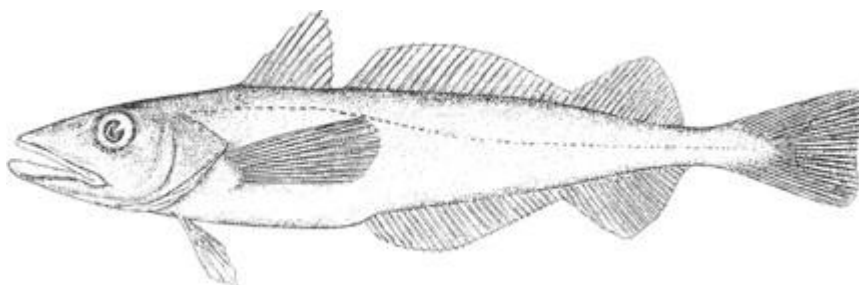




**Master 2 Recherche
Océanographie mention Biologie et Ecologie Marines
Année 2009-2010**

**Université de la Méditerranée (Aix-Marseille II)
Centre d'océanologie de Marseille
Centre de Ressources Halieutiques Méditerranéennes et Tropicales
Institut de la Recherche pour le développement**

Modélisation de la dispersion des œufs et larves de merlus du Cap



Lysel GARAVELLI

Direction scientifique :

Christophe LETT (UMI UMMISCO, IRD Sète)

David KAPLAN (UMR 212 Ecosystèmes marins exploités, IRD Sète)

Sommaire

Remerciements	3
----------------------	---

Introduction	4
---------------------	---

Matériel et Méthodes	9
-----------------------------	---

1. Le site d'étude	9
2. L'outil logiciel	10
2.1. Le modèle hydrodynamique	10
2.2. Le modèle individu-centré	11
3. Les simulations réalisées	12
3.1. Etude de la trajectoire des œufs et larves des merlus du Cap	12
3.2. Etude de la stratégie de ponte des merlus du Cap	13
3.3. Etude de la connectivité zones de ponte-zones de nourricerie	15
4. Déroulement des simulations et analyse des résultats	15

Résultats	16
------------------	----

1. Etude de la trajectoire de l'ichthyoplancton des merlus du Cap	16
2. Etude de la stratégie de ponte des merlus du Cap	19
2.1. Analyse de sensibilité	19
2.2. Etude du succès de transport des individus vers la SARP line	20
2.3. Etude des pertes d'individus vers une zone de destination au large	22
2.4. Etude du transport des individus vers une zone de nourricerie	23
3. Etude de la connectivité zones de ponte-zones de nourricerie	24

Discussion	27
-------------------	----

Conclusion	31
-------------------	----

Références	32
-------------------	----

Résumé-Abstract	36
------------------------	----

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier Monsieur Philippe Cury de m'avoir accueillie au sein du Centre de Ressources Halieutiques de l'Institut de la Recherche pour le Développement (IRD).

Je remercie Christophe Lett pour son encadrement, sa patience, sa gentillesse ainsi que David Kaplan pour les échanges informatiques et son aide lors des étapes finales de mon stage.

J'ai été très bien accueillie au sein du laboratoire aussi bien par les chercheurs que par les étudiants et je les en remercie.

J'ai eu tout au long de ce stage des contacts par mail avec des chercheurs étrangers qui ont pris le temps de commenter mon travail. Je remercie donc Britta Grote, Erling Stenevik et Melanie Smith pour leur aide.

Je remercie toutes les personnes présentes pendant la pause déjeuner à « La Patelle » et les pauses café pour les discussions scientifiques ou non, mais également et surtout footballistiques.

Le déroulement de mon stage n'aurait pas été le même sans la présence de certaines personnes avec qui j'ai passé de très bons moments. Merci à Gabriel pour sa bienveillance et son humour, à Arnaud pour sa confiance pour ma participation dans la mise en place de son modèle, à Laura pour la bonne humeur dans le bureau, à Rémi pour les secrets de R, aux stagiaires de M2 avec qui j'ai notamment partagé le stress de la fin et aux autres thésards et stagiaires.

Merci à Lia Garavelli pour la correction de l'abstract.

Merci à Charlotte pour son aide au cours de la rédaction de mon rapport. Merci à tous mes amis pour leur mission « me remonter le moral » si bien réussie et pour leur capacité à me faire rire.

Enfin le dernier remerciement ira envers ma famille et surtout mes parents.

Ce stage est inclus dans les projets ANR AMPED et 3Worlds. Le projet AMPED dirigé par David Kaplan est destiné à la mise en place d'aires marines protégées pour les espèces mobiles. Le projet 3Worlds a pour objectif de produire des logiciels de simulation et de modélisation appliqués à l'écologie et aux sciences de l'environnement. A l'IRD, le représentant est Jean-Daniel Zucker, directeur du budget.

Introduction

En Afrique du Sud, la pêche commerciale d'espèces marines démersales et pélagiques a un fort impact économique et social (FAO, 2010). Elle est en effet la principale source d'activité dont beaucoup de communautés côtières dépendent. La pêche côtière est l'une des plus productives, notamment au niveau de la région d'upwelling de la côte Ouest, avec un revenu annuel net de 280 millions d'euros (projet AMPED, 2008). La pêche industrielle a débuté dans les années 1890 et s'est poursuivie avec un effort de pêche de plus en plus conséquent (FAO, 2010). Les espèces qui la dominent sont démersales comme les merlus du Cap *Merluccius paradoxus* et *Merluccius capensis* et pélagiques telles que la sardine *Sardinops sagax* et l'anchois *Engraulis capensis* (Payne et Bannister, 2003). Au début des années 70, la pêche du merlu atteignait 300 000 tonnes par an. Elle s'est par la suite effondrée à un niveau relativement constant de 130 000 tonnes (Butterworth et Rademeyer, 2005 ; Figure 1). Les causes principales de ce déclin seraient l'arrivée de bateaux étrangers dans les eaux sud-africaines (Butterworth et Rademeyer, 2005) et l'utilisation de filets à de plus grandes profondeurs (Fairweather *et al.*, 2006). Celle-ci accentuerait les prises de grands merlus adultes. Ces individus ont longtemps été considérés comme une source de stabilité des pêcheries grâce à leur forte fécondité et leur inaccessibilité à la pêche au chalut. En effet, le plateau continental où ils vivent fournit un refuge naturel pour la population (Field *et al.*, 2008).

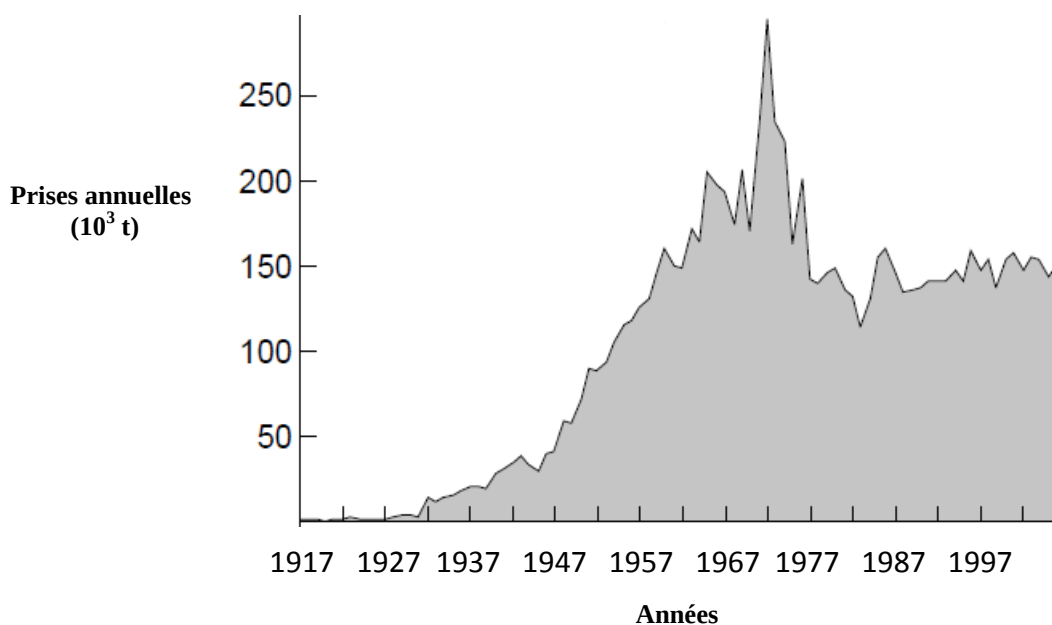


Figure 1 : Prises annuelles de merlus au large de l'Afrique du Sud de 1917 à 2005 en milliers de tonnes (Rademeyer *et al.*, 2008)

Face à ces constats et à l'importance économique de ce secteur, des dispositifs de gestion et de durabilité de l'activité de pêche ont été mis en place au niveau national. L'un d'eux, proposé par le South African National Biodiversity Institute (SANBI), est l'établissement d'aires marines protégées. Plus précisément, l'extension des réserves côtières afin de pouvoir y inclure les espèces pélagiques et démersales (Sink et Attwood, 2008). Le problème est que les aires marines protégées ne sont pas nécessairement efficaces pour protéger les espèces très mobiles car elles peuvent difficilement couvrir l'ensemble de leur habitat. Deux solutions sont envisagées : préserver l'habitat le long des trajets migratoires des adultes ou bien dans les zones de reproduction et de dispersion de l'ichthyoplancton (œufs et larves) (Gell et Roberts, 2003). La mise en place d'un tel processus au niveau de la phase ichthyoplanctonique d'une espèce nécessite l'acquisition de connaissances sur son recrutement. Des données de campagnes acoustiques ou de pêche sont moyennées avant d'être utilisées dans des modèles où le recrutement est considéré comme constant (Hutchings, 1992). Cependant, le recrutement dépend largement des variations des conditions environnementales (Bakun, 1996). Pour le secteur de la pêche du merlu comme pour n'importe quelle autre espèce commerciale, il est donc important de comprendre les facteurs biotiques et abiotiques qui influencent le recrutement. Dans les régions d'upwelling, comme l'écosystème du Sud du Benguela au large de l'Afrique du Sud, le transport des œufs et des larves est un processus complexe et très variable (Hutchings, 1992). Les espèces doivent s'adapter à un tel environnement en modifiant leur comportement et en développant notamment des stratégies de ponte. Ces stratégies peuvent être des cycles saisonniers en fonction de la disponibilité en nourriture pour les larves (Sherman *et al.*, 1984) ou des sites de ponte avec de bonnes conditions environnementales (Beets et Friedlander, 1999). De nombreuses théories ont tenté d'expliquer le succès du recrutement des espèces (Cole et McGlade, 1998). Aujourd'hui, il apparaît comme acquis que l'addition de plusieurs facteurs influence le recrutement (Cury et Roy, 1989). Celui des espèces pélagiques, comme les anchois, du Benguela Sud, a été étudié à plusieurs reprises (Painting *et al.*, 1998 ; van der Lingen et Huggett, 2003) contrairement aux merlus pour lesquels l'intérêt est plus récent. Grote *et al.* (2007) ont étudié les échantillons d'œufs et larves prélevés le long d'un transect nommé SARP line (South African Sardine and Anchovy Recruitment Project) à une profondeur comprise entre 0 et 100 m. Ce transect est situé au large de la péninsule du Cap (34.15 °S, 18.29 °E) et l'étude s'est déroulée d'août 1995 à juillet 2003. C'est une zone de passage des œufs et larves de différentes espèces de téléostéens, entre leurs aires de ponte et leurs zones de nourricerie. Les variations saisonnières de l'abondance d'œufs et larves le long de la SARP line (Figure 2) font apparaître une saisonnalité des pontes inattendue. La stratégie de ponte des merlus, qui était jusque-là

considérée comme étant proche de celle des anchois (Figure 3) et des sardines, est en réalité complètement différente. Les merlus dans l'écosystème Sud du Benguela pondent principalement de juin à octobre alors que la ponte des anchois a lieu essentiellement d'octobre à janvier.

