of available and exploited resources. *Ecography* 27: 94-102.
- Larkin, P. A. (1996). Concepts and issues in marine ecosystem management. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 6: 139-164.
- Lau, K. -M., and Waliser, D. E. (2005). Intraseasonal Variability in the Atmosphere-Ocean Climate System, Praxis, Chichester, U.K.
- Lavaniegos, B. E., Gaxiola-Castro, G., Jiménez-Pérez, L. C., González-Esparza, M. R., Baumgartner, T., and García-Cordova, J. (2003). 1997-98 El Niño effects on the pelagic ecosystem of the California current off Baja California, Mexico. *Geofísica Internacional* 42: 483-494.
- Lebart, L., Morineau, A., and Prion, M. (2000). Statistique exploratoire multidimensionnelle, 3rd edn. Dunod, Paris.
- Leduc, A., Prairie, Y. T., and Bergeron, Y. (1994). Fractal dimension estimates of a fragmented landscape: sources of variability. *Landscape Ecology* 9: 279-286.
- Legendre, P. (1993). Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology* 74: 1659-1673.
- Legendre, P., and Fortin, M.-J. (1989). Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* 80: 107-138.
- Legendre, P. and Legendre, L. (1998). Numerical ecology, 2nd English edition. Elsevier Science BV, Amsterdam.
- Levandowsky M., Klafter J., and White, B. S. (1988). Swimming behaviour and chemosensory responses in the protistan microzooplankton as a function of the hydrodynamic regime. *Bulletin of Marine Science* 43: 758-763.
- Levin, S. A. (1992). The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73: 1943-1967.
- Lima, S. L., and Zollner, P. A. (1996). Anti-predatory vigilance and limits to collective detection of predatory attack: spatial and visual separation between forages. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 38: 355-363.
- van der Lingen, C.D. (2002). Diet of sardine *Sardinops sagax* in the southern Benguela upwelling ecosystem. *South African Journal of Marine Science* 24: 301-316.
- Link, J. S. (2002). What does ecosystem-based fisheries management mean? *Fisheries* 27: 18-21.
- Lloyd, M. (1967) Mean crowding. *Journal of Animal Ecology* 36:1-30.
- Lluch-Belda, D., Crawford, R. J. M., Kawasaki, T., MacCall, A. D., Parrish, R. H., Schwartzlose, R. A. and Smith, P. E. (1989). World-wide fluctuations of sardine and anchovy stocks: the regime problem. *South African Journal of Marine Science* 8: 195-205.
- Lluch-Belda, D., Schwartzlose, R. A., Serra, R., Parrish, R., Kawasaki, T., Hedgecock, D., and Crawford, R. J. M. (1992). Sardine and anchovy regime fluctuations of abundance in four regions of the world oceans: a workshop report. *Fisheries Oceanography* 1: 339-347.
- Lutcavage, M., Brill, R. W., Skomal, G. B., Cahse, B. C., Goldstein, J. L., and Tutein, J. (2000). Traking adult North Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) in the northwestern Atlantic using ultrasonic telemetry. *Marine Biology* 137: 347-358.
- MacCall, A. D. (1990). *Dynamic geography of marine fish populations*. University of Washington Press, Washington.
- Mackinson, S., Nøttestad, L., Guénette, S., Pitcher, T., Misund, O. A., and Ferno, A. (1999). Cross-scale observations on distribution and behavioural dynamics of ocean feeding Norwegian spring-spawning herring (*Clupea harengus* L.). *ICES Journal of Marine Science* 56: 613-626.
- Mackinson, S., Sumaila, U. R., and Pitcher, T. J. (1997). Bioeconomics and catchability: fish and fishers behaviour during stock collapse. *Fisheries Research* 31: 11-17.

- MacLennan, D. N., Fernandes, P. G., and Dalen, J. (2002). A consistent approach to definitions and symbols in fisheries acoustics. *ICES Journal of Marine Science* 59: 365-369.
- MacLennan, D. N., and Simmonds, E. J. (1992). *Fisheries acoustics*. Chapman and Hall.
- Mahevas, S., and Pelletier, D. (2004). ISIS, a generic and spatially explicit simulation tool for evaluating the impact of management measures on fisheries dynamics. *Ecological Modelling* 171: 65-84.
- Mandelbrot, B. B. (1977). *Fractals, form, chance and dimension*. W. H. Freeman and company, San Francisco.
- Mandelbrot, B. B. (1982). *The Fractal Geometry of Nature*. W. H. Freeman, New York, 1982.
- Mangel, M., and Beder, J. H. (1985). Search and stock depletion: theory and applications. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 42: 150-163.
- Mangel, M., and Clark, C. W. (1983). Uncertainty, search, and information in fisheries. *Rapports et Procès-verbaux des Réunions du Conseil international pour l'Exploration de la Mer* 41: 93-103.
- Mann, K. H., and Lazier, J. R. N. (1996). *Dynamics of marine ecosystems - Biological-physical interactions in the oceans* (Second ed.). Blackwell science.
- Mantua, N. J., Hare, S. R., Zhang, Y., Wallace, J. M. and Francis, R. C. (1997). A Pacific decadal climate oscillation with impacts on salmon. *Bulletin of the American Meteorological Society* 78: 1069-1079.
- Maravelias, C. D., Reid, D. G., DSimmonds, E. J., and Haralabous, J. (1996). Spatial analysis and mapping of acoustic survey data in the presence of high local variability: geostatistical application to North Sea herring (*Clupea harengus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53: 1497-1505.
- Marchal, E. (1990). Utilisation de l'acoustique dans l'étude des structures agrégatives des organismes pélagiques (couches, bancs). *Océanis* 16: 91-96.
- Marell, A., Ball, J. P., and Hofgaard, A. (2002). Foraging and movement paths of female reindeer: insights from fractal analysis, correlated random walks and Lévy flights. *Canadian Journal of Zoology* 80: 854-865.
- Margalef, R. (1973). Some critical remarks on the usual approaches to ecological modelling. *Investigaciones Pesqueras* 37: 621-640.
- Margalef, R. (1979). The organization of space. *Oikos* 33: 152-159.
- Mark, D. M. (1984). Fractal dimension of a coral reef at ecological scales: a discussion. *Marine Ecology Progress Series* 14: 293-294.
- Marrs, S. J., Tuck, I. D., Atkinson, R. J. A., Stevenson, T. D. I., and Hall, C. (2002). Position data loggers and logbooks as tools in fisheries research: results of a pilot study and some recommendations. *Fisheries Research* 58: 109-117.
- Martin, P. A. (2004). *Physique statistique des processus irréversibles*. Cours issu du D.E.A. de physique statistique et phénomènes non linéaires de l'Ecole Normale Supérieure de Lyon et D.E.A. de physique théorique.
- Massé, J., Koutsikopoulos, C., and Patty, W. (1996). The structure and spatial distribution of pelagic fish schools in multispecies clusters: an acoustic study. *ICES Journal of Marine Science* 53: 155-160.
- Matheron, G. (1962). *Traité de géostatistique appliquée*. Tome 1, Editions Technip, Paris.
- Matheron, G. (1978). Estimer et choisir - Essai sur la pratique des probabilités. *Les cahiers du centre de morphologie mathématique* fascicule 7, 175 pp.
- Mathiesen, O. A. (1989). Adaptation of the anchoveta (*Engraulis ringens*) to the Peruvian upwelling system. pp. 220-234 In *The Peruvian upwelling ecosystem: dynamics and interactions* (D. Pauly, P. M., J. Mendo and I. Tsukayama, eds). ICLARM Conference Proceeding.
- Morales, J. M., Haydon, D. T., Farair, J., Holsinger, K. E., and Fryxell, J. M. (2004). Extracting more out of relocation data: building movement models as mixture of random walks. *Ecology* 85: 2436-2445.
- Moran, P. A. P. (1950). Notes on continuous stochastic phenomena. *Biometrika* 37: 17-37.
- Maury, O. (1998). *Modélisation spatiale en halieutique - Approche par simulateur sous SIG - Application à la modélisation hiérarchique de la population de thons albacore (Thunnus albacares) de l'Atlantique tropical*. Thèse de doctorat, Halieutique, Ecole nationale supérieure agronomique de Rennes.
- McFarlane, G. A., King, J. K., and Beamish, R. J. (2000). Have there been recent changes in climate? Ask the fish. *Progress in Oceanography* 47: 147-169.
- McKinnell, S. M., Brodeur, R. D., Hanawa, K., Hollowed, A. B., Polovina, J. J. and Zhang, C. -I. (2001). An introduction to the Beyond El Niño conference: climate variability and marine ecosystem impacts from the tropics to the Arctic. *Progress in Oceanography* 49: 1-6.
- Mello, L. G. S., and Rose, G. A. (2005). Using geostatistics to quantify seasonal distribution and aggregation patterns of fishes: an example of Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 62: 659-670.
- Millischer, L. (2000). *Modélisation individuelle centrée des comportements de recherche des navires de pêche*. Thèse de Doctorat, Spécialité Halieutique, Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Rennes, Rennes.
- Minobe, S. (2000). Spatio-temporal structure of the pentadecadal variability over the North Pacific. *Progress in Oceanography* 47: 381-408.
- Mitchell, M. S., and Powell, R. A. (2004). A mechanistic home range model for optimal use of spatially distributed resources. *Ecological Modelling* 177: 209-232.
- Monod, T. 1991. *Plongées profondes, Bathyfolages*. Collection Terres d'aventure, éditions Actes Sud, Paris.

- Morales, J. M., Haydon, D. T., Farair, J., Holsinger, K. E., and Fryxell, J. M. (2004). Extracting more out of relocation data: building movement models as mixture of random walks. *Ecology* 85: 2436-2445.
- Morisita, M. (1959). Measuring the dispersion of individuals and the analysis of distributional patterns. *Memoirs of the Faculty of Science Kochi University Series D. Biology* 2: 215-235.
- Morse, D. R., Lawton, J. H., Dodson, M. M., and Williamson, M. H. (1985). Fractal dimension of vegetation and the distribution of arthropod body lengths. *Nature* 314: 731-733.
- Mouillot, D., and Viale, D. (2001). Satellite tracking of a fin whale (*Balaenoptera physalus*) in the north-western Mediterranean Sea and fractal analysis of its trajectory. *Hydrobiologia* 452: 163-171.
- Muck, P. (1989). Major trends in the pelagic ecosystem off Peru and their implications for management. In *The Peruvian upwelling ecosystem: dynamics and interactions* (D. Pauly, P. M., J. Mendo and I. Tsukayama, ed, pp. 368-403. ICLARM Conference Proceedings.
- Muck, P., and Sanchez, G. (1987). The importance of mackerel and horse mackerel predation for the Peruvian anchoveta stock (a population and feeding model). In *The Peruvian anchoveta and its upwelling ecosystem: three decades of change* (D. Pauly and I. Tsukayama eds), pp. 276-293. ICLARM Studies and Reviews, Manila.
- Murawski, S. A., and Finn, J. T. (1988). Biological bases for mixed-species fisheries: species co-distribution in relation to environmental and biotic variables. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 45: 1720-1735.
- Murray, J. D. (1993). Mathematical biology. Second Corrected Edition. Springer-Verlag, Berlin.
- Myers, R., and Cadigan, N. (1995). Was an increase in natural mortality responsible for the collapse of northern cod? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 52: 1274-1285.
- Nams, V. O. (1996). The VFractal: a new estimator for fractal dimension of animal movement paths. *Landscape Ecology* 11: 289-297.
- Nams, V. O. (2005). Using animal movement paths to measure response to spatial scale. *Oecologia* 143: 179-188.
- Neilson, J. D., Annis, L., Perley, P., Clay, A., Croft, C., and O'Connor, M. (2002). Seasonal aggregations of Canadian east coast pollock as inferred from the commercial fishery and hydroacoustic observations. *Journal of Fish Biology* 61: 1067-1084.
- Newlands, N. K., Lutcavage, M. E., and Pitcher, T. J. (2004). Analysis of foraging movements of Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*): individuals switch between two modes of search behaviour. *Population Ecology* 46: 39-53.
- Nilsson, E., and Bengtsson, G. (2004). Death odour changes movement pattern of a Collembola. *Oikos* 104: 509-517.
- Ñiquen, M., Bouchón, M., Cahuín, S. and Díaz, E. (2000). Pesquería de anchoveta del mar Peruano 1950–1999. *Boletín del Instituto del Mar del Perú* 19: 117-123.
- Nolet, B. A., and Mooij, W. M. (2002). Search paths of swans foraging on spatially autocorrelated tubers. *Journal of Animal Ecology* 71: 451-462.
- Okubo, A. (1980). Diffusion and Ecological Problems: Mathematical Models. Springer-Verlag, New York. 254 pp.
- Parrish, J. K., and Hammer, W. M., eds. (1997). *Animal groups in three dimensions*. Cambridge University press.
- Parrish, J. K., Viscido, S. V., and Grünbaum, D. (2002). Self-organized fish schools: an examination of emergent properties. *Biological Bulletin* 202: 296-305.
- Pascual, M., Roy, M., Guichard, F., and Flierl, G. (2002). Cluster size distributions: signatures of self-organization in spatial ecologies. *Philosophical Transactions Royal Society London B* 357: 657-666.
- Paulick, G. J. (1981). Anchovies, Birds and Fishermen in the Peru current. In *Resource management and environmental uncertainty; lessons from coastal upwelling fisheries*. (Glantz, M. H. et Thompson, J. D. eds), Wiley-interscience, pp. 35-79.
- Pauly, D., Christensen, V., Guénette, S., Pitcher, T. J., Sumaila, U. R., Walters, C., Watson, R., and Zeller, D. (2002). Towards sustainability in world fisheries. *Nature* 418: 689-695.
- Pauly, D., Jarre, A., Luna, S., Sambilay Jr., V., De Mendiola, B. J., and Alamo, A. (1989). On the quantity and types of food ingested by Peruvian anchoveta, 1953-1982. In *The Peruvian upwelling ecosystem: dynamics and interactions* (D. Pauly, P. M., J. Mendo and I. Tsukayama, ed, pp. 109-124. ICLARM Conference Proceeding.
- Peres-Neto, P. R. (1999). How many statistical tests are too many? The problem of conducting multiple ecological inferences revisited. *Marine Ecology Progress Series* 176: 303-306.
- Perry, J. N. (1995). Spatial analysis by distance indices. *Journal of Animal Ecology* 64: 303-314.
- Perry, J. N., Liebhold, A. M., Rosenberg, M. S., Dungan, J., Miriti, M., Jakomulska, A., and Citron-Pousty, S. (2002). Illustrations and guidelines for selecting statistical methods for quantifying spatial pattern in ecological data. *Ecography* 25: 578-600.
- Petitgas, P. (1993). Geostatistics for fish stock assessments: a review and an acoustic application. *ICES Journal of Marine Science* 50: 285-298.
- Petitgas, P. (1994). *Spatial strategies of fish populations* (Report Number C. M. 1994/d : 14). ICES.
- Petitgas, P. (1998). Biomass-dependent dynamics of fish spatial distributions characterized by geostatistical aggregation curves. *ICES Journal of Marine Science* 55: 443-453.

- Petitgas, P. (2003). A method for the identification and characterization of clusters of schools along the transect lines of fisheries-acoustic surveys. *ICES Journal of Marine Science* 60: 872-884.
- Petitgas, P., and Levenez, J. J. (1996). Spatial organization of pelagic fish: echogram structure, spatio-temporal condition, and biomass in Senegalese waters. *ICES Journal of Marine Science* 53: 147-153.
- Petitgas, P., Reid, D., Carrera, P., Iglesias, M., Georgakarakos, S., Liorzou, B., and Massé, J. (2001). On the relation between schools, clusters of schools, and abundance in pelagic fish stocks. *ICES Journal of Marine Science* 58: 1150-1160.
- Pielou, E. C. (1977). *Mathematical ecology*. John Wiley and sons, New York.
- Pierce, G. J., and Ollason, J. G. (1987). Eight reasons why optimal foraging theory is a complete waste of time. *Oikos* 49: 111-118.
- Pikitch, E. K., Santora, C., Babcock, E. A., Bakun, A., Bonfil, R., Conover, D. O., Dayton, P., Doukakis, P., Fluharty, D., Heneman, B., Houde, E. D., Link, J., Livingston, P. A., Mangel, M., McAllister, M. K., Pope, J., and Sainsbury, K. J. (2004). Ecosystem-based fishery management. *Science* 305: 346-347.
- Pitcher, T. J. (1995). The impact of pelagic fish behaviour on fisheries. *Scientia Marina* 59: 295-306.
- Pitcher, T. J., and Parrish, J. K. (1993). Function of schooling behaviour in teleost. In *Behaviour of teleost fishes 2nd edn*. (Pitcher, T. J., ed), pp. 363-439. Chapman & Hall, London.
- Pizarro, O., Clarke, A. J., and Van Gorder, S. (2001). El Niño sea level and currents along the South American coast: comparison of observations with theory. *Journal of Physical Oceanography* 31: 1891-1903.
- Pizarro O., Shaffer, G., Dewitte, B., and Ramos, M. (2002). Dynamics of seasonal and interannual variability of the Peru-Chile undercurrent. *Geophysical Research Letters* 29 (12): Art. No. 1581.
- Plotnick, R. E., Gardner, R. H., Hargrove, W. W., Prestegard, K., and Perlmutter, M. (1996). Lacunarity analysis: A general technique for the analysis of spatial patterns. *Physical Review E* 53: 5461-5468.
- Potier, M., Elguero, E., and Petit, D. (2000). Vessel concentrations in the Javanese purse seine fishery: structuration through spatial approach. *Aquatic Living Resources* 13: 57-63.
- Potier, M., Petitgas, P., and Petit, D. (1997). Interactions between fish and fishing vessels in the Javanese purse seine fishery. *Aquatic Living Resources* 10: 149-156.
- Pyper, B. J., and Peterman, R. M. (1998). Comparison of methods to account for autocorrelation in correlation analyses of fish data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55: 2127-2140.
- Ramos-Fernández, G., Mateos, J. L., Miramontes, O., Cocho, G., Larralde, H., and Ayala-Orozco, B. (2004). Lévy walk patterns in the foraging movements of spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *Behavioural Ecology and Sociobiology* 55: 223-230.
- Raposo, E. P., Buldyrev, S. V., da Luz, M. G. E., Santos, M. C., Stanley, H. E., and Viswanathan, G. M. (2003). Dynamical robustness of Lévy search strategies. *Physical Review Letters* 91(240601): 1-4.
- Rebstock, G. A. (2001). Long-term stability of species composition in calanoid copepods off southern California. *Marine Ecology Progress Series* 215: 213-224.
- Reid, D., Scalabrin, C., Petitgas, P., Masse, J., Aukland, R., Carrera, P., and Georgakarakos, S. (2000). Standard protocols for the analysis of school based data from echo sounder surveys. *Fishery Research* 47: 125-136.
- Richards, S. A., and De Roos, A. M. (2001). When is habitat assessment an advantage when foraging. *Animal Behaviour* 61: 1101-1112.
- Richerson, P. J., and Boyd, R. (2001). Built for speed, not for comfort. Darwinian theory and human culture. *History and Philosophy of the Life Sciences* 23: 425-465.
- Ripley, B. D. (1976). The second-order analysis of stationary point processes. *Journal of Applied Probability* 13: 255-266.
- Ripley, B. D. (1978). Spectral analysis and the analysis of pattern in plant communities. *Journal of Ecology* 66: 965-981.
- Rivoirard, J., Simmonds, E. J., Foote, K. G., Fernandes, P., and Bez, N. (2000). *Geostatistics for estimating fish abundance*. Blackwell science, Oxford.
- Rose, G. A., and Kulka, D. W. (1999). Hyperaggregation of fish and fisheries: how catch per unit effort increased as the northern cod (*Gadus morhua*) declined. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56: 118-127.
- Rose, G. A., and Leggett, W. C. (1990). The importance of scale to predator-prey spatial correlation: an example of Atlantic Fishes. *Ecology* 71: 33-43.
- Rose, G. A., and Leggett, W. C. (1991). Effects of biomass-range interactions on catchability of migratory demersal fish by mobile fisheries: an example of Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 48: 843-848.
- Royer, F., Fromentin, J.-M., and Gaspar, P. (2005). A state/space model to derive bluefin tuna movement and habitat from archival tags. *Oikos* 109: 473-484.
- Russel, R. E., Swihart, R. K., and Feng, Z. (2003). Population consequences of movement decisions in a patchy landscape. *Oikos* 103: 142-152.
- Russel, R. W., Hunt, G. L., O'Coyle, K., and Cooney, R. T. (1992). Foraging in a fractal environment: spatial patterns in a marine predator-prey system. *Landscape Ecology* 7: 195-209.
- Ruttan, L. M. (2003). Finding fish: grouping and catch-per-unit-effort in the Pacific hake (*Merluccius productus*)