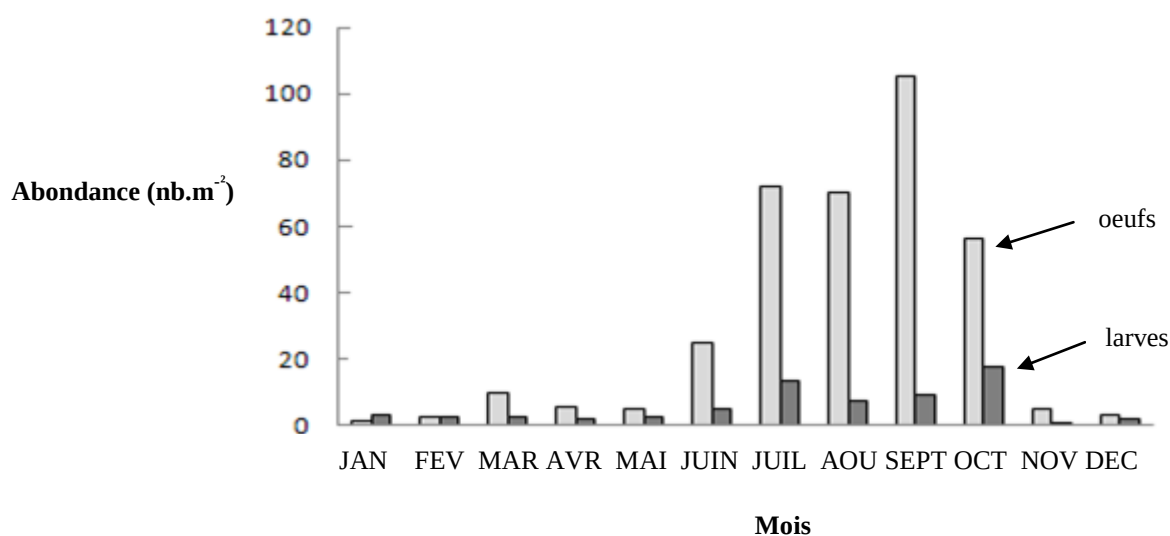


Figure 2 : Valeurs moyennes d'abondance (nb.m⁻²) d'œufs et larves de merlus *Merluccius sp.* par mois (Grote *et al.*, 2007).

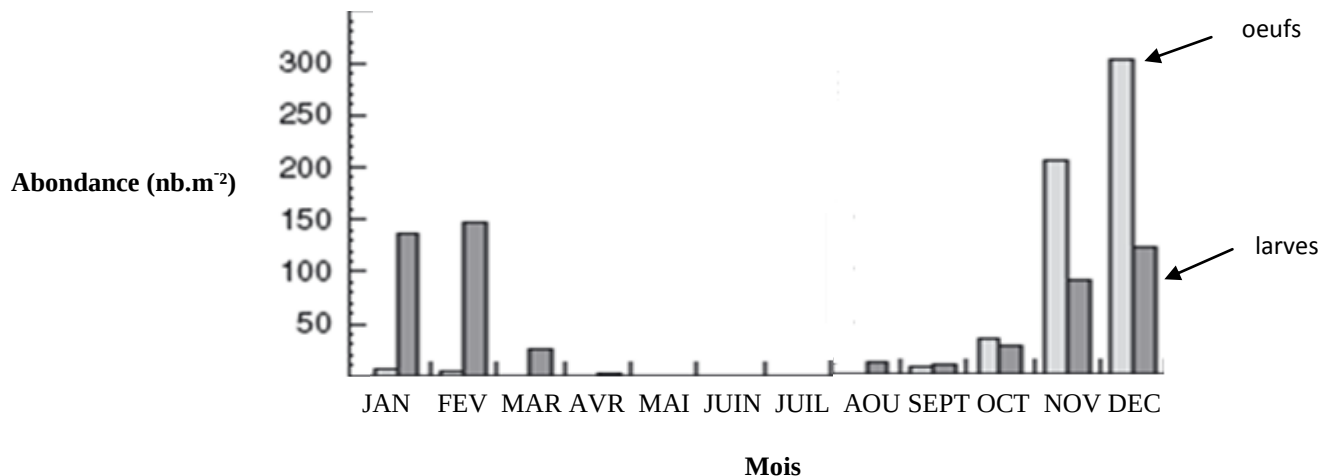


Figure 3 : Valeurs moyennes d'abondance (nb.m⁻²) d'œufs et larves d'anchois *Engraulis encrasicolus* par mois (van der Lingen et Huggett, 2003, modifié)

Cependant, deux espèces de merlus sont présentes dans l'écosystème Sud du Benguela, *Merluccius capensis* (Castelnau, 1851) et *Merluccius paradoxus* (Franca, 1960). Toutes deux vivent dans les eaux continentales au large des côtes de l'Afrique du Sud et de la Namibie (Payne, 1987). *M. capensis* est pêché principalement dans des eaux de faible profondeur, au-

dessus de 300 m. *M. paradoxus* quant à lui est dominant dans des eaux plus profondes, entre 200 et 700 m de profondeur (Botha, 1985). Au niveau des œufs et des larves, les deux espèces sont difficilement distinguables et peu de données spécifiques sont donc disponibles. Récemment, von der Heyden *et al.* (2007) ont utilisé des marqueurs moléculaires pour pouvoir correctement identifier l'ichthyoplancton de ces deux espèces. Cette méthode a par la suite été utilisée par Stenevik *et al.* (2008) afin de comparer les trajectoires des œufs et larves des deux espèces de merlus dans l'écosystème du Benguela Sud. Les résultats montrent que les deux espèces suivent des trajectoires en partie distinctes vers les zones de nourricerie au niveau de la baie Saint Hélène. La trajectoire est plus proche de la côte pour *M. capensis* et plus au large pour *M. paradoxus*. Ceci expliquerait pourquoi leurs zones de nourricerie, situées le long de la côte, semblent être différentes aussi. Elles sont localisées plus au Nord pour *M. paradoxus*. Ces résultats sont confirmés par les données de Grote *et al.* (comm. pers.), qui suggèrent également des pics de ponte différents pour les deux espèces.

A cause du gradient côte-large entre les zones de nourricerie et de ponte, le succès de recrutement des œufs et larves de *Merluccius sp* est probablement en grande partie influencé par leur transport. Pour les anchois et les sardines de l'écosystème du Sud du Benguela, la quantification de ce succès a été réalisée par l'utilisation d'un modèle de dispersion larvaire. Ce dernier couple un modèle physique à un modèle biologique (Mullon *et al.*, 2003 ; Lett *et al.*, 2006 ; Miller *et al.*, 2006). Dans un premier temps, les œufs et les larves sont considérés comme des particules passives confrontées à des conditions environnementales fournies par les sorties d'un modèle hydrodynamique (Huggett *et al.*, 2003). Dans un second temps, des propriétés biologiques (densité de l'œuf, migration verticale des larves, croissance, mortalité) ont été incorporées au modèle (Parada *et al.*, 2003).

L'objectif de ce stage est d'appliquer un modèle de simulation de la dispersion des œufs et larves de populations marines aux merlus du Cap. Cette application permettra d'évaluer leur succès de recrutement et par conséquent l'influence des caractéristiques environnementales sur leur stratégie de ponte. Pour cela, j'utiliserai l'outil Ichthyop (Lett *et al.*, 2008) couplé à un modèle régional de circulation océanique (ROMS) (Chang, 2009) qui permet de simuler les trajectoires de l'ichthyoplancton. Les résultats de simulations seront comparés aux connaissances issues d'observations *in situ*. Les travaux de Stenevik *et al.* (2008) serviront à tester l'hypothèse de possibles trajectoires distinctes entre les deux espèces de merlus. Ceux de Grote *et al.* (2007) permettront l'étude de la saisonnalité des pontes. Enfin, une simulation à une échelle plus fine de la connectivité entre les zones de ponte et les zones de nourricerie sera réalisée. Elle permettra entre autre de confirmer leur localisation. A la suite de ce stage,

elle sera utilisée dans un modèle de dynamique de population de merlus au large de l'Afrique du Sud couvrant l'ensemble du cycle de vie, qui est en cours de développement (Grüss *et al.*, en préparation).

Matériel et méthodes

1. Le site d'étude

Mon travail consiste à appliquer un modèle de dispersion larvaire aux merlus du Cap qui vivent au large de l'Afrique du Sud dans l'écosystème Sud du Benguela. D'une superficie de 1 220 000 km², ce pays est délimité à l'Ouest par l'océan Atlantique et au Sud par l'océan Indien (Figure 4). L'écosystème Sud du Benguela débute au large de Lüderitz en Namibie. Deux grands courants dominent dans la région au large de l'Afrique du Sud, le courant froid du Benguela sur la côte ouest et le courant chaud des Aiguilles sur la côte sud. La côte Ouest constitue l'une des quatre grandes zones d'upwelling du monde. L'upwelling, ou remontée d'eau profonde riche en nutriments vers la surface, est à l'origine d'une forte productivité. Dans cette zone, il existe également un courant côtier nommé « Good Hope jet ». Le courant des Aiguilles définit la région du banc des Aiguilles qui s'étend entre les bathymétries 0 et 200 m, de la Péninsule du Cap jusqu'à la baie d'Algoa. La zone d'étude du modèle est localisée d'Oranjemund au Cap Saint Francis (Figure 4).