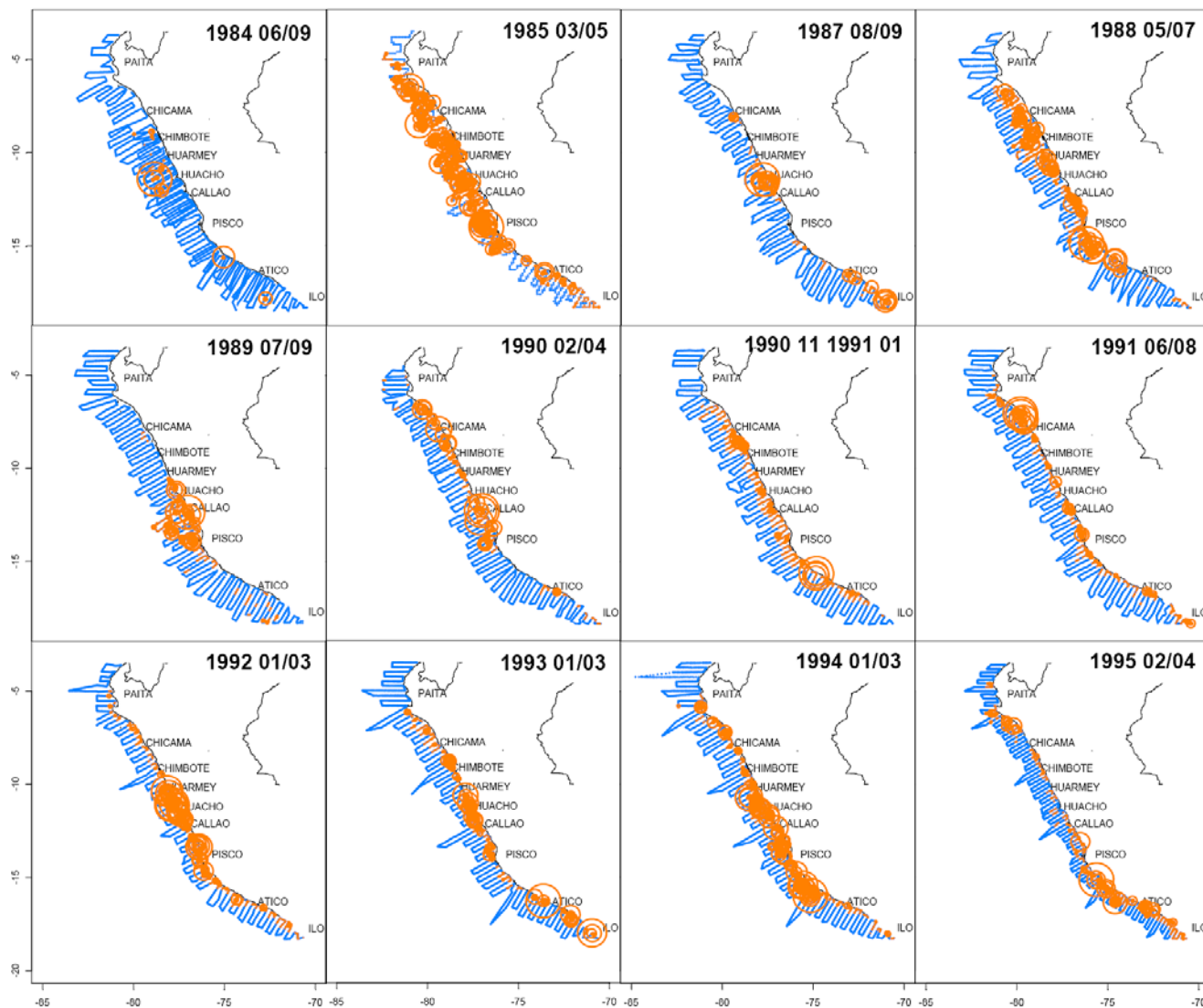
- fishery. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 60: 1068–1077.
- Sampson, D. B. (1991). Fishing tactics and fish abundance, on their influence on catch rates. *ICES Journal of Marine Science* 48: 291-301.
- Sánchez, S. (2000). Variación estacional e interanual de la biomasa fitoplanctónica y concentración de clorofila a, frente a la costa peruana durante 1976-2000. *Boletín del Instituto del Mar del Perú* 19: 29-43.
- Sanchirico, J. N., and Wilen, J. E. (2000). Dynamics of spatial exploitation: a metapopulation approach. *Natural Resource Modeling* 14: 391-418.
- Schooley, R. L., and Wiens, J. A. (2003). Finding habitat patches and directional connectivity. *Oikos* 102: 559-570.
- Schwartzlose, R. A., Alheit, J., Bakun, A., Baumgartner, T. R., Cloete, R., Crawford, R. J. M., Fletcher, W. J., Green-Ruiz, Y., Hagen, E., Kawasaki, T., Lluch-Belda, D., Lluch-Cota, S. E., MacCall, A. D., Matsuura, Y., et al. (1999). Worldwide large-scale fluctuations of sardine and anchovy populations. *South African Journal of Marine Science* 21: 289-347.
- Scott, D. W. (1979). On optimal and data-based histograms. *Biometrika* 66: 605-610.
- Seuront, L., Schmitt, F., Lagadeuc, Y., Schertzer, D., and Lovejoy, S. (1999). Universal multifractal analysis as a tool to characterize multiscale intermittent patterns: example of phytoplankton distribution in turbulent coastal waters. *Journal of Plankton Research* 21: 877-922.
- Seuront, L., Schmitt, F. G., Brewer, M. C., Strickler, J. R., and Souissi, S. (2004). From random walk to multifractal random walk in zooplankton swimming behavior. *Zoological Studies* 43: 498-510.
- Shepherd, T. D., and Litvak, M. K. (2004). Density-dependent habitat selection and the ideal free distribution in marine fish spatial dynamics: considerations and cautions. *Fish and Fisheries* 5: 141-152.
- Shlesinger, M. F. (1986). Lévy walks versus Lévy flights. In *On growth and form* (Stanley, H. E. and Ostrowsky, N. eds), Nijhoff Publishers.
- Shlesinger, M. F. (1993). Strange kinetics. *Nature* 363: 31-37.
- Shlesinger, M. F., Zaslavsky, G. M., and Frisch, U. (1994). "Lévy flights and related topics in physics." Paper presented at the Lévy flights and related topics in physics, Nice, France, 1994.
- Sibert, J. R., and Fournier, D. A. (1994). Evaluation of advection-diffusion equations for estimation of movement patterns from tag recapture data. pp. 108-121 In *Proceedings of the First FAO Expert Consultation on Interactions of Pacific Ocean Tuna Fisheries Volume 1* (R. S. Shomura, J. Majkowski and S. Langi eds.) FAO Fisheries Technical Paper 336/1.
- Sibert, J. R., Musyl, M. K., and Brill, R. W. (2003). Horizontal movements of bigeye tuna (*Thunnus obesus*) near Hawaii determined by Kalman filter analysis of archival tagging data. *Fisheries Oceanography* 12: 141-151.
- Simmonds, E. J., Williamson, N. J., Gerlotto, F., and Aglen, A. (1992). Acoustic survey design and analysis procedure: a comprehensive review of current practice. *ICES Cooperative Research Report* 87: 127 pp.
- Sims, D. W., and Quayle, V. A. (1998). Selective foraging behaviour of basking sharks on zooplankton in a small-scale front. *Nature* 393: 460-464.
- Skellam, J. G. (1951). Random dispersal in theoretical populations. *Biometrika* 38:196-218.
- Smith, M. D. (2002). Two Econometric Approaches for Predicting the Spatial Behavior of Renewable Resource Harvesters. *Land Economics* 78: 522-538.
- Smith, M. D., and Wilen, J. E. (2003). Economic impacts of marine reserves: the importance of spatial behavior. *Journal of Environmental Economics and Management* 46: 183-206.
- Soria, M. (1994). Structure et stabilité des bancs et agrégations de poissons pélagiques côtiers tropicaux : application halieutique, Thèse de Doctorat de l'Université de Rennes I.
- Spencer, H. G., Kennedy, M., and Gray, R. D. (1995). Patch choice with competitive asymmetries and perceptual limits: the importance of history. *Animal Behaviour* 50: 497-508.
- Spencer, H. G., Kennedy, M., and Gray, R. D. (1996). Perceptual constraints on optimal foraging: the effects of variation among foragers. *Evolutionary Ecology* 10: 331-339.
- Staniland, I. J., Reid, K., and Boyd, I. L. (2004). Comparing individual and spatial influences on foraging behaviour in Antarctic fur seals *Arctocephalus gazella*. *Marine Ecology Progress Series* 275: 263-274.
- Steele, J.H. 1976. Patchiness. pp. 98-115 In *The Ecology of the Seas* (D.H. Cushing and J.J. Walsh eds.). Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Steele, J. H. (1989). The ocean "landscape". *Landscape Ecology* 3: 185-192.
- Stephens, D. W., and Stevens, J. R. (2001). A simple spatially explicit ideal-free distribution: a model and an experiment. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 49: 220-234.
- Stoyan and Stoyan (1995). Fractals, random shapes and point fields. Methods of geometrical statistics, Corrected Edition. John Wiley & sons Ltd, UK.
- Sturges, H. A. (1926). The choice of a class interval. *Journal of the American Statistical Association* 21: 65-66.
- Sugihara, G., and May, R. M. (1990). Applications of fractals in ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 5: 79-86.
- Sutherland, W. J. (1983). Aggregation and the 'Ideal Free' distribution. *Journal of Animal Ecology* 52: 821-828.
- Swain, D. P., and Sinclair, A. F. (1994). Fish distribution and catchability: What is the appropriate measure of distribution? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 51: 1046-1054.
- Swain, D. P., and Wade, E. J. (1993). Density-dependent geographic distribution of Atlantic Cod (*Gadus morhua*) in the Southern Gulf of St. Lawrence. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50: 725-733.

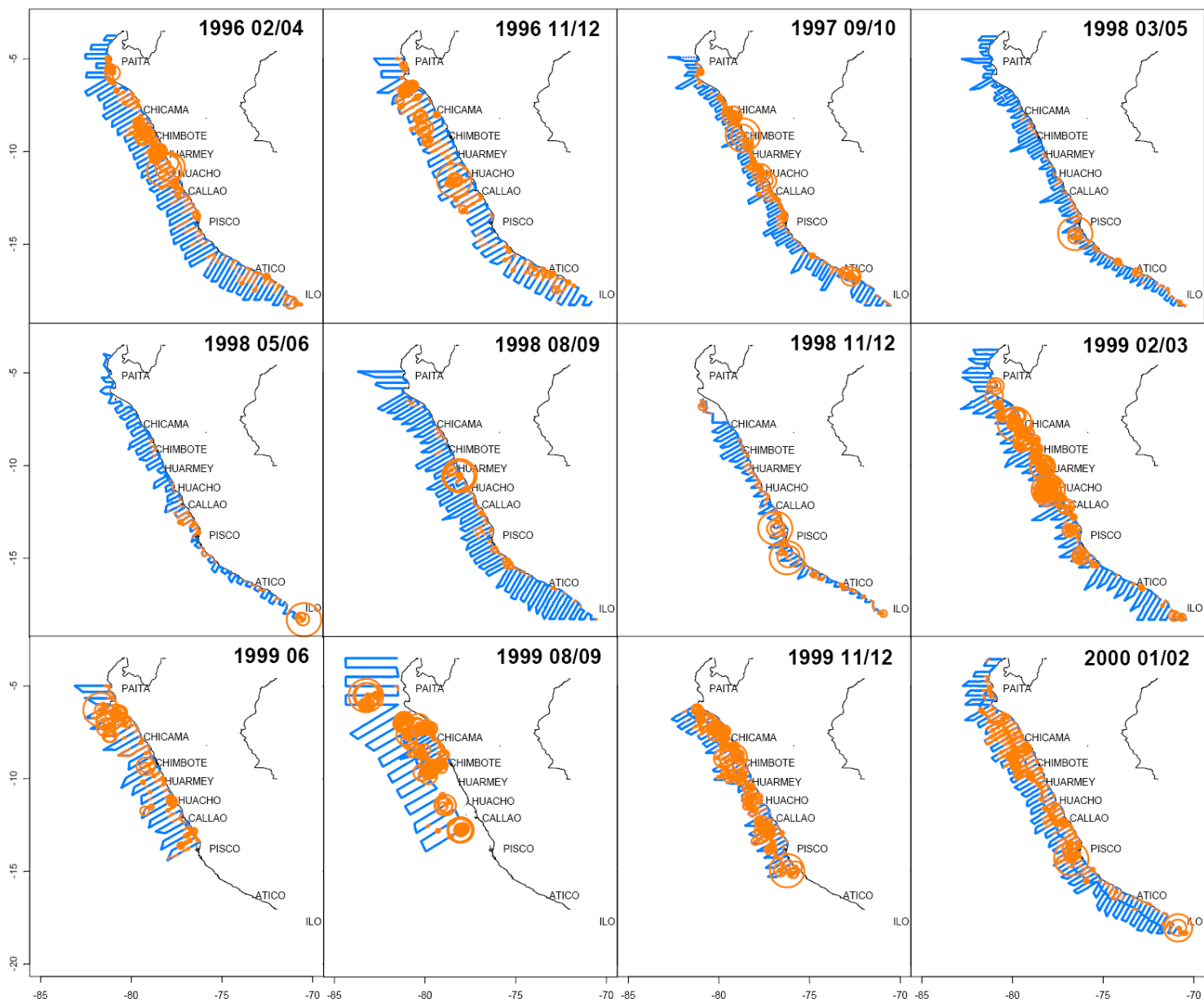
- Swain, D. P., and Wade, E. J. (2003). Spatial distribution of catch and effort in a fishery for snow crab (*Chionoecetes opilio*): tests of predictions of the ideal free distribution. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 60: 897-909.
- Swartzman, G. L., Napp, J. Brodeur, R. Winter, A. and Ciannelli, L. (2002). Spatial patterns of pollock and zooplankton distribution in the Pribilof Islands, Alaska nursery area and their relationship to pollock recruitment. *ICES Journal of Marine Science* 59:1167-1186.
- Taylor, L. R. (1961). Aggregation, variance and the mean. *Nature* 189: 732-735.
- Thompson, D., Moss, S. E. W., and Lovell, P. (2003). Foraging behaviour of South American fur seals *Arctocephalus australis*: extracting fine scale foraging behaviour from satellite tracks. *Marine Ecology Progress Series* 260: 285-296.
- Tilic, I. (1963). Información estadística sobre embarcaciones utilizadas en la pesca industrial en el Perú 1953 - 1962. *Boletín del Instituto de Investigación Recursos del Mar, Callao* 8, 30 pp.
- Torrence, C., and Compo, G. P. (1998). A practical guide to wavelet analysis. *Bulletin of the American Meteorological Society* 79: 61-78.
- Tsuda, A. (1995). Fractal distribution of an oceanic copepod *Neocalanus cristatus* in the Subarctic Pacific. *Journal of Oceanography* 51: 261-266.
- Turchin, P. (1991). Translating foraging movements in heterogeneous environments into the spatial distribution of foragers. *Ecology* 72: 1253-1266.
- Turchin, P. (1998). *Quantitative analysis of movement. Measuring and modeling population redistribution in animals and plants*. Sinauer Associates, Inc.
- Tyler, J. A., and Rose, K. A. (1994). Individual variability and spatial heterogeneity in fish population models. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 4: 91-123.
- Valdivia, G. J. E. (1978). The anchoveta and el Niño. *Rapports et Procès-verbaux des Réunions du Conseil international pour l'Exploration de la Mer* 173: 196-202.
- Vignaux, M. (1996a). Analysis of spatial structure in fish distribution using commercial catch and effort data from the New Zealand hoki fishery. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53: 963-973.
- Vignaux, M. (1996b). Analysis of vessel movements and strategies using commercial catch and effort data from the New Zealand hoki fishery. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53: 2126-2136.
- Villanueva, R. (1972). El programa peruano Eureka. Mimeo.
- Viscido, S. V., Parrish, J. K., and Grünbaum, D. (2004). Individual behavior and emergent properties of fish schools: a comparison of observation and theory. *Marine Ecology Progress Series* 273: 239-249.
- Viscido, S. V., Parrish, J. K., and Grünbaum, D. (2005). The effect of population size and number of influential neighbors on the emergent properties of fish schools. *Ecological Modelling* 183: 347-363.
- Viswanathan, G. M., Afanasyev, V., Buldyrev, S. V., Havlin, S., da Luz, M. G. E., Raposo, E. P., and Stanley, H. E. (2000). Lévy flights in random searches. *Physica A* 282: 1-12.
- Viswanathan, G. M., Afanasyev, V., Buldyrev, S. V., Murphy, E. J., Prince, P. A., and Stanley, H. E. (1996). Lévy flight search patterns of wandering albatrosses. *Nature* 381: 413-415.
- Viswanathan, G. M., Bartumeus, F., Buldyrev, S. V., Catalan, J., Fulco, U. L., Havlin, S., da Luz, M. G. E., Lyra, M. L., Raposo, E. P., and Stanley, H. E. (2002). Lévy flight random searches in biological phenomena. *Physica A* 314: 208-213.
- Viswanathan, G. M., Buldyrev, S. V., Havlin, S., Da Luz, M. G. E., Raposo, E. P., and Stanley, H. E. (1999). Optimizing the success of random searches. *Nature* 401: 911-914.
- Walters, C., and Bonfil, R. (1998). Multispecies spatial assessment models for the British Columbia groundfish trawl fishery. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56: 601-628.
- Walters, C., Pauly, D., and Christensen, V. (1999). Ecospace: Prediction of Mesoscale Spatial Patterns in Trophic Relationships of Exploited Ecosystems, with Emphasis on the Impacts of Marine Protected Areas. *Ecosystems* 2: 539-554.
- Wanatuki, Y., Ishikawa, K., Takahashi, A., and Kato, A. (2004). Foraging behavior of a generalist marine top predator, Japanese cormorants (*Phaacrocorax filamentosus*), in years of demersal versus epipelagic prey. *Marine Biology* 145: 427-434.
- Wauthy, B. (1986). Physical ocean environment in the South Pacific Commission Area. *UNEP Regional Seas Reports and Studies* 83: 91 p.
- Weeks, E. R., Urbach, J. S., and Swinney, H. L. (1996). Anomalous diffusion in asymmetric random walks with a quasi-geostrophic flow example. *Physica D* 97: 291-310.
- Weimerskirch, H., Le Corre, M., Jaquemet, S., and Marsac, F. (2005). Foraging strategy of a tropical seabird, the redfooted booby, in a dynamic marine environment. *Marine Ecology Progress Series* 288: 251-261.
- Welsh, D. W., and Ishida, Y. (1993). On the statistical distribution of Salmon in the sea: application of the negative binomial distribution, and the influence of sampling effort. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50: 1029-1038.
- Westerberg, L., and Wennerger, U. (2003). Predicting the spatial distribution of a population in a heterogeneous landscape. *Ecological Modelling* 166: 53-65.