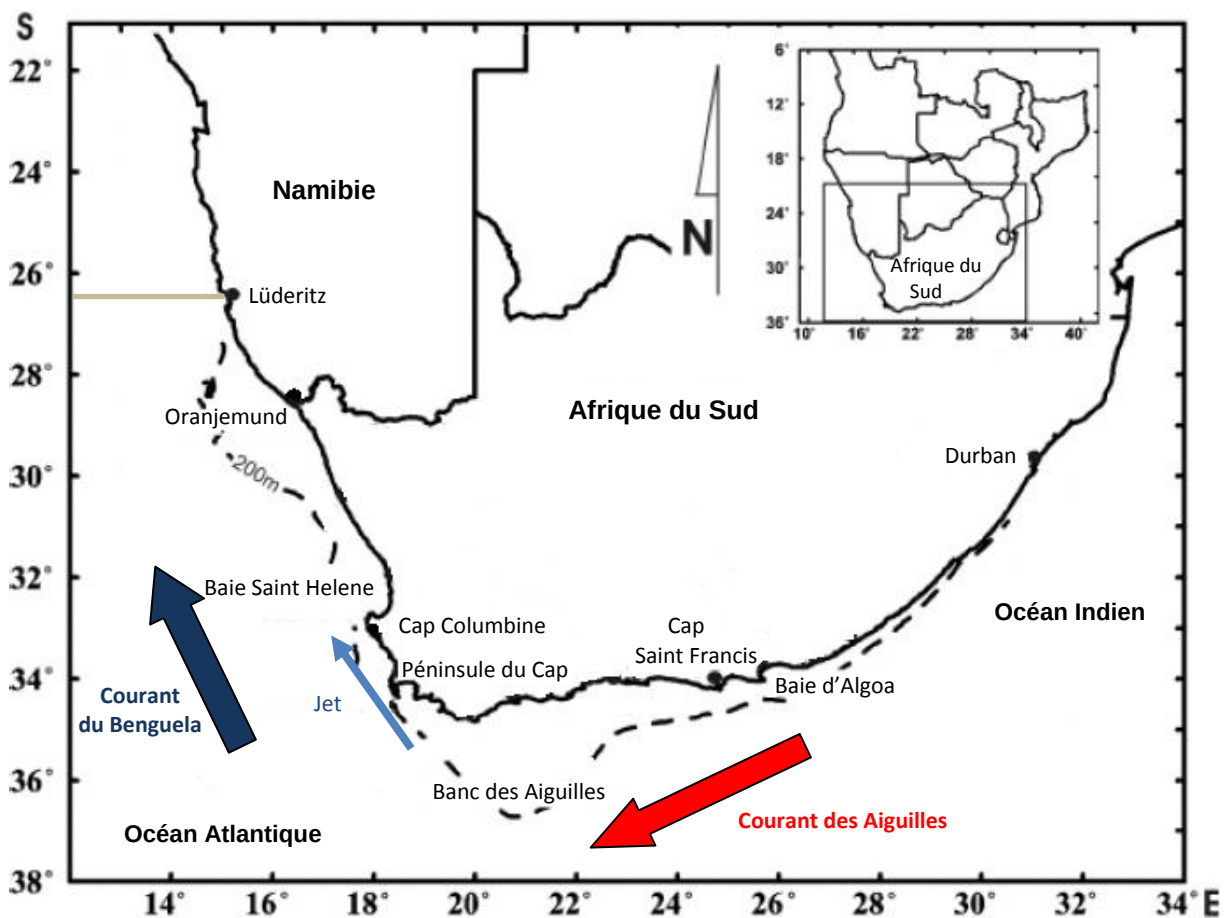


Figure 4 : Situation géographique de l'Afrique du Sud et représentation de la zone d'étude (Miller, 2006, modifié). Le trait gris au large de Lüderitz représente la délimitation entre les écosystèmes Nord et Sud du Benguela.

2. L'outil logiciel

Ichthyop (Lett *et al.*, 2008) est un outil logiciel développé en Java qui permet le développement et la simulation de modèles biophysiques de dispersion larvaire. Ce type de modèle permet d'étudier l'influence de facteurs physiques et biologiques sur la dynamique des stades planctoniques d'espèces marines comme les œufs et larves de téléostéens. L'approche utilisée dans Ichthyop est de forcer un modèle individu-centré ("individual-based model" en anglais, IBM) par un modèle hydrodynamique (Figure 5). Les sorties du modèle hydrodynamique ou biogéochimique utilisées dans l'IBM peuvent être la vitesse du courant ou la température de l'eau. Dans l'IBM, les individus sont caractérisés par des variables telles que leur position ou leur taille. Différents processus pouvant décrire la dynamique des individus (transport, croissance, comportement, mortalité) peuvent être implantés.

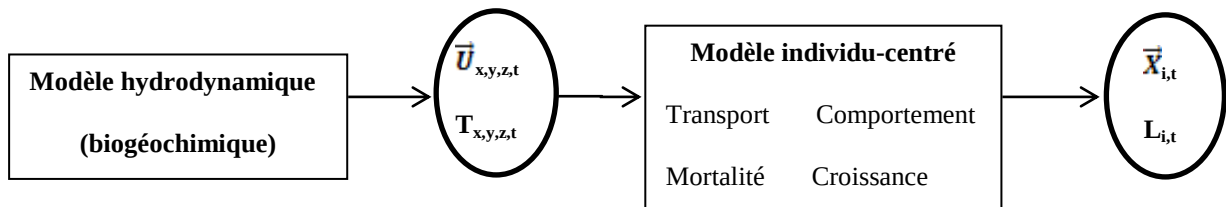


Figure 5 : Représentation schématique du couplage des modèles hydrodynamique et individu-centré. Un modèle hydrodynamique fournit les dynamiques en trois dimensions (x, y, z) et en fonction du temps (t) de la vitesse des courants $\vec{u}$ et de la température T. Elles sont transmises à un modèle individu-centré qui permet de définir la localisation ($\vec{x}$), la taille (L) de chaque individu i au temps t.

2.1. Le modèle hydrodynamique

Chang (2009) a développé une nouvelle configuration du modèle ROMS (Regional Oceanic Modelling System ; Shchepetkin et Mc Williams, 2005). Elle permet de simuler la dynamique océanique au large de l'Afrique du Sud en trois dimensions. Cette configuration s'étend de 28°S à 40°S et de 10°E à 24°E (Figure 6). Le modèle est forcé par une climatologie mensuelle, les variabilités interannuelles sont donc absentes (Penven *et al.*, 2001). Cependant, la résolution spatiale de 8 km dans la dimension horizontale permet de reproduire les dynamiques à méso-échelle, telles que les tourbillons. Elles jouent un rôle important pour le transport larvaire. La résolution verticale est de 1 m à 4.7 m en surface et de 3.1 m à 1030 m en profondeur. Elle est suffisamment fine pour bien reproduire l'upwelling. Le modèle ainsi défini est simulé sur une période de dix ans. Deux années sont nécessaires pour atteindre un équilibre statistique et seules les années 3 à 10 seront donc utilisées lors de mes analyses.

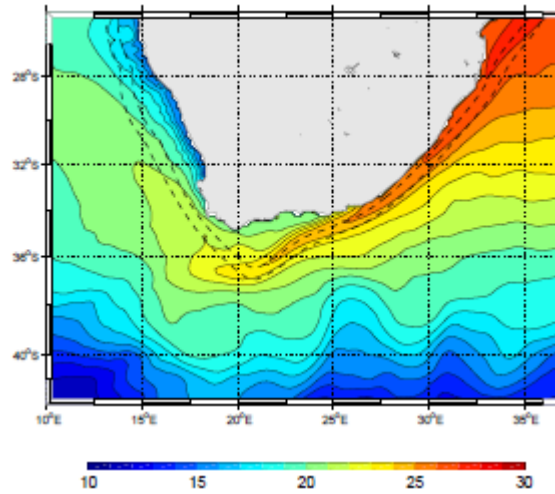


Figure 6 : Exemple de sortie du modèle hydrodynamique ROMS au large de l’Afrique du Sud. La moyenne saisonnière de la température de surface (°C) de l’océan est représentée pour les mois de décembre, janvier et février. L’échelle de couleur représente les températures, des plus froides (bleu) aux plus chaudes (rouge). Les températures minimales et maximales sont respectivement 10°C et 30°C. (Chang, 2009)

2.2. Le modèle individu-centré

La modélisation individu-centrée est une approche de modélisation “bottom-up” largement utilisée en écologie (Grimm, 1999 ; Grimm et Railsback, 2005). Elle s’appuie sur la description d’un système au niveau de l’individu. De plus, cette approche tente de comprendre comment, à partir des interactions entre individus, émergent les propriétés du système au niveau d’organisation supérieure de la population. Dans mon étude, elle est utilisée pour modéliser et simuler la dynamique des œufs et larves de merlus du Cap au sein de leur environnement. Les variables d’état de chaque individu sont leur localisation : longitude (°E), latitude (°S) et profondeur (m). Celle de l’environnement physique est fournie par les sorties du modèle hydrodynamique : vitesse du courant (m.s^{-1}). Seul le processus de transport est considéré dans le modèle utilisé dans le cadre de ce stage. Les individus changent de position en étant transportés passivement par le courant. Le transport des individus consiste à mettre à jour la localisation (notée x) des individus à chaque pas de temps (noté Δt). L’équation suivante est utilisée :

$$d\vec{x}/dt = \vec{u} \quad (1)$$

Le vecteur vitesse $\vec{u}$ est dérivé des interpolations spatiales et temporelles des dynamiques fournies par le modèle hydrodynamique (Lett *et al.*, 2009). Un schéma d’Euler est utilisé pour discrétiser l’équation de transport (1), i.e sa résolution aura lieu par approximation à chaque pas de temps Δt (égal à 1h dans le modèle utilisé).

3. Les simulations réalisées

La paramétrisation du modèle se fait par l'utilisateur dans un fichier de configuration. Pour cette étude, seuls les paramètres concernant le « lâcher » et la « destination » des individus ont été nécessaires. Les zones de lâcher, qui correspondent par exemple aux zones de ponte, sont définies selon plusieurs critères. L'utilisateur choisit le nombre de zones, chacune d'entre elles étant définie par les coordonnées géographiques de quatre points et par un masque bathymétrique (m). Les profondeurs de lâcher sont définies pour chaque zone. Le nombre d'individus relâchés sur l'ensemble des zones est choisi. Leur distribution verticale et horizontale a lieu de manière stochastique. Le lâcher de l'ensemble des individus s'effectue une fois par mois à chaque temps initial mentionné dans le fichier. Dans le cas où l'on s'intéresse au succès de transport des individus entre des zones de lâcher et des zones de destination, ces dernières doivent être définies de la même manière que les zones de lâcher. Une zone de destination est par exemple une zone de nourricerie propice au recrutement des larves. Différentes profondeurs dans les zones de destination peuvent également être spécifiées. Dans cette étude, le recrutement d'un individu consiste en son installation dans une zone de destination. L'ensemble des simulations que j'ai réalisées ont en commun un certain nombre de paramètres tels que les mois de lâcher des individus (janvier à décembre) et le nombre d'années climatologiques du modèle hydrodynamique utilisé (3 à 10). Certains paramètres diffèrent d'une simulation à l'autre selon son objectif. Par exemple la localisation des zones de lâcher ou de destination des individus, la profondeur des lâchers et la durée du transport sont modifiés. Les valeurs des paramètres spécifiques à chaque simulation sont détaillées dans les sections suivantes.

3.1. Etude de la trajectoire des œufs et des larves des merlus du Cap

La simulation du transport passif de particules au large de l'Afrique du Sud va permettre d'étudier les trajectoires des œufs et larves des merlus du Cap. Le transport est considéré comme passif car seuls les paramètres physiques caractérisant l'environnement l'influent. Pour cette simulation, deux zones de lâcher ont été choisies au large de la région entre la Péninsule du Cap et le Cap Columbine (Figure 7). La première, proche de la côte, est délimitée par les isobathes 100 m et 300 m, et correspond à la distribution des œufs de l'espèce *M. capensis* décrite par Stenevik *et al.* (2008). La seconde est située plus au large, entre les isobathes 300 m et 1500 m, et correspond à l'aire décrite pour *M. paradoxus* par Stenevik *et al.* (2008). Six profondeurs de lâcher ont été définies : 0-50 m, 50-100 m, 100-150 m, 150-200 m, 200-250 m et 250-300 m.

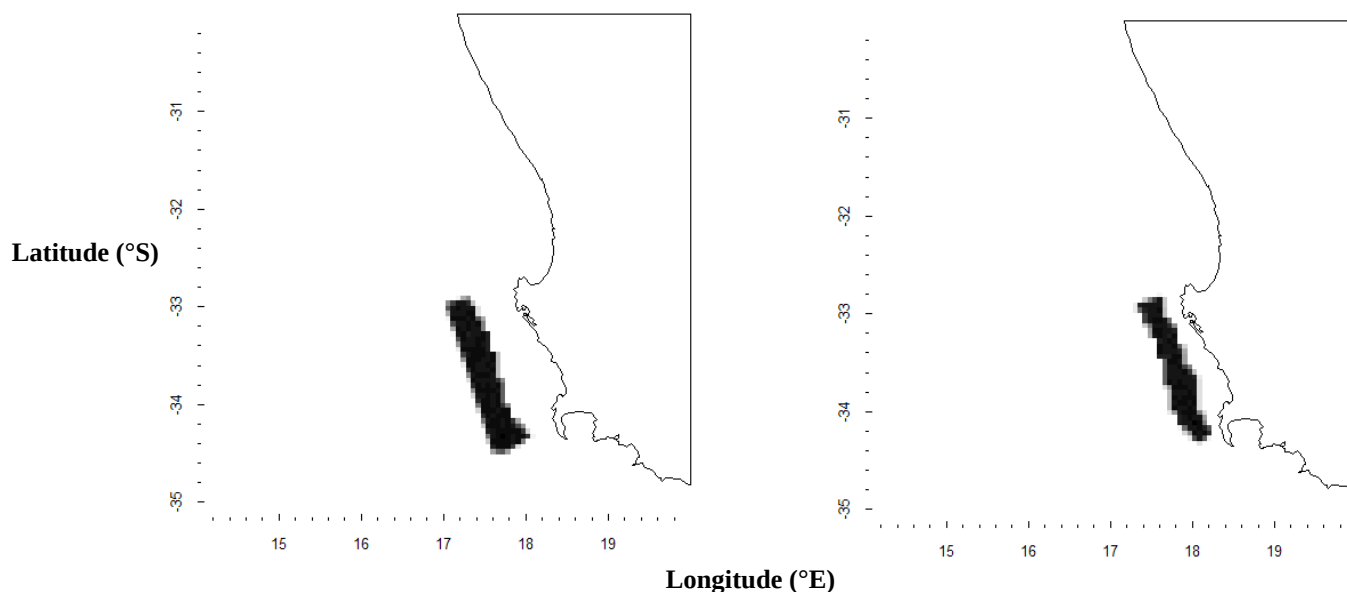
Zone de lâcher au large (*M. paradoxus*)Zone de lâcher à la côte (*M. capensis*)

Figure 7 : Les deux zones de lâcher pour l'étude de la trajectoire des œufs et larves de merlus du Cap au large de l'Afrique du Sud. A gauche, la zone noire au large représente la distribution des oeufs de *M. paradoxus* décrite par Stenevik *et al.* (2008). A droite, la zone noire proche de la côte représente celle de *M. capensis*.

Une deuxième simulation a été effectuée afin d'étudier la provenance des œufs et larves collectées par Stenevik *et al.* (2008). La simulation se déroule dans le sens horaire inverse avec des paramètres identiques à la simulation précédente. Les deux zones de lâcher utilisées précédemment seront ici considérées comme les zones d'arrivée des particules.

1.1. Etude de la stratégie de ponte des merlus du Cap

Afin d'examiner les facteurs potentiels pouvant expliquer la stratégie de ponte et notamment la saisonnalité observée par Grote *et al.* (2007), trois simulations ont été effectuées. Elles vont permettre de représenter le succès de transport des individus vers la zone de destination. Toutes les trois considèrent huit zones de lâcher qui s'étendent de la baie Saint Hélène sur la côte Ouest au Cap Saint Francis sur la côte Sud. Chaque zone de lâcher est définie entre les isobathes 200 m et 2000 m. Les zones de lâcher correspondent aux zones de ponte (Figure 8) telles qu'identifiées pour le merlu du Cap par Hutchings *et al.* (2002), Burmeister (2005), Grote *et al.* (2007) et Smith et Japp (comm. pers.). La durée de transport des œufs et larves est fixée à 30 jours. Elle correspond à la période entre la ponte et la fin de la phase larvaire pour les merlus du Cap (Smith et Japp, comm. pers.). Trois profondeurs de lâcher ont été définies : 0-100 m, 100-300 m, 300-500 m.

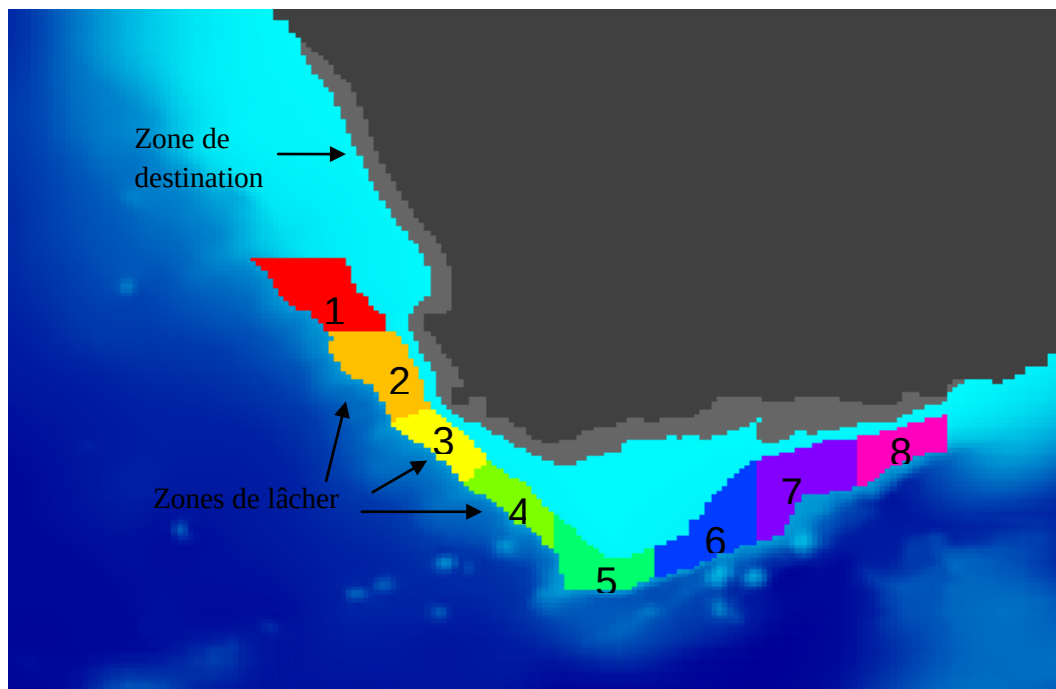


Figure 8 : Les huit zones de lâcher (ponte) utilisées dans les trois simulations visant à étudier la saisonnalité des pontes, telles que représentées sur l'interface graphique d'Ichthyop. La zone de destination le long de la côte, en gris, est utilisée dans la troisième simulation, et correspond à la zone de nourricerie des larves de merlus.

La zone de destination est différente pour chaque simulation.

Dans le but de comparer les résultats du modèle aux observations de Grote *et al.* (2007), la zone de destination sera la SARP line pour la première simulation. Cette zone correspond à un transect de 20 stations au large de la péninsule du Cap où les prélèvements d'œufs et larves ont été effectués par Grote *et al.* (2007). La SARP line sera considérée comme un proxy du transport des individus le long de la côte.

La deuxième simulation permettra d'étudier les pertes au large des œufs et larves, décrites par Grote *et al.* (2007), par la mise en place d'une zone de destination située directement au large des huit aires de lâcher.