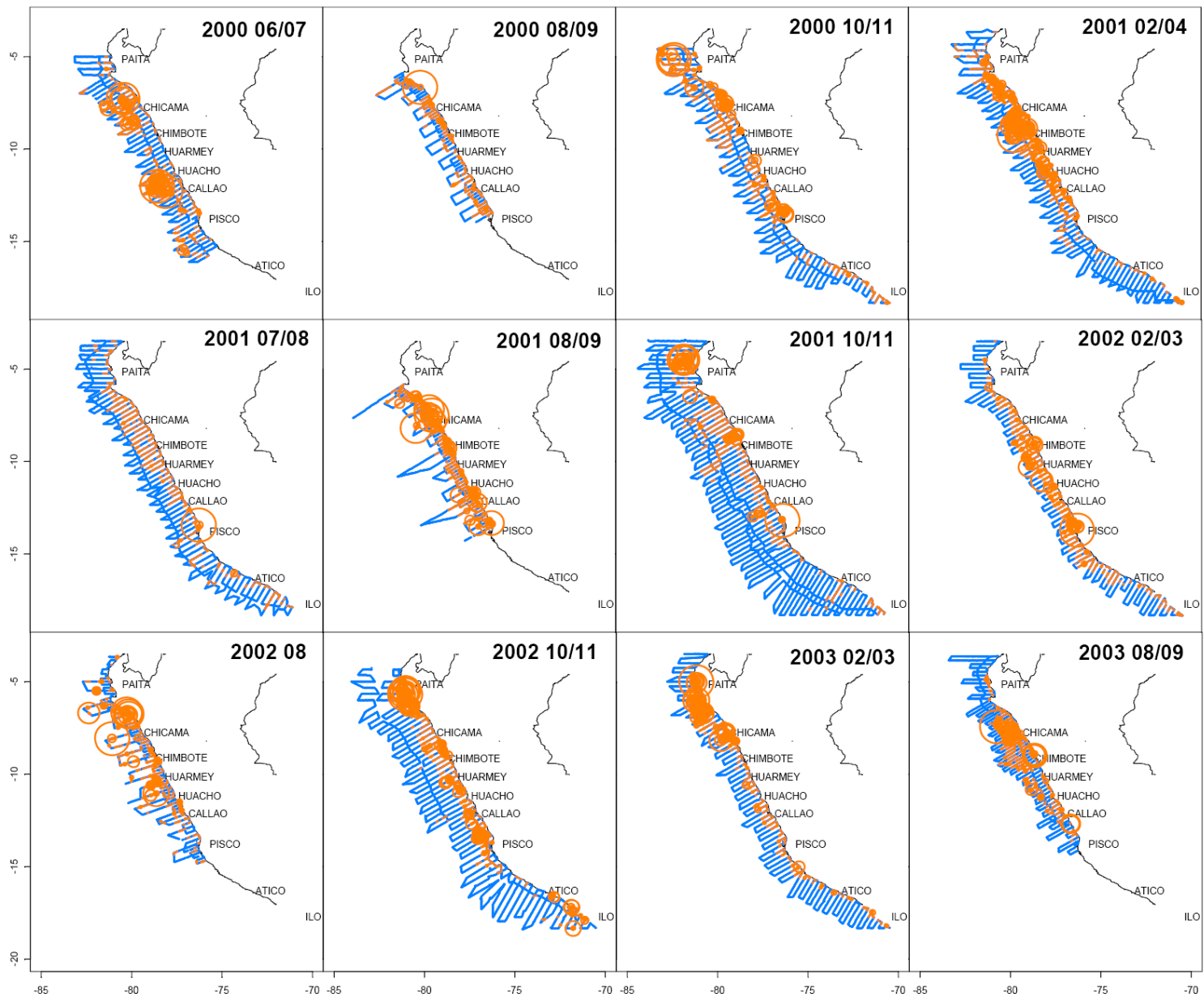
- Winters, G. H., and Wheeler, J. P. (1985). Interactions between stock area, stock abundance and catchability coefficient. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 42: 989-998.
- Wilén, J. E. (2004). Spatial Management of Fisheries. *Marine Resource Economics* 19: 7-19.
- Wilén, J. E., Smith, M. D., Lockwood, D., and Botsford, L. W. (2002). Avoiding surprises: incorporating fisherman behaviour into management models. *Bulletin of Marine Science* 70: 553-575.
- Wilson, S. G., Lutcavage, M. E., Brill, R. W., Genovese, M. P., Cooper, A. B., and Everly, A. W. (2005). Movements of bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) in the northwestern Atlantic Ocean recorded by pop-up satellite archival tags. *Marine Biology* 146: 409-423.
- With, K. A. (1994). Using fractal analysis to assess how species perceive landscape structure. *Landscape Ecology* 9: 25-36.
- Worm, B., and Myers, R. A. (2004). Managing fisheries in a changing climate. *Nature* 429: 15.
- Worton, B. J. (1987). A review of models of home range for animal movements. *Ecological Modelling* 38: 277-298.
- Worton, B. J. (1989). Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies. *Ecology* 70: 164-168.
- Worton, B. J. (1995). Using Monte Carlo simulations to evaluate kernel-based home range estimators. *Journal of Wildlife Management* 59: 794-800.
- Wu, J., and Loucks, O. L. (1995). From balance of nature to hierarchical patch dynamics: a paradigm shift in ecology. *The Quarterly Review of Biology* 70: 439-466.
- Yáñez, E., Barbieri, M. A., Silva, C., Nieto, K., and Espíndola, F. (2001). Climate variability and pelagic fisheries in northern Chile. *Progress in Oceanography* 49: 581-596.
- Zollner, P. A., and Lima, S. L. (1999). Search strategies for landscape-level interpatch movements. *Ecology* 80: 1019-1030.
- Zollner, P. A., and Lima, S. L. (2005). Behavioral tradeoffs when dispersing across a patchy landscape. *Oikos* 108: 219-230.

Annexe 1

Plan d'échantillonnage (en bleu) et détections acoustiques d'anchois (cercles orange dont la taille est proportionnelle à l'abondance détectée) pour les campagnes acoustiques réalisées entre 1984 et 2003. Les chiffres suivant l'année indiquent les mois de réalisation des campagnes.