Enfin, pour examiner si le processus de transport des œufs et larves des merlus du Cap entre les zones de ponte et de nourricerie permet d'expliquer la saisonnalité des pontes décrite par Grote *et al.* (2007), la troisième simulation considérera comme zone de destination la zone de nourricerie située tout le long de la côte (Figure 8). La zone de nourricerie s'étend au large jusqu'à l'isobathe 100 m. Les individus qui atteindront la zone de nourricerie seront considérés comme recrutés.

1.2. Etude de la connectivité zones de ponte - zones de nourricerie

L'objectif final de mon stage est de fournir des valeurs simulées de connectivité des œufs et larves de merlus du Cap entre leurs zones de ponte et leurs zone de nourricerie pour utilisation dans un modèle spatial de dynamique de population structurée en âge (Grüss *et al.*, en préparation). Ce modèle est spatialisé sur une grille à résolution horizontale de $1/3^\circ$ utilisée pour les campagnes d'estimation de biomasse des merlus en Afrique du Sud. L'étude de la connectivité entre les zones de ponte et de nourricerie à une échelle spatiale plus fine que celle réalisée dans la simulation précédente (Figure 8) a donc été nécessaire. Les huit zones de ponte et la zone de nourricerie le long de la côte décrites dans la simulation précédente ont par conséquent été subdivisées en carrés de $1/3^\circ$ de côté. La connectivité entre zones de ponte et zones de nourricerie est représentée sous la forme de cartes obtenues avec le logiciel Quantum GIS. Chaque carré est illustré par la proportion d'individus recrutés. Pour un carré représentant une zone de ponte, la proportion d'individus est le nombre d'individus relâchés dans cette zone qui ont été recrutés. Pour un carré représentant une zone de nourricerie, la proportion est le nombre d'individus recrutés dans cette zone. Cette simulation permet une représentation à une échelle plus fine du succès de transport des œufs et des larves de merlus entre les zones de ponte et de nourricerie.

2. Déroulement des simulations et analyse des résultats

Dans l'outil logiciel Ichthyop, une simulation du modèle peut être effectuée pour un jeu de paramètres donné (SINGLE) mais une série de simulations utilisant différents jeux de paramètres est aussi possible (SERIAL). Etant donnée le grand nombre de simulations réalisées dans cette étude, ce second mode a principalement été utilisé. En mode SERIAL, les sorties des différentes simulations sont enregistrées dans des fichiers qui comprennent les variables d'état de tous les individus à différents pas de temps de la simulation. Les fichiers de sorties ont ensuite été traités grâce à deux programmes que j'ai réalisés avec le logiciel statistique R. Ils permettent de tracer les trajectoires des individus et de calculer le succès de transport des individus. Dans les modèles avec différents paramètres, il est important de connaître l'importance relative de chacun afin d'obtenir une bonne compréhension du système modélisé. Une analyse de sensibilité des paramètres face au succès de transport a été effectuée pour les simulations permettant l'étude de la stratégie de ponte. Pour cela, une analyse de variance nommée ANOVA a été appliquée aux données obtenues. Cette analyse suppose la normalité de la distribution. Le test de Kolmogorov-Smirnov sera appliqué afin de la valider.

Résultats

1. Etude de la trajectoire de l'ichthyoplancton des merlus du Cap

Les résultats de la simulation de la trajectoire des particules à partir des zones de lâcher au large de la région entre la Péninsule du Cap et le Cap Columbine sont présentés pour la profondeur de lâcher 50-100 m après un transport passif de 10 jours (Figure 9) et 20 jours (Figure 10). Les motifs de dispersion sont représentés par des cartes de densités des particules moyennées sur tous les mois et les années de simulation. La densité correspond au nombre de particules présentes dans un carré d'environ $1/10^{\text{ème}}$ de degré de côté.

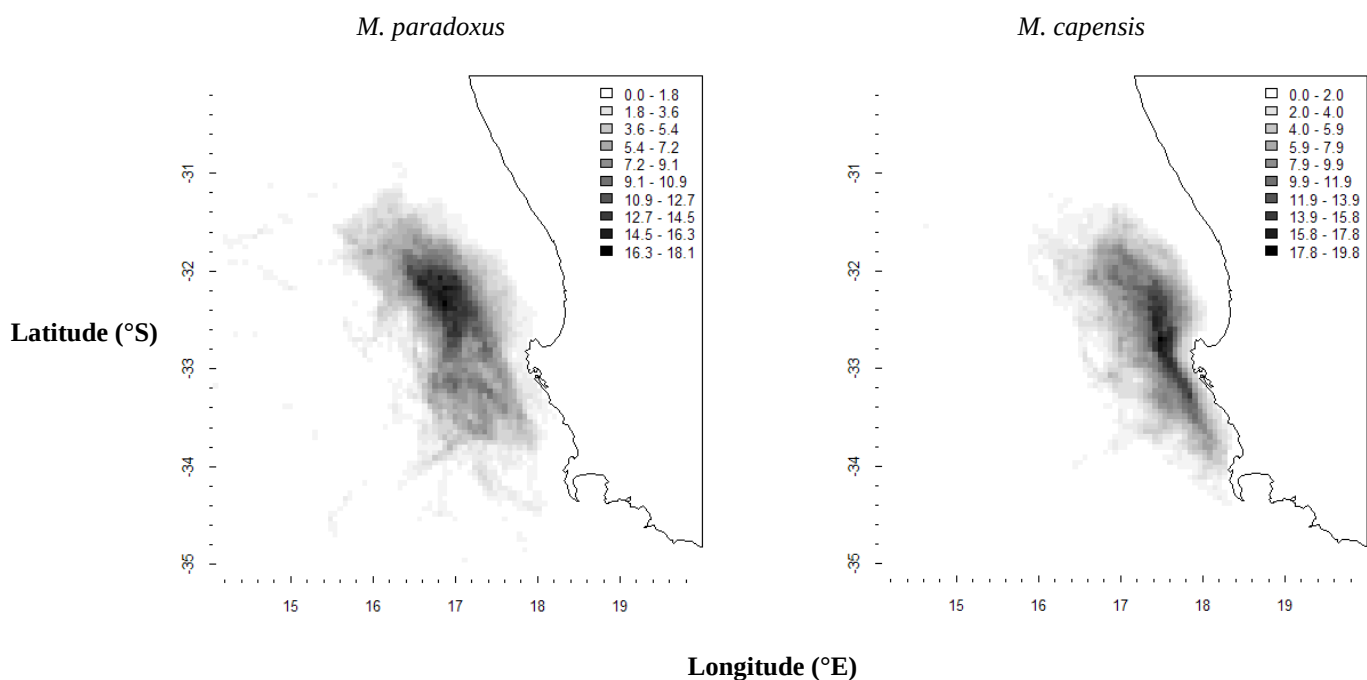


Figure 9 : Motifs de dispersion des œufs et des larves de merlus du Cap après 10 jours de transport passif. A gauche, pour la zone de lâcher située au large de la région entre la Péninsule du Cap et le Cap Columbine qui représente la distribution des œufs de *M. paradoxus*. A droite pour la zone de lâcher située à la côte représentant celle de *M. capensis*. L'échelle de niveau de gris représente la densité de particules, de la plus faible (blanc) à la plus élevée (noir).

Après 10 jours de transport passif, peu de différences sont visibles dans les trajectoires des individus relâchés par les deux zones. Pour la zone située au large (Figure 9, à gauche), les particules sont pour la plupart transportées vers le Nord-Ouest (32°S , 16.5°E) de la région au large de l'Afrique du Sud. Environ cinq fois plus de particules se dirigent vers le Nord plutôt que vers le Sud. A partir de la zone située à la côte, les particules relâchées restent majoritairement le long de la côte. Il y en a environ trois fois plus qu'au large.

La représentation du transport passif des particules pendant 20 jours (Figure 10) montre une évolution des trajectoires des individus entre les deux zones de lâcher.

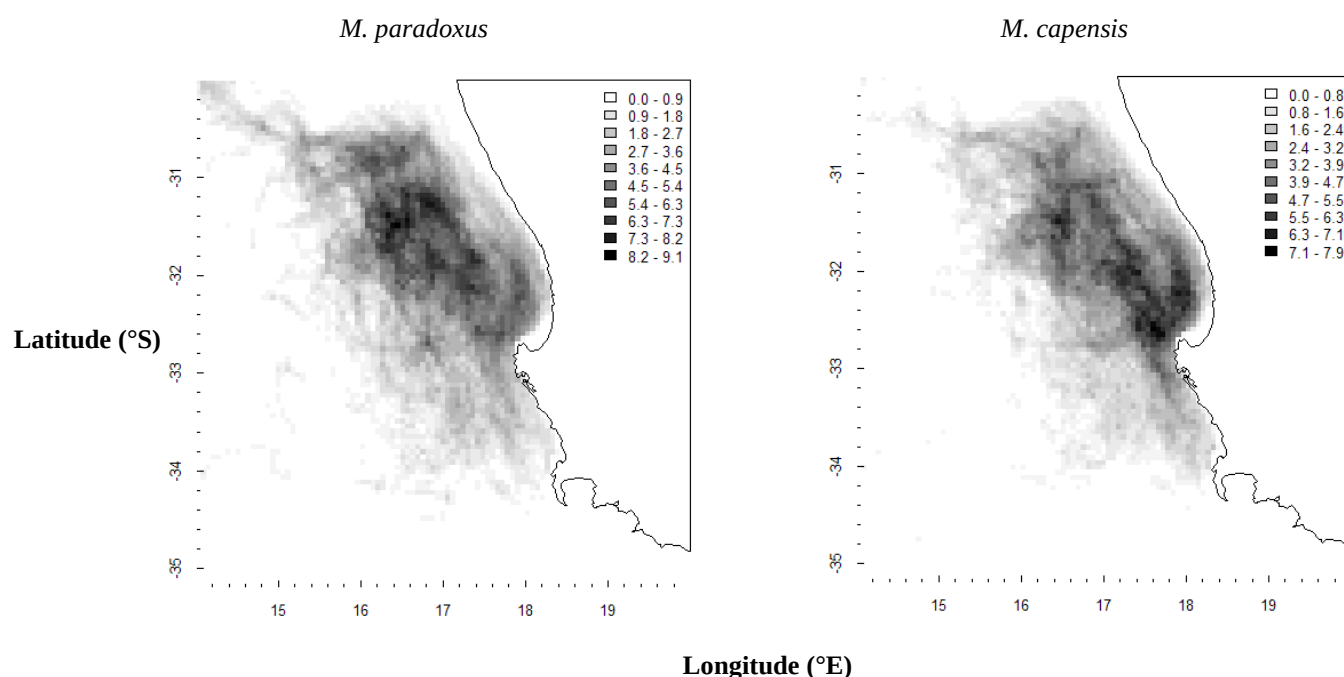


Figure 10 : Motifs de dispersion des œufs et des larves de merlus du Cap après 20 jours de transport passif. A gauche, pour la zone de lâcher située au large de la région entre la Péninsule du Cap et le Cap Columbine qui représente la distribution des œufs de *M. paradoxus*. A droite pour la zone de lâcher située à la côte qui représente celle de *M. capensis*. L'échelle de niveau de gris représente la densité de particules, de la plus faible (blanc) à la plus élevée (noir).

Après 20 jours de transport, la densité des particules a été divisée par deux. A partir des deux zones de lâcher, les particules ont atteint la côte Ouest et notamment la baie de Saint Hélène (32°S, 18°E). Cependant, les particules relâchées dans la zone située au large ont été transportées plus au Nord, jusqu'à 30.5°S, que celles relâchées dans la zone située à la côte. Pour cette dernière, entre 32°S et 33°S à la côte, on observe clairement deux trajectoires distinctes. Leur séparation a lieu au niveau du Cap Columbine. Une des trajectoires se dirige vers la côte et l'autre plutôt vers le large.

Les simulations de la trajectoire des individus dans le sens horaire inverse sont présentées pour la profondeur de lâcher 50-100 m après un transport passif de 5 jours (Figure 11) et 10 jours (Figure 12) à partir des deux zones de lâcher utilisées précédemment. Les patterns de distribution obtenus ont été moyennés sur tous les mois et les années utilisés dans la simulation.

Les patterns de dispersion pour la trajectoire inverse des particules pendant 5 jours montrent peu de changement par rapport à la situation initiale. Les individus observés au niveau de la zone de lâcher représentant la distribution des œufs de *M. capensis* proviennent principalement de la région proche de la Péninsule du Cap. Pour la zone de lâcher située au large, 5 jours avant, les particules sont essentiellement distribuées au même endroit. On observe également leur présence au niveau de la région Ouest du banc des Aiguilles.

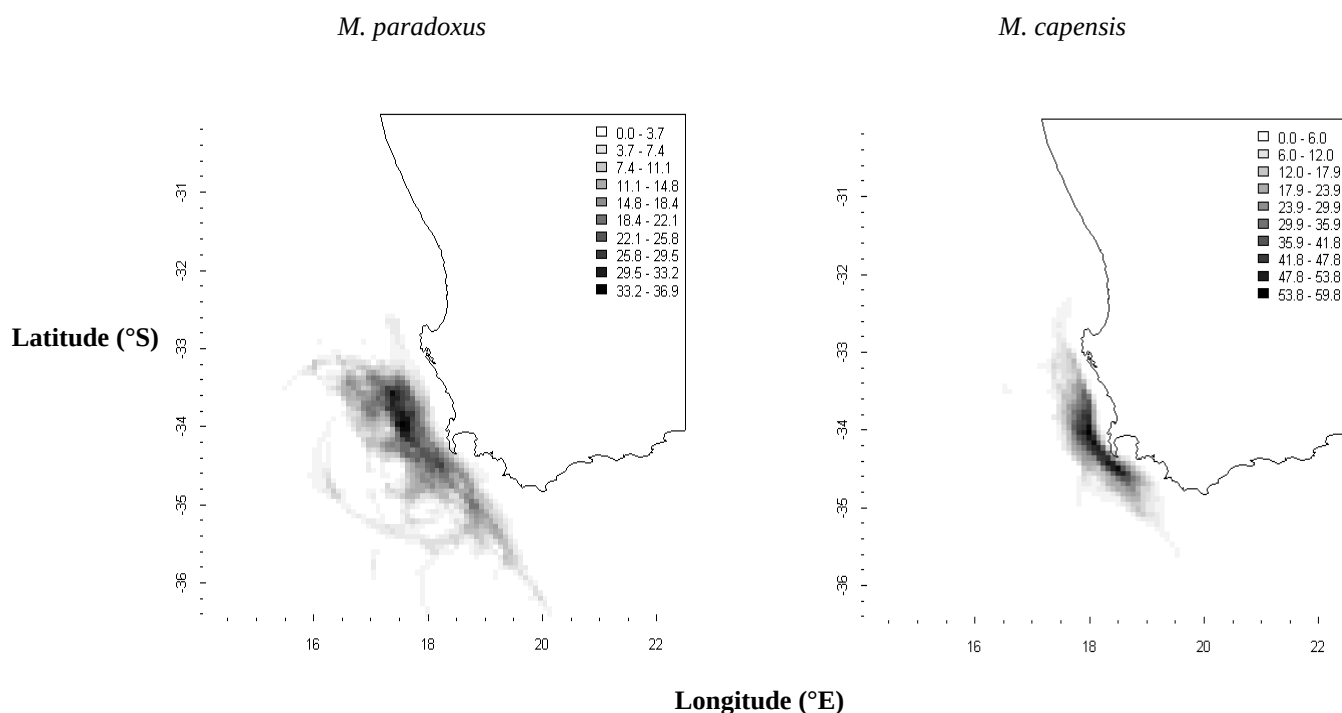


Figure 11 : Les patterns de dispersion des œufs des merlus du Cap sont montrés après un transport passif de 5 jours dans le sens horaire inverse. A gauche, pour la zone de lâcher située au large de la région entre la Péninsule du Cap et le Cap Columbine qui représente la distribution des œufs de *M. paradoxus*. A droite pour la zone de lâcher située à la côte qui représente celle de *M. capensis*. L'échelle de niveau de gris représente la densité de particules, de la plus faible (blanc) à la plus élevée (noir).

D'après les résultats (Figure 12), 10 jours avant d'être au niveau de la zone de lâcher au large, la plupart des particules sont dispersées autour de cette zone. Elles se situent notamment au Sud (35°S, 19°E) tout comme celles allant vers la zone de lâcher à la côte. La région où la densité des particules est la plus importante sur ces deux figures représente la région Ouest du banc des Aiguilles.

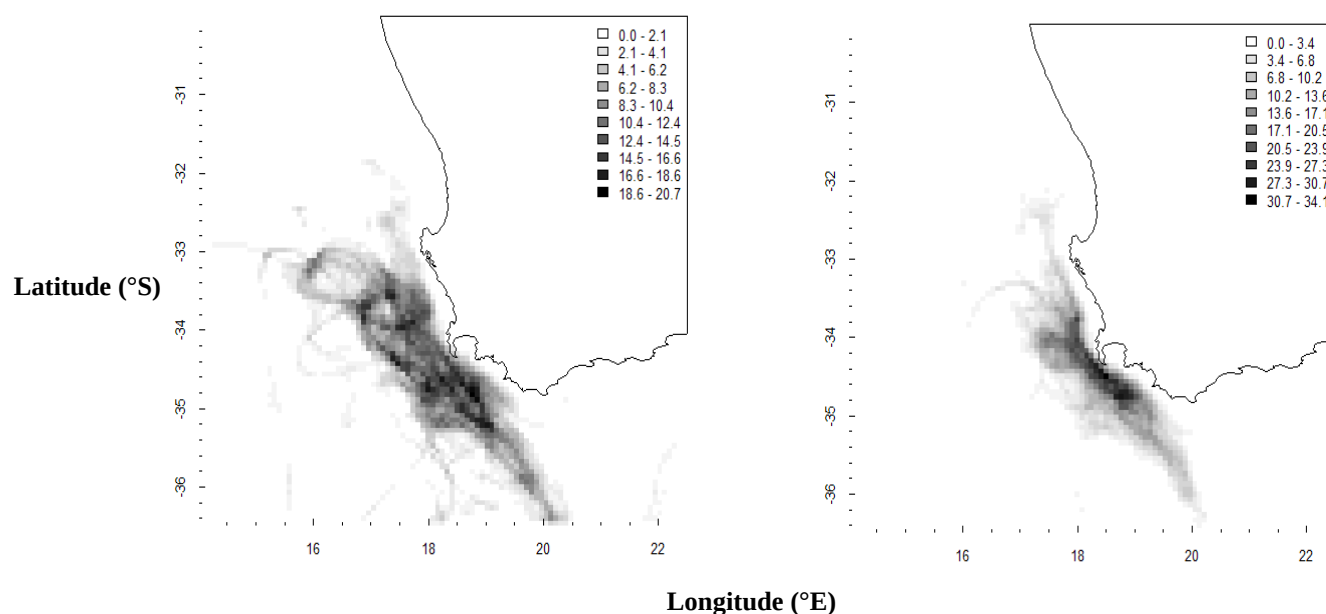


Figure 12 : Les patterns de dispersion des œufs et des larves des merlus du Cap sont montrés après un transport passif de 10 jours dans le sens horaire inverse. A gauche, pour la zone de lâcher située au large de la région entre la Péninsule du Cap et le Cap Columbine qui représente la distribution des œufs de *M. paradoxus*. A droite pour la zone de lâcher située à la côte qui représente la distribution des œufs de *M. capensis*. L'échelle de niveau de gris représente la densité de particules, de la plus faible (blanc) à la plus élevée (noir).

2. Etude de la stratégie de ponte des merlus du Cap

2.1. Analyse de sensibilité

Le test de Kolmogorov-Smirnov a permis de valider la normalité des données simulées.

Les résultats de l'analyse de variance sont présentés pour la simulation du succès de transport des individus vers la SARP line (Tableau I). Les paramètres sans interaction avec d'autres qui expliquent la majorité de la variance sont la zone de ponte et la profondeur de lâcher des individus.

Pour les deux simulations suivantes, ce sont également les paramètres zone de ponte et profondeur de lâcher qui expliquent le plus la variance.

Tableau I : Résultats de l'analyse de variance appliquée au succès de transport des particules vers la SARP line. Les résultats montrent la contribution de différents paramètres au succès de transport modélisé. Le nombre d'étoiles dans la colonne p indique la confiance que l'on peut accorder au résultat. *** = très significatif, ** = significatif, - = pas significatif

Paramètres	Pourcentage de variance expliquée	Degré de liberté	p
Zone de ponté	35.2	7	***
Mois	0.48	11	***
Année	0.61	5	***
Profondeur de ponté	9.92	2	***
Profondeur de recrutement	2.73	2	***
Zone de ponté*Mois	2.06	77	***
Zone de ponté*Année	1.3	35	***
Zone de ponté*Profondeur de lâcher	13.79	14	***
Zone de ponté*Profondeur de recrutement	3.36	14	***
Mois*Année	2.46	55	***
Mois*Profondeur de lâcher	0.23	22	**
Mois*Profondeur de recrutement	0.05	22	-
Année*Profondeur de lâcher	0.32	22	***
Année*Profondeur de recrutement	0.06	10	-
Profondeur de lâcher*Profondeur de recrutement	1.8	4	***
Résidus	25.53	144	

2.2. Etude du succès de transport des individus vers la SARP line

Cette simulation permet de visualiser le succès de transport des individus des huit zones de lâcher (ponté) au large de l'Afrique du Sud vers la SARP line.