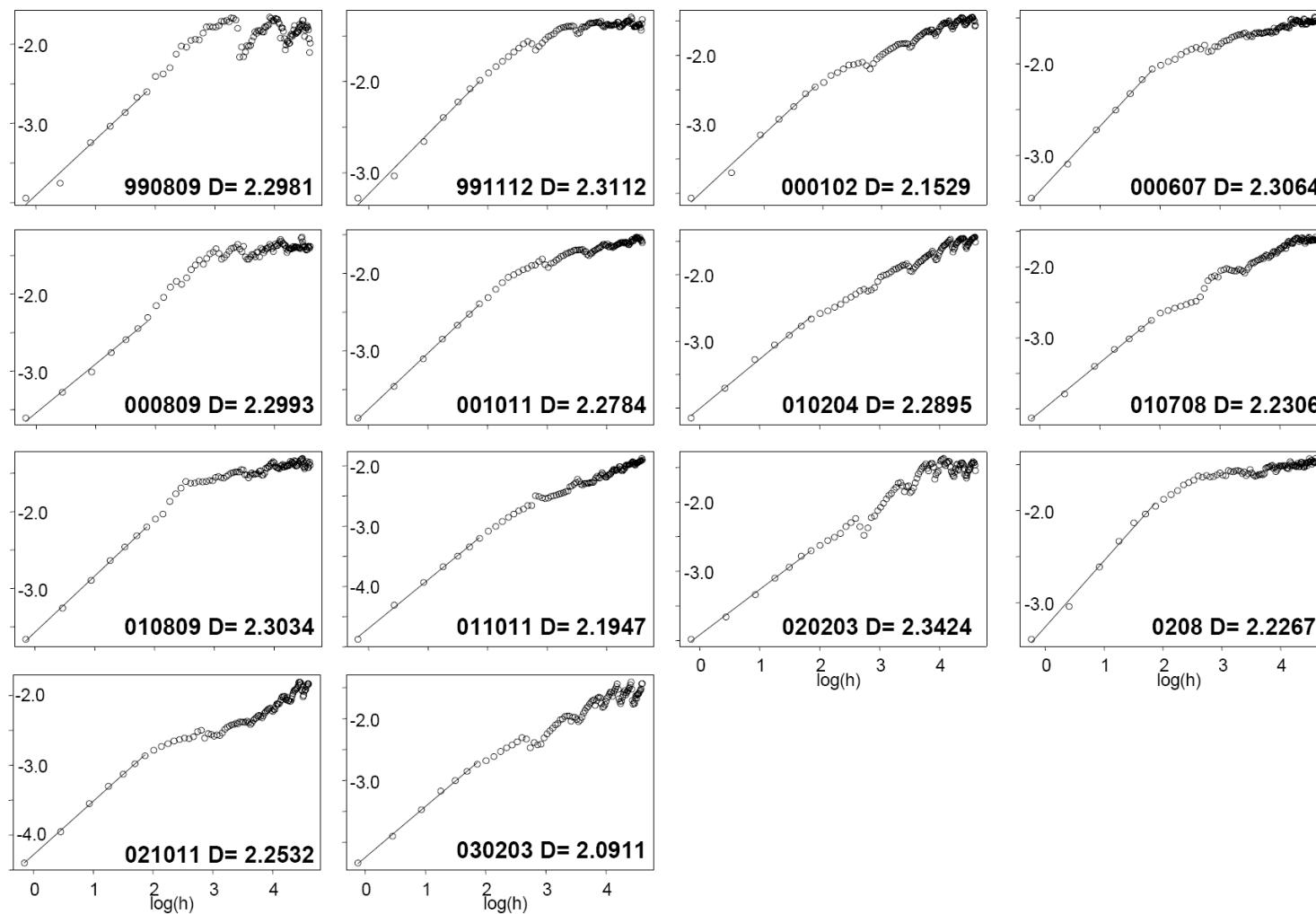
Annexe 2

Campagnes acoustiques 1984-2003, indices d'abondance et de distribution de l'anchois et anomalies de température correspondants.

Campagne	Date début	Date fin	Nombre total ESDU	B (10 ⁶ t)	S (mn ²)	ISO	s _A +	sds _A +	Ss	Clust	D	DC (mn)	T anom (°C)
1984 06/09	27/06/1984	20/09/1984	5307	0.000	0	0.00773	113.05	230.52	0.3266	0.2900	-	58.50	-1.47
1985 03/05	24/03/1984	12/05/1984	2622	6.219	33 790	0.39220	420.14	688.56	0.2962	0.1331	-	48.12	-2.37
1987 08/09	26/08/1987	28/09/1987	3518	1.052	7 461	0.08130	147.01	366.97	0.3548	0.5479	-	9.89	0.40
1988 05/07	16/05/1988	10/07/1988	3772	5.994	25 542	0.20417	255.17	578.94	0.3395	0.2734	-	25.11	-2.07
1989 07/09	11/07/1989	04/09/1989	4214	3.061	13 275	0.12251	220.16	646.73	0.3635	0.3608	-	30.78	-1.00
1990 02/04	25/02/1990	24/04/1990	3404	3.829	8 604	0.09703	406.83	1178.13	0.3641	0.3066	-	12.43	-0.40
1990 11 1991 01	30/11/1990	31/01/1991	3484	5.753	22 855	0.20520	374.80	1210.63	0.3479	0.3139	-	13.36	0.50
1991 06/08	06/06/1991	29/07/1991	3722	4.934	15 770	0.12995	367.89	1124.92	0.3569	0.3642	-	6.26	0.38
1992 01/03	22/01/1992	20/02/1992	2829	5.640	18 900	0.10476	1045.61	2485.61	0.3484	0.3250	-	8.55	4.15
1993 01/03	30/01/1993	27/03/1993	3901	3.201	13 732	0.07607	688.62	1528.80	0.3388	0.3524	-	9.82	0.75
1994 01/03	10/01/1994	02/03/1994	3914	8.701	28 332	0.09937	1410.97	2761.48	0.3230	0.2946	-	19.54	-1.28
1995 02/04	16/02/1995	02/04/1995	6344	7.021	16 854	0.11081	392.92	1404.35	0.3703	0.2660	-	12.61	-1.00
1996 02/04	10/02/1996	01/04/1996	7392	6.693	26 007	0.18025	89.15	242.17	0.3341	0.2936	-	26.07	-1.30
1996 11/12	16/11/1996	19/12/1996	5560	6.666	38 120	0.21500	50.73	112.96	0.3146	0.2913	-	41.26	-1.21
1997 09/10	04/09/1997	05/09/1997	5183	5.841	11 141	0.11842	734.10	2212.29	0.3549	0.2559	-	7.74	3.92
1998 03/05	27/03/1998	01/05/1998	5070	3.784	6 081	0.04828	2751.29	20475.61	0.3958	0.2305	-	15.14	4.18
1998 05/06	25/05/1998	24/06/1998	3338	2.656	6 651	0.08399	415.42	2750.15	0.3857	0.4784	-	20.63	2.00
1998 08/09	23/08/1998	17/09/1998	7499	1.213	8 877	0.05137	214.94	1206.48	0.3817	0.4067	-	12.56	0.21
1998 11/12	30/11/1998	21/12/1998	3225	2.700	8 492	0.11701	535.63	3090.79	0.3828	0.1397	-	20.69	-1.11
1999 02/03	14/02/1999	28/03/1999	6681	5.290	18 461	0.10608	698.52	1358.69	0.3155	0.2852	-	20.06	-1.75
1999 06	14/06/1999	24/06/1999	4092	2.913	24 558	0.23930	291.35	956.17	0.3619	0.1694	-	33.93	-1.12
1999 08/09	28/08/1999	17/09/1999	5150	4.938	17 753	0.19247	444.32	856.61	0.3208	0.1536	2.2981	45.36	-0.78
1999 11/12	12/11/1999	14/12/1999	4844	5.614	25 791	0.35281	623.37	1581.44	0.3438	0.0821	2.3212	37.28	-1.36
2000 01/02	20/01/2000	26/02/2000	8801	9.439	43 694	0.32693	907.55	2042.51	0.3119	0.2190	2.1529	41.52	-1.95
2000 06/07	10/06/2000	06/07/2000	6671	7.970	25 834	0.28933	999.42	4001.20	0.3768	0.3181	2.3064	56.73	-0.14
2000 08/09	28/08/2000	23/09/2000	3455	4.450	12 911	0.32656	654.17	2751.66	0.3436	0.1263	2.2993	27.38	-0.43
2000 10/11	11/10/2000	13/11/2000	7942	4.900	31 176	0.23745	422.55	1653.97	0.3731	0.2364	2.2784	33.94	-1.26
2001 02/04	03/03/2001	10/04/2001	9357	11.230	38 619	0.31528	1158.54	2848.89	0.3387	0.2639	2.2895	27.18	0.15
2001 07/08	05/07/2001	06/08/2001	9232	6.550	43 712	0.19212	540.51	4153.30	0.3756	0.2183	2.2306	24.66	-0.87
2001 08/09	30/08/2001	26/08/2001	4255	3.900	22 810	0.19763	503.19	1745.79	0.3638	0.1140	2.3034	23.90	-1.03
2001 10/11	07/10/2001	10/11/2001	16008	6.810	41 203	0.15953	411.22	2171.02	0.3847	0.4053	2.1947	29.80	-1.32
2002 02/03	21/02/2002	18/03/2002	6081	10.310	32 259	0.27691	2034.20	6135.72	0.3375	0.2206	2.3424	22.03	1.10
2002 08	10/08/2002	31/08/2002	4735	4.490	19 246	0.25482	486.90	1663.85	0.3543	0.2391	2.2267	51.92	-0.35
2002 10/11	01/10/2002	13/11/2002	10690	7.430	24 263	0.12760	713.49	2214.16	0.3639	0.2809	2.2532	20.70	1.44
2003 02/03	28/02/2003	31/03/2003	7085	7.490	23 549	0.24728	1010.65	2877.54	0.3576	0.3750	2.0911	17.43	-2.07
2003 08/09	16/08/2003	15/09/2003	6542	8.950	45 839	0.20374	1419.39	3898.59	0.3301	0.2603	-	40.51	0.02