Le succès de transport est représenté en fonction des huit zones de lâcher (Figure 13) et de la profondeur de ponté (Figure 14). L'analyse de variance a montré que ces deux paramètres expliquaient la plus grande partie de la variance.

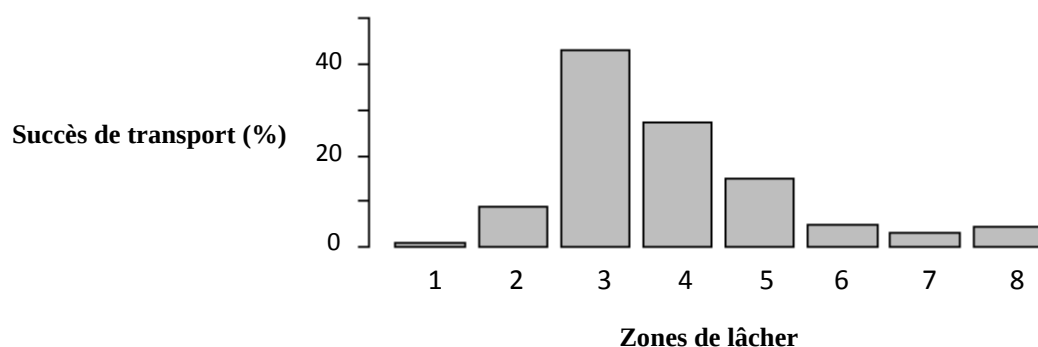


Figure 13: Succès de transport (%) des individus vers la SARP line pour les huit zones de lâcher.

Le succès de transport des individus vers la SARP line est plus élevé pour les zones de ponté 3, 4 et 5. Elles sont situées directement au Sud de la zone de destination. On observe également un transport des individus lâchés dans les zones 1 et 2 vers la SARP line. Ces deux zones de ponté sont situées au Nord de la zone de destination des individus. Le succès de transport le plus faible est observé pour la zone 1 (1%).

Par ailleurs, environ 5% des particules relâchées dans les zones 6, 7 et 8 atteignent la SARP line. Ces trois zones de ponté sont situées au large de la côte Sud de l'Afrique du Sud et sont éloignées de la zone de destination des individus.

Le succès de transport des individus vers la SARP line diffère selon la profondeur de lâcher (Figure 14).

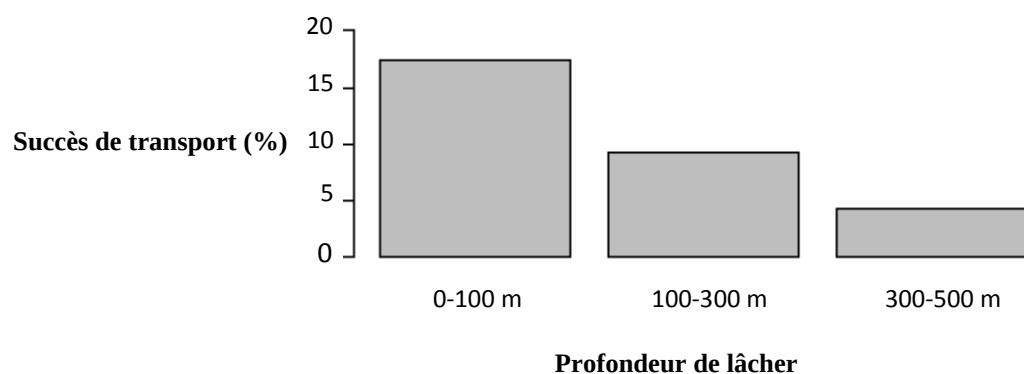


Figure 14: Succès de transport des particules vers la SARP line pour différentes profondeurs de lâcher (0-100 m, 100-300 m, 300-500 m).

Globalement, on observe qu'au plus la profondeur de lâcher des particules est élevée, au plus leur succès de transport vers la SARP line est faible. Il atteint 17% pour la profondeur 0-100 m et environ 5% pour la profondeur 300-500 m.

L'interaction mois de ponté et profondeur de lâcher explique faiblement la variance (0.23%). Elle permet toutefois de comparer la saisonnalité obtenue aux données observées. Tout au long de l'année, le succès de transport simulé vers la zone de destination varie peu (Figure 15). Il diminue avec la profondeur de lâcher. Un faible pic apparaît entre les mois de juillet et septembre pour la profondeur de lâcher 0-100 m.

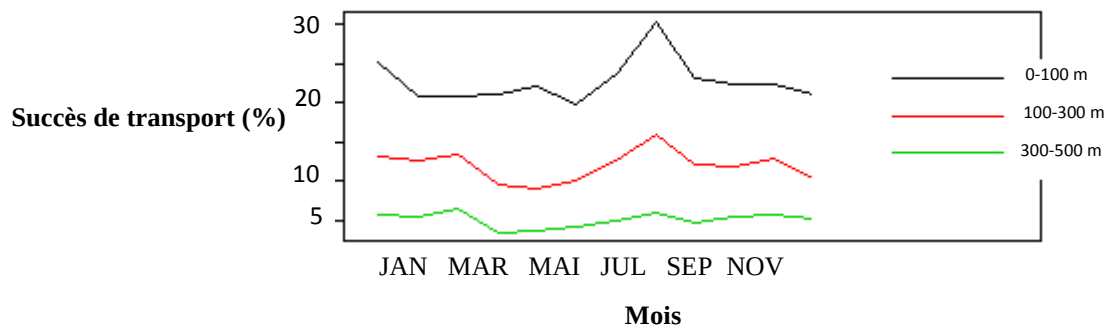


Figure 15: Succès de transport des particules vers la SARP line par mois et pour différentes profondeurs de lâcher (0-100 m, 100-300 m, 300-500 m).

2.3. Etude des pertes d'individus vers une zone de destination au large

La simulation du transport des particules des huit zones de ponté vers une zone de destination au large permet de représenter les pertes d'individus au large de l'Afrique du Sud. Les résultats du succès de transport sont représentés pour différentes profondeur de lâcher des particules (Figure 16).

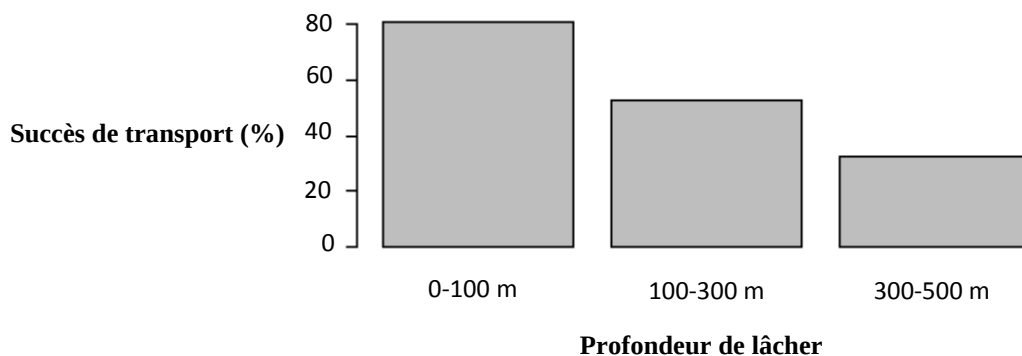


Figure 16: Succès de transport des particules vers la zone de destination située au large de l'Afrique du Sud. Les résultats sont représentés pour différentes profondeurs de lâcher (0-100 m, 100-300 m, 300-500 m).

Le transport simulé des particules vers la zone de destination située au large diminue avec la profondeur de ponté. Il est dans l'ensemble plus important que le transport simulé vers la SARP line. Pour la profondeur de lâcher 0-100 m, 80% des particules ont atteint la zone de destination.

En ce qui concerne le succès de transport par mois, aucun pattern n'est observé.

2.4. Etude du transport des individus vers une zone de nourricerie

La troisième simulation permettant l'étude de la saisonnalité des pontes pour les merlus du Cap modélise le transport des particules des huit zones de ponte vers la zone de nourricerie (Figure 8).

Excepté pour la zone 8, le succès de transport des individus vers la zone de nourricerie est faible (Figure 17).

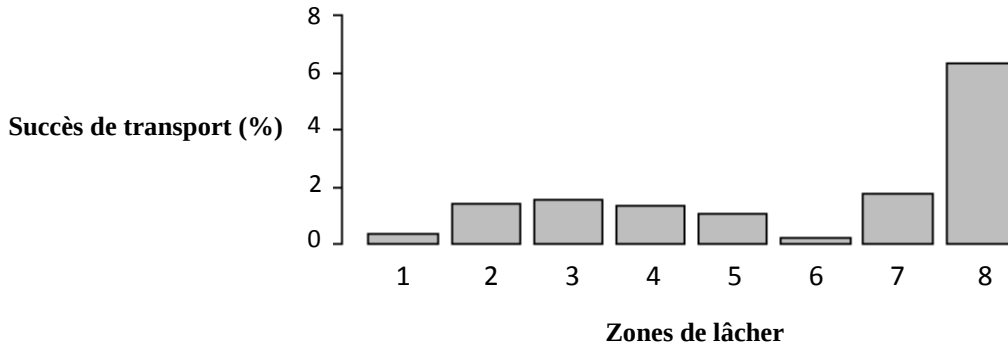


Figure 17: Succès de transport (%) des individus vers la zone de nourricerie pour les huit zones de lâcher

En moyenne, environ 7% des individus relâchés dans la zone 8 ont été transportés dans la zone de nourricerie qui se situe à proximité. Les plus faibles pourcentages de succès de transport apparaissent pour les zones de ponte 1, 5 et 6. Ces deux dernières sont les plus éloignées de la zone de nourricerie. Le succès de transport pour les zones de ponte 3 et 4 est d'environ 2%. Toutes deux sont situées dans la région Ouest du Banc des Aiguilles.

Dans l'ensemble, si l'on compare à la première simulation, peu d'individus ont atteint la zone de destination.