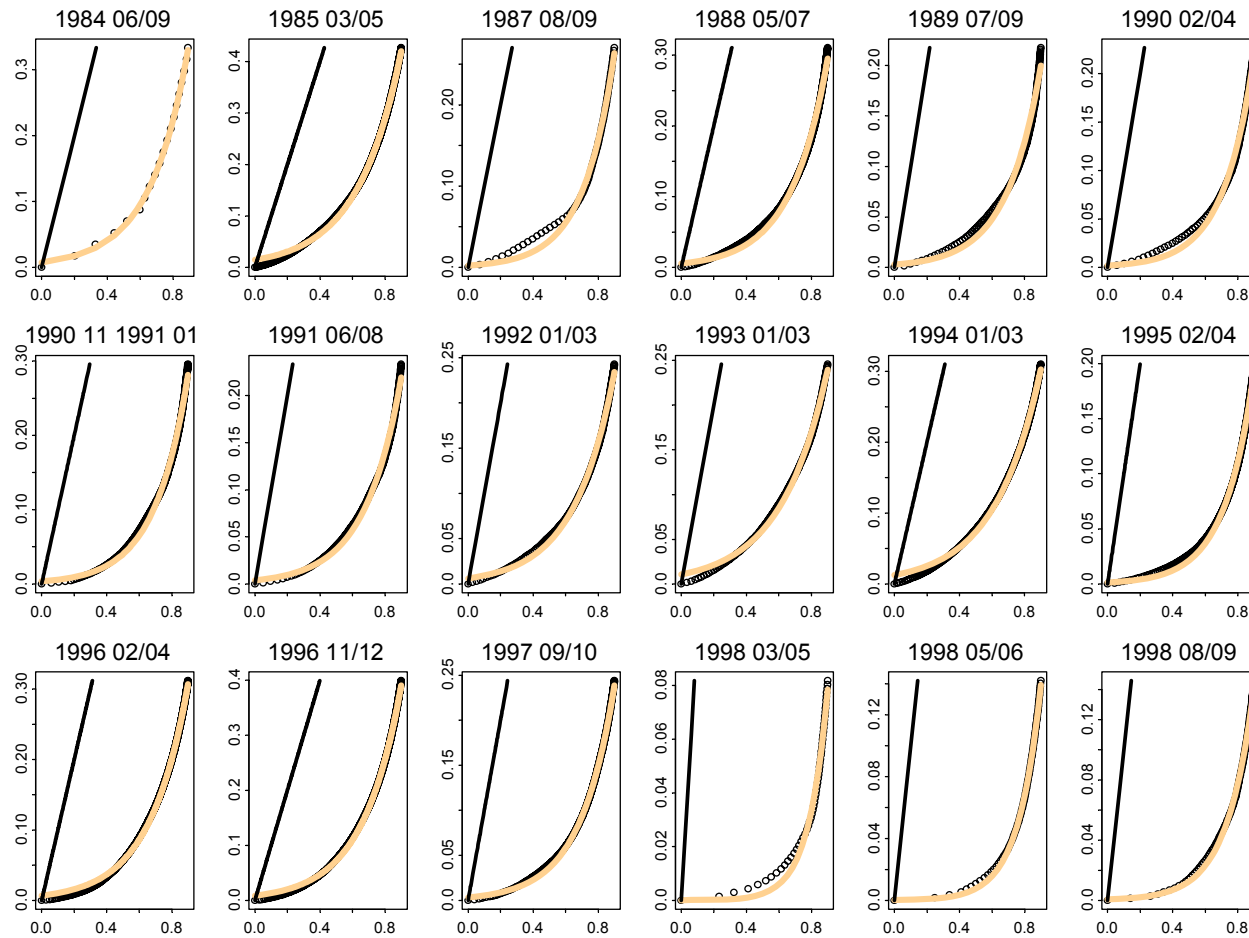
Annexe 3

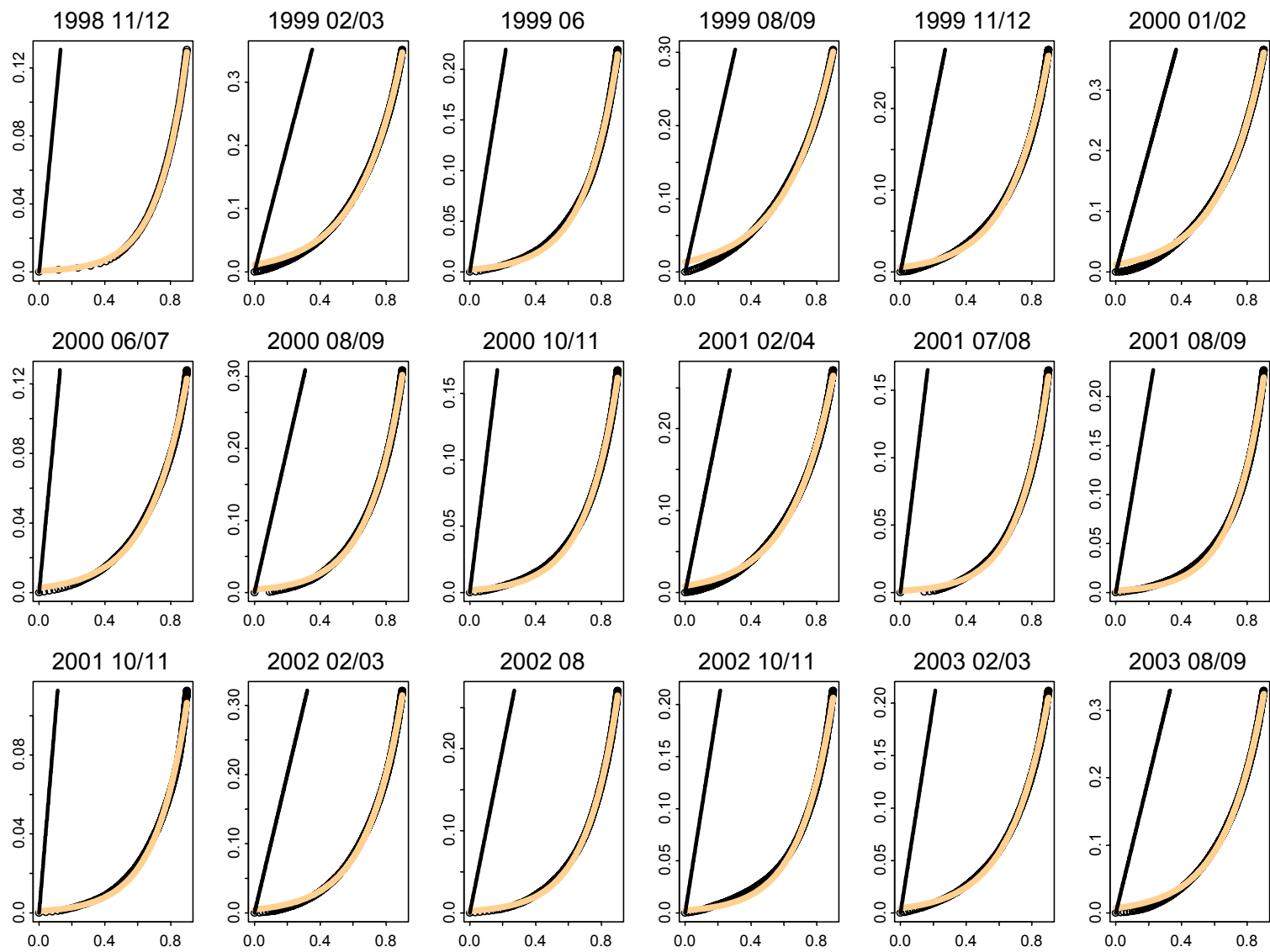
Variogrammes en coordonnées logarithmiques et ajustements linéaires servant à estimer la dimension fractale de la distribution de poissons. En abscisse, sont représentées les distances séparant les points pour lequel le calcul de semi-variance (ordonnée) est réalisé.



Annexe 4

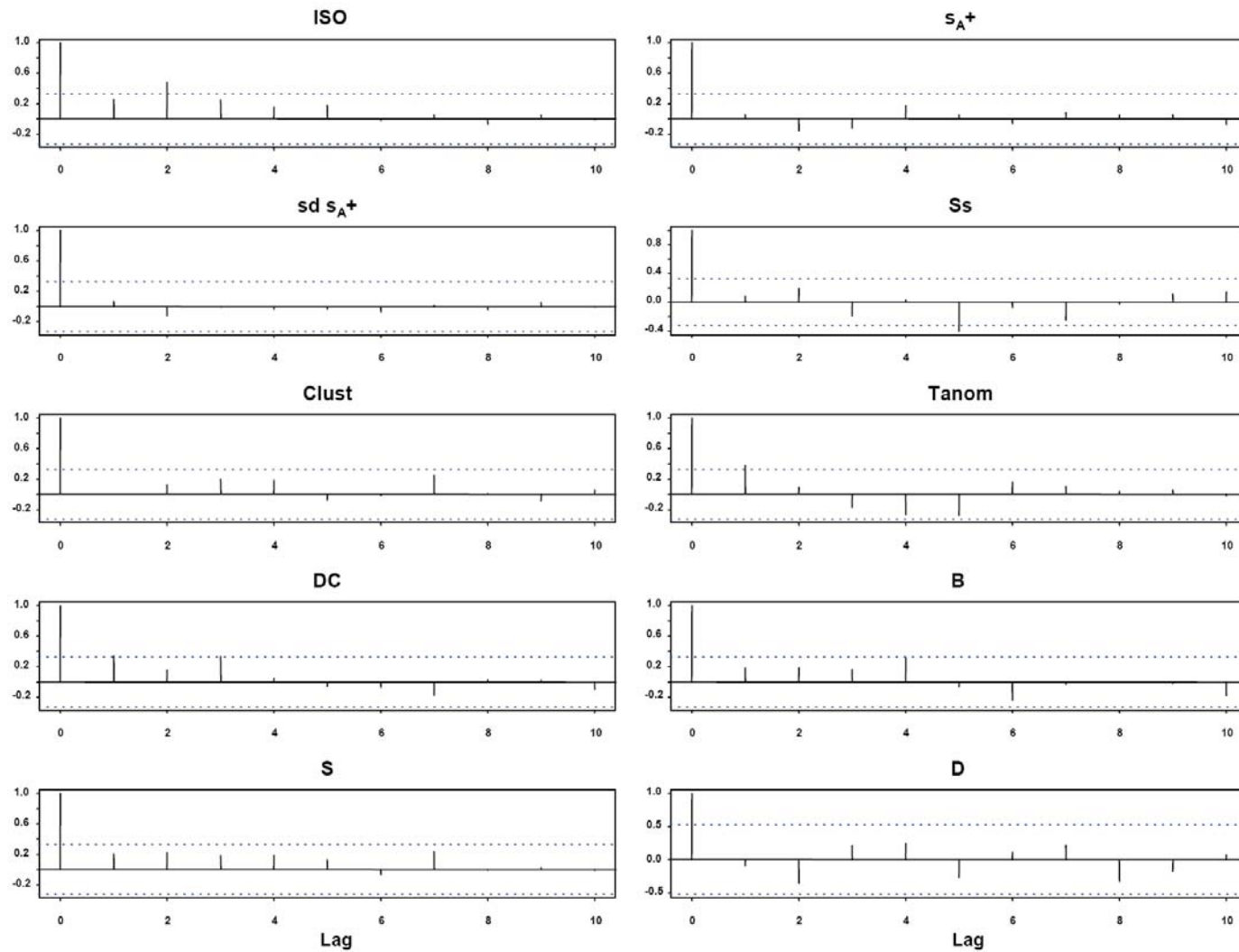
Profils de concentration de la biomasse estimée lors des campagnes acoustiques 1984-2003 utilisés pour déterminer l'indice de concentration spatiale S_s . En trait noir et plein, est représentée la fonction identité. Les points expérimentaux sont représentés par des cercles. Le modèle exponentiel ajusté est représenté en trait plein, orange. Les unités d'abscisse et d'ordonnée sont relatives.





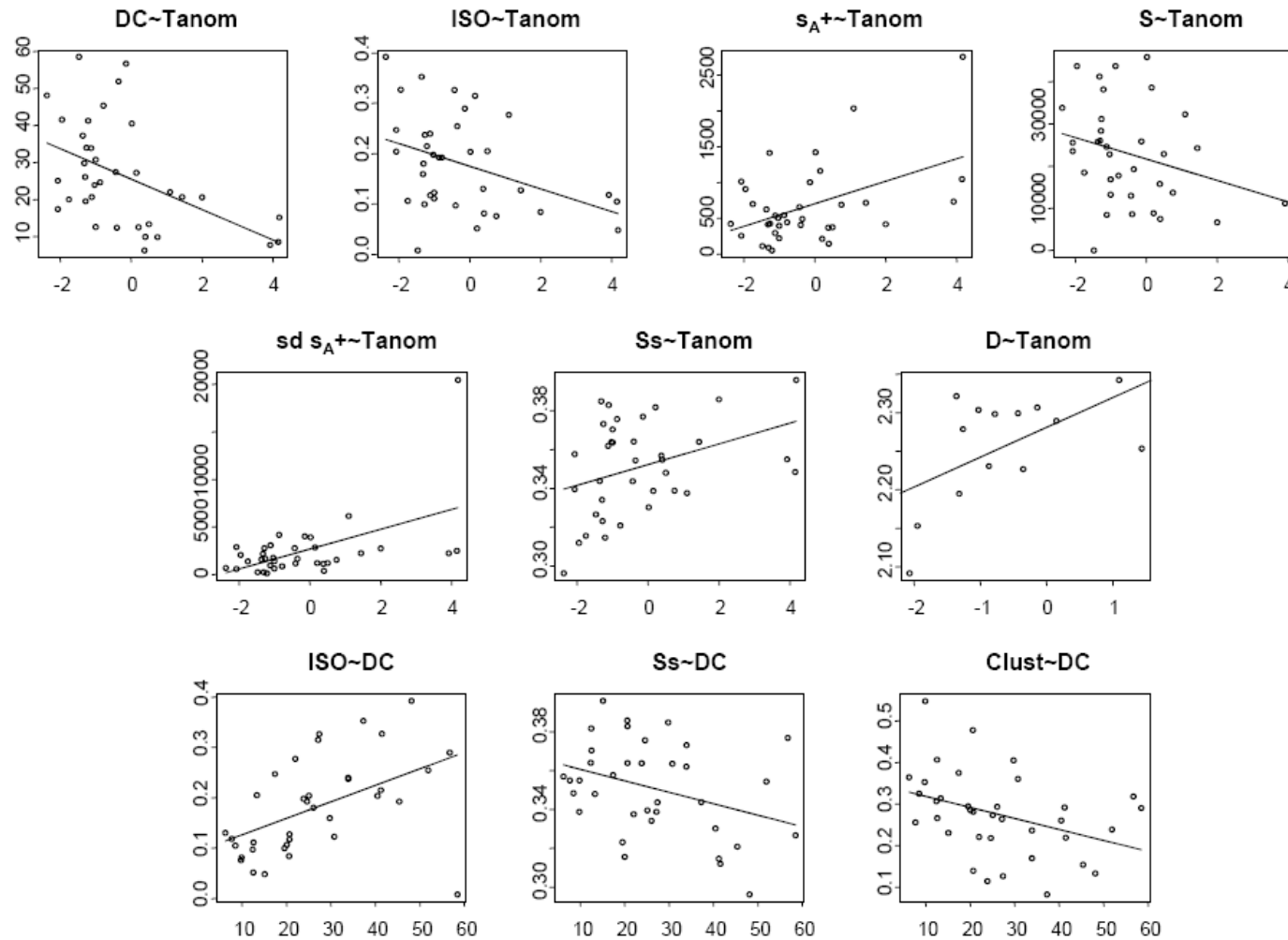
Annexe 5

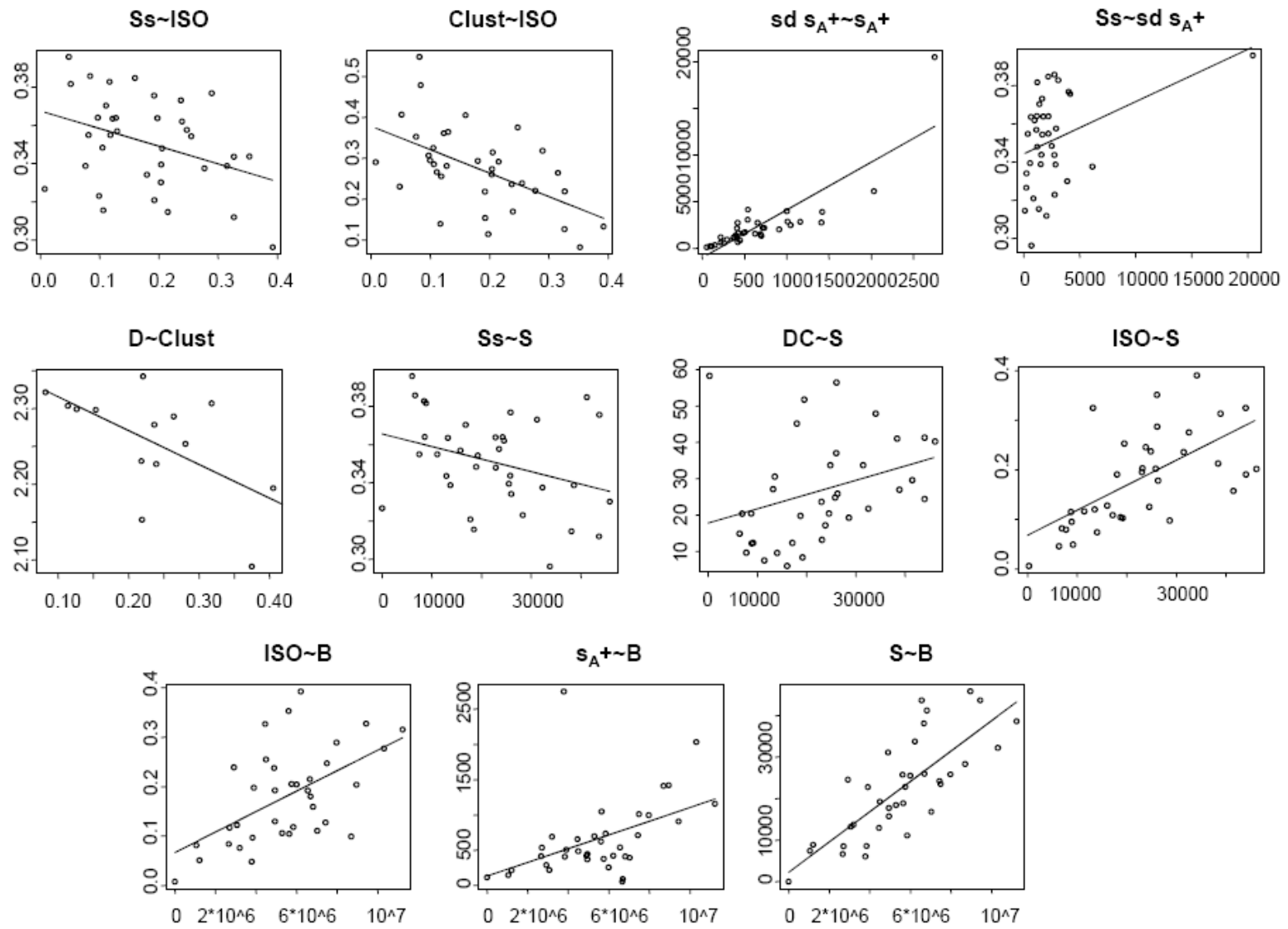
Fonctions d'autocorrélation des variables décrivant les abondances et modes de distribution du poisson. La signification de ces variables est donnée dans le corps du texte.



Annexe 6

Nuages de points et ajustements linéaires des relations bivariées entre les différents indices de description de la distribution du poisson, de sa biomasse et d'un indice de condition du milieu (Tanom)





Annexe 7

Exploration des relations entre le comportement spatial des pêcheurs et le moteur physique de la dynamique côtière, les ondes de Kelvin équatoriales. Méthodes et résultats.

Méthodologie

Pour caractériser la dynamique du comportement spatial des pêcheurs, nous avons utilisé la statistique μ , calculée cette fois à l'échelle de temps la plus fine possible : la quinzaine. En dessous de cette durée, le nombre de voyages par navire est trop faible pour que les régressions sur les histogrammes de longueurs de mouvements permettent une estimation satisfaisante (régression significative à $\alpha=0.05$) de μ .

Pour caractériser les ondes de Kelvin équatoriales à la même échelle de temps, nous avons utilisé un modèle océanique du Pacifique tropical, développé par Dewitte *et al.* (2002). Une estimation de l'amplitude des ondes de Kelvin équatoriales peut être obtenue à partir des anomalies de la hauteur du niveau de la mer observées par satellite par exemple. Cependant, l'énergie associée à ces ondes océaniques se répartit en différentes composantes appelées modes baroclines dont les structures dans le plan vertical et les vitesses de déplacement sont différentes. Le modèle d'estimation permet ainsi, à partir d'un forçage par le vent dans le Pacifique équatorial (données satellite QuickSCAT), de recalculer l'amplitude globale des ondes équatoriales et de résoudre l'ensemble des modes baroclines (Figure 80).

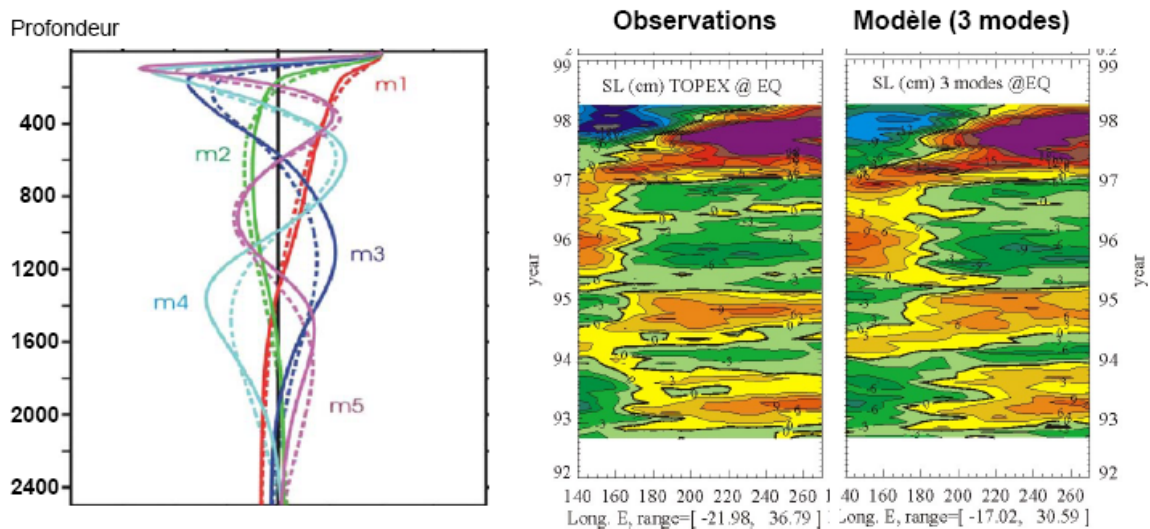


Figure 80. Structure verticale théorique des modes baroclines d'une onde océanique à gauche. À droite, la figure montre la comparaison entre les observations du niveau de la mer de 1993 à 1998 (données du satellite TOPEX/POSEIDON) et les résultats du modèle d'ondes utilisant une stratification réaliste tirée des observations. La prise en compte de la stratification réaliste permet de résoudre, ce qu'on appelle les premiers modes baroclines, et ainsi de résoudre l'ensemble du spectre des ondes de Kelvin. Les modes baroclines d'ordre élevé (modes 2 et 3) sont associés à des ondes de Kelvin qui se propagent plus lentement que celles associées au premier mode barocline (pour information, la vitesse typique des ondes de Kelvin équatoriales, pour les 3 premiers modes est : $c_1=2.8 \text{ m.s}^{-1}$, $c_2=1.7 \text{ m.s}^{-1}$, $c_3=1.0 \text{ m.s}^{-1}$). On remarquera le bon niveau de cohérence entre les hauteurs de surface de la mer mesurées par observations satellite et celles reconstituées par le modèle. Source : Dewitte *et al.*, 2002.

Pour étudier les relations entre μ et l'amplitude des ondes de Kelvin, nous avons utilisé deux approches:

- une analyse en ondelettes pour voir dans un premier temps si les rythmes de variabilité de l'amplitude des ondes de Kelvin étaient compatibles avec celui du comportement spatial des pêcheurs ;
- une recherche de corrélation entre les séries temporelles avec prise en compte d'un effet retard ; notre signal 'onde de Kelvin' correspond en effet à celui de leur création au milieu de l'océan et leur impact dans le domaine côtier, s'il est identifiable, est donc forcément décalé dans le temps.

Résultats

◆ Analyse en ondelettes

Les résultats de l'analyse en ondelettes sont représentés Figure 81 sous la forme d'un diagramme de phase (indiquant le niveau de corrélation entre les niveaux de fréquence de variabilité de l'amplitude des ondes de Kelvin et de la statistique μ). L'analyse en ondelettes suggère qu'il existe une cohérence dans les fréquences de variabilité entre ondes de Kelvin et le comportement spatial des pêcheurs aux échelles de temps 6 mois et 1 an.

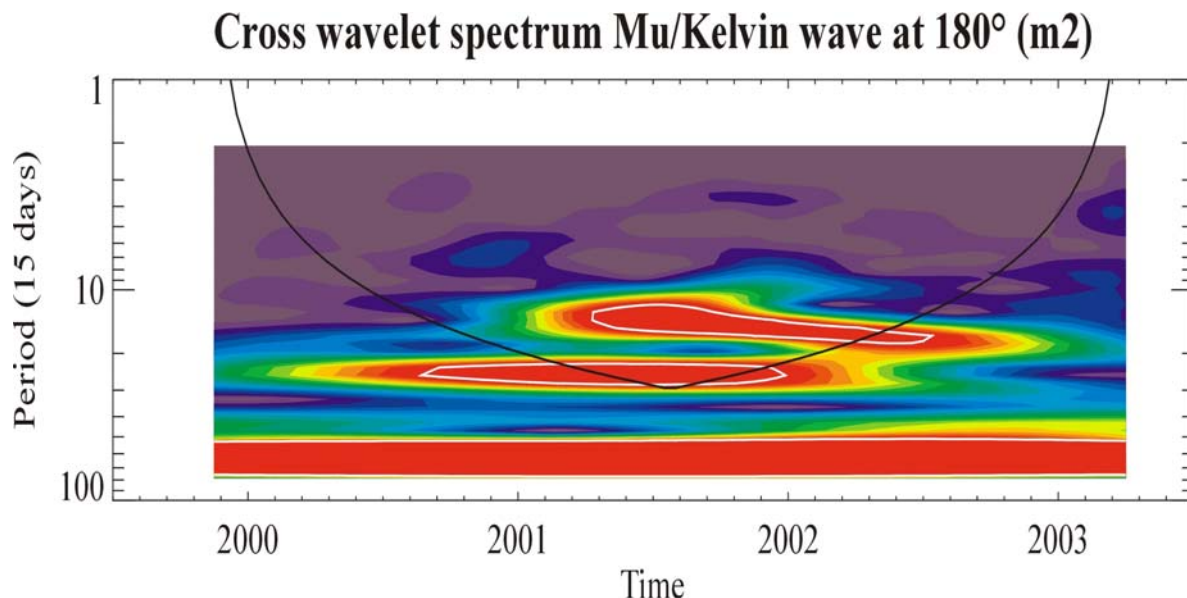


Figure 81. Diagramme de phase des analyses en ondelettes de l'amplitude des ondes de Kelvin et de la statistique μ , indicateur du comportement spatial de pêche. Le niveau de couleur indique le niveau de corrélation entre les niveaux d'énergie du signal contenu dans μ et celui contenu dans l'amplitude des ondes de Kelvin en fonction de différentes échelles de temps (axe des ordonnées), à un moment donné (axe des abscisses). La ligne de contour blanche indique le niveau de significativité du signal à 95%. La ligne noire matérialise le cône d'influence au-delà duquel il existe une incertitude sur la décomposition en ondelette (effet de bord). A l'intérieur du cône d'influence, la cohérence ou corrélation entre les ondes de Kelvin et le comportement spatial des pêcheurs est significative aux échelles de temps de 6 mois et 1 an, et ce entre mi-2000 et mi-2002.

◆ Analyse comparative des séries temporelles avec prise en compte d'un effet retard

L'amplitude des ondes de Kelvin est estimée à la longitude 180°W à l'équateur (soit une distance d'environ 11 500 km des côtes péruviennes). Pour les trois premiers modes baroclines, les vitesses de déplacement sont respectivement de 2.8, 1.7 et 1.0 m.s⁻¹. Les modes 1 et 2 sont les plus énergétiques. Mais c'est le mode 2 qui semble avoir le plus d'impact en système côtier, car son amplitude tend à augmenter vers l'Est du fait de la remontée de la thermocline (Dewitte *et al.*, 2003). Si l'on considère ces ordres de grandeur de distance et de vitesse, on s'aperçoit que le mode 2 rejoint les côtes équatoriennes en approximativement 2.6 mois (11 544 km à 1.7 m.s⁻¹). L'onde de Kelvin équatoriale génère ensuite un train d'onde de Kelvin côtière qui se propage

ensuite en milieu côtier à une vitesse de l'ordre de 2 m.s^{-1} . La zone centrale du Pérou (par exemple Callao, 12°S) n'est susceptible de ressentir les impacts de l'onde qu'au plus tôt 2.8 mois après leur formation. Nous avons donc recherché l'existence de corrélation entre la série temporelle de l'amplitude des ondes de Kelvin et la série temporelle de la statistique μ en fonction d'un effet retard variable (Figure 82).

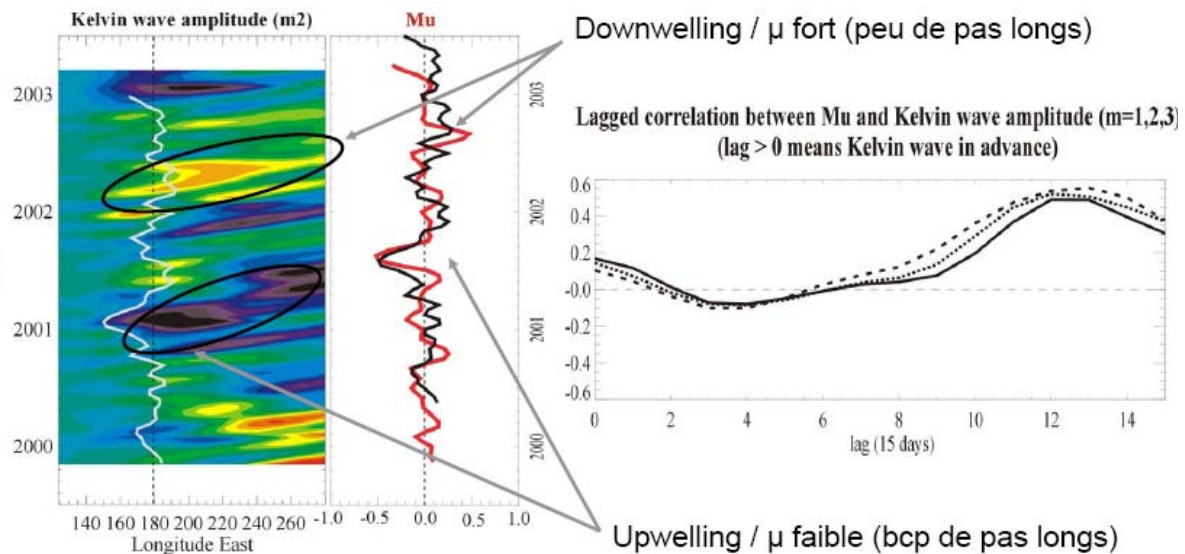


Figure 82. Relation entre les dynamiques des ondes de Kelvin et celles du comportement spatial des pêcheurs. A gauche, est représentée la série temporelle des amplitudes des ondes de Kelvin du second mode barocline en fonction de la longitude. L'échelle des couleurs indique la nature de l'anomalie de hauteur de surface de la mer (les pics orange-jaune représentent une anomalie positive de la hauteur de la surface de la mer et indiquent par conséquent une onde de type 'downwelling' ; les pics noir-violet représentent une anomalie négative de la hauteur de la surface de la mer et indiquent par conséquent une onde de type 'upwelling'). A gauche est représenté le niveau de corrélation obtenu entre les séries temporelles d'amplitude d'onde de Kelvin et de la statistique μ en fonction de la durée du décalage temporel pris en compte (exprimé en quinzaines), et pour les 3 premiers modes baroclines. Au centre sont représentées les séries temporelles d'amplitude des ondes de Kelvin et de la statistique μ avec un décalage temporel de 6 mois.

La corrélation entre les deux signaux est maximale et significative pour un décalage de l'ordre de 12 quinzaines, c'est-à-dire un effet retard de l'ordre de 6 mois. L'effet retard observé est le double de l'ordre de grandeur estimé grossièrement sur la base des distances et vitesses théoriques des ondes. Diverses hypothèses, qui seront explorées dans de futurs travaux, peuvent permettre d'expliquer cette différence :

- la relation entre ondes de Kelvin et comportement spatial des pêcheurs passe par la transmission du signal physique dans les distributions des masses d'eau et donc de la production primaire, secondaire et de l'anchois. Le temps nécessaire à cette transmission du signal peut participer à l'augmentation du temps de réponse ;
- dans la partie Est de l'océan Pacifique, la propagation des ondes est soumise à un phénomène de dispersion modale ; la remontée de la thermocline d'Ouest en Est correspond à un changement de stratification verticale de la masse d'eau le long de l'Equateur, ce qui entraîne une re-distribution de l'énergie des ondes océaniques dans les modes baroclines. Cette dispersion modale a tendance à projeter l'énergie des ondes sur les modes baroclines élevés (modes >3), qui ont une propagation très lente, ce qui a donc pour effet de ralentir les ondes de Kelvin.
- enfin, et c'est une question chère aux physiciens, l'effet du forçage local (par les vents et les flux de chaleur), se superpose à l'effet du forçage à distance par les ondes de Kelvin équatoriales et peut entraîner une réponse non linéaire en système côtier.

Résumé

La mise en œuvre de l'approche écosystémique des pêches ne peut faire l'économie de la prise en compte de la composante spatiale. On propose ici une analyse comparée des dynamiques spatiales des poissons et des pêcheurs dans la pêcherie d'anchois dans l'écosystème d'upwelling côtier hautement productif du Pérou. En adaptant des outils d'analyse de physique statistique, d'écologie du paysage et d'écologie du comportement, on procède à une caractérisation des distributions et du mouvement. L'étude des modes et dynamiques de distribution de l'anchois suggère que cette espèce a une stratégie spatiale de type composite, offrant de multiples possibilités de redistribution face à la variabilité environnementale. L'étude des modes de déplacement des pêcheurs montre que, malgré certains particularismes, *Homo sapiens sapiens* a une stratégie de recherche du poisson qui est bien modélisée par une marche aléatoire de Lévy, ce qui la rend comparable à celle de prédateurs naturels. Cette stratégie stochastique, invariante d'échelle et statistiquement optimisée à l'échelle de la flottille de senneurs, constituerait la meilleure réponse face à l'incertitude sur la localisation de proies distribuées en agrégations hiérarchiques. L'analyse comparée des indicateurs de distribution et de mouvement dans la pêcherie permet d'établir que (i) la relation entre succès de pêche et modes d'organisation spatiaux de la biomasse de poisson dépend profondément de l'échelle d'observation, (ii) l'analyse Lagrangienne du mouvement des navires donne un type d'information différent sur le comportement de pêche que les indices d'effort classiques, et (iii) le mouvement invariant d'échelle développé par les pêcheurs est un bon indicateur de la distribution fractale des agrégations de poisson. Des résultats préliminaires suggèrent que le comportement spatial des pêcheurs pourrait intégrer la dynamique du forçage physique de grande échelle. Les deux derniers résultats ouvrent des perspectives immédiates en termes de gestion de la pêcherie.

Mots-clés :

Analyse spatiale, distribution, mouvement, indicateurs, fractales, marche aléatoire de Lévy, relations prédateur-proie, anchois, *Engraulis ringens*, Pérou.

Abstract

The implementation of the ecosystem approach to fisheries cannot neglect the spatial component. We propose here a comparative analysis of the spatial dynamics of fish and fishers in the Peruvian anchovy fishery, in a highly productive coastal upwelling ecosystem. Through the adaptation of analysis tools from statistical physics, landscape ecology and behavioural ecology, we proceed to the characterization of distribution and movement in the fishery. The study of the modalities and the dynamics of anchovy distribution suggests that this species has a composite spatial strategy, which offers multiple combinations of redistribution face to the environmental variability. The study of the displacement modes of fishers shows that, despite some specific attributes, *Homo sapiens sapiens'* strategy for searching for fish is well modelled by a Lévy random walk, what make it comparable to the one of animal predators. This scale invariant stochastic strategy, statistically optimised at the fleet scale, is assumed to provide the best answer face to the uncertainty about the localization of hierarchical prey patches. The comparative analysis of indicators of distributions and movements in the fishery allows establishing that (i) the relationship between fishing success and the way fish biomass is distributed in space depends strongly on the scale of observation, (ii) the Lagrangian analysis of vessel movements provides information on fishing behaviour which is of different nature than usual effort indices, and (iii) the scale invariant movement of fishers is a good indicator of the fractal distribution of fish aggregations. Some preliminary results suggest that fishers' spatial behaviour would integrate the dynamics of the large scale physical forcing. The last two results open immediate perspectives in terms of the fishery management.

Key words:

Spatial analysis, distribution, movement, indicators, fractals, Lévy random walk, predator-prey relationships, anchovy, *Engraulis ringens*, Peru.