Le pattern saisonnier du succès de transport vers la zone de nourricerie change significativement avec la profondeur de ponte des particules (Figure 18). Un pic est présent entre les mois d'avril et août pour le niveau de profondeur 0-100 m. A cette même période, pour la profondeur de ponte 100-300 m, le pattern est opposé. Globalement, on observe une diminution du succès de transport avec la profondeur de ponte. Pour le niveau de profondeur 300-500 m, le succès de transport des individus est quasiment nul durant la première moitié de l'année. Il augmente faiblement à partir du mois d'août (1% en décembre).

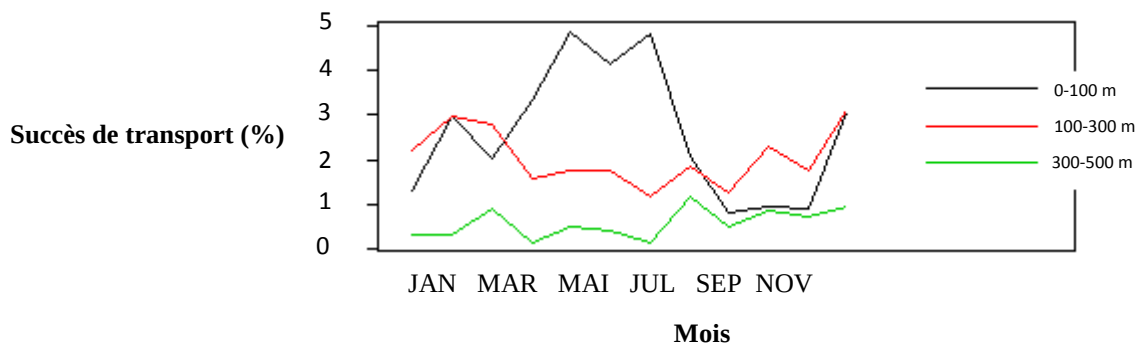


Figure 18: Succès de transport des particules vers la zone de nourricerie située le long de la côte de l'Afrique du Sud. Les résultats sont représentés par mois et pour différentes profondeurs de lâcher (0-100 m, 100-300 m, 300-500 m).

3. Etude de la connectivité zones de ponte-zones de nourricerie

Tout d'abord, pour chaque zone de ponte le pourcentage d'individus atteignant une des zones de nourricerie a été calculé. Ce calcul est équivalent à celui utilisé précédemment pour estimer le succès du transport entre zones de ponte et zone de nourricerie (Figure 17). Ceci permet d'observer des régions où la ponte est la plus favorable (Figure 19) et de comparer ces résultats par rapport à ceux établis précédemment.

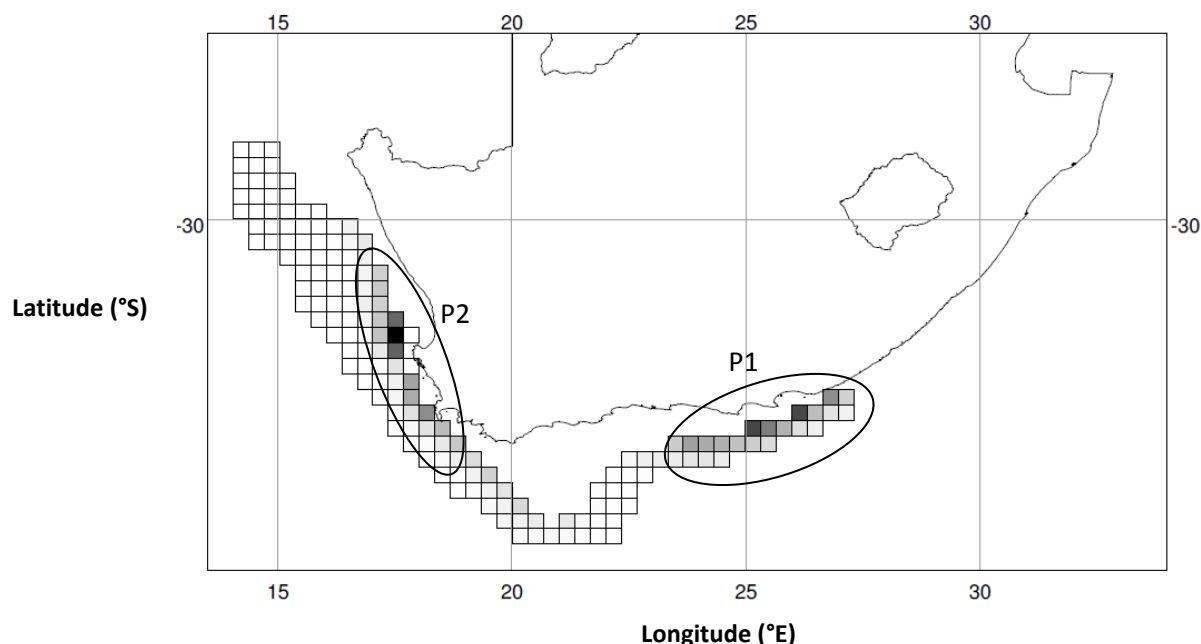


Figure 19 : Pourcentage moyen d'individus (normalisé) relâchés dans chaque zone de ponte atteignant une des zones de nourricerie. Il est représenté par une échelle de niveau de gris, du plus faible en blanc (0) au plus élevé en noir (1).

Un gradient côte-large est observé pour les zones de ponte situées le long de la côte Ouest et dans la région Ouest du banc des Aiguilles. Vers la côte, la proportion d'individus pondus qui

sont recrutés est plus élevée. Deux zones de ponte plus favorables apparaissent. Ce sont la région à l'Est (zone nommée P1 sur la Figure 19) et celle s'étendant de l'Ouest du banc des Aiguilles au Cap Columbine (P2). Dans la simulation précédente, ces deux régions étaient représentées respectivement par les zones de ponte 7 et 8 et 2 à 4. La région centrale du banc des Aiguilles est celle où la proportion d'individus pondus qui ont été recrutés est la plus faible. Elle correspond aux zones de ponte 5 et 6 de la simulation précédente. Les résultats présentés sur la Figure 19 sont donc en accord global avec ceux de la Figure 17 mais mettent clairement en évidence l'importance du gradient côte-large qui n'était pas considéré précédemment.

Dans un deuxième temps, le nombre d'individus transportés dans chaque zone de nourricerie a été calculé. Ceci permet d'observer des régions privilégiées de transport (Figure 20) ou, au contraire, des zones vers lesquelles le transport est faible. On constate deux secteurs de transport privilégiés, l'Est du Banc des Aiguilles (N1) et la côte Ouest (N2). On identifie également deux zones où le transport est faible, la partie centrale du Banc des Aiguilles et toute la bordure Est (Figure 19).

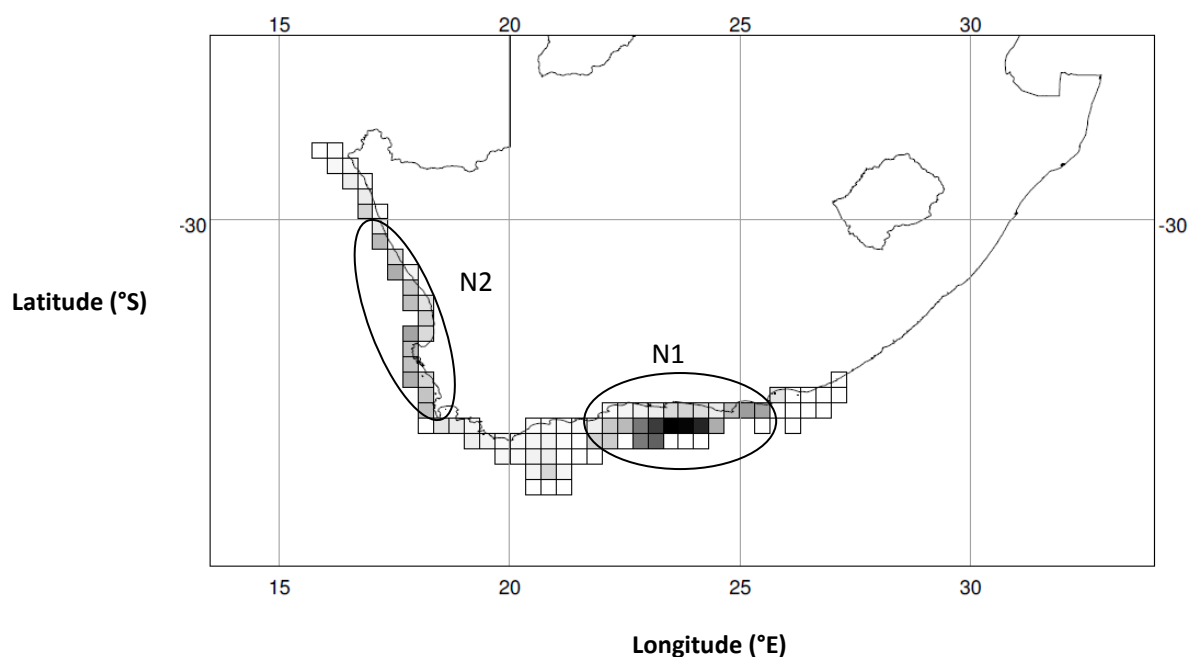


Figure 20 : Nombre total d'individus (normalisé) transportés dans chaque zone de nourricerie du plus faible (0) en blanc au plus élevé (1) en noir.

Ayant identifié les zones de ponte (Figure 19) et de nourricerie (Figure 20) privilégiées et connaissant la courantologie générale de la région, il est clair que l'on peut établir des zones de connectivité privilégiées. Ces zones s'étendent de P1 vers N1 d'une part, avec un transport

vers l'Ouest, et de P2 vers N2 d'autre part, avec un transport vers le Nord. Nous avons été surpris de l'absence presque totale de transport vers les zones de nourricerie de la partie centrale du banc des Aiguilles (entre les zones N1 et N2). Nous avons supposé que ceci était dû au fait que cette région est à une profondeur généralement supérieure à 100 m. Seule une proportion de chaque carré représenté (Figure 20) est considérée comme zone de nourricerie dans le modèle. Cette hypothèse a été validée par le calcul de cette proportion (en volume, Figure 21). On constate en effet que la corrélation entre le volume de la zone de nourricerie (Figure 21) et le nombre d'individus qui y est transporté (Figure 20) s'étend en partie aux zones ayant des valeurs de connectivité élevées.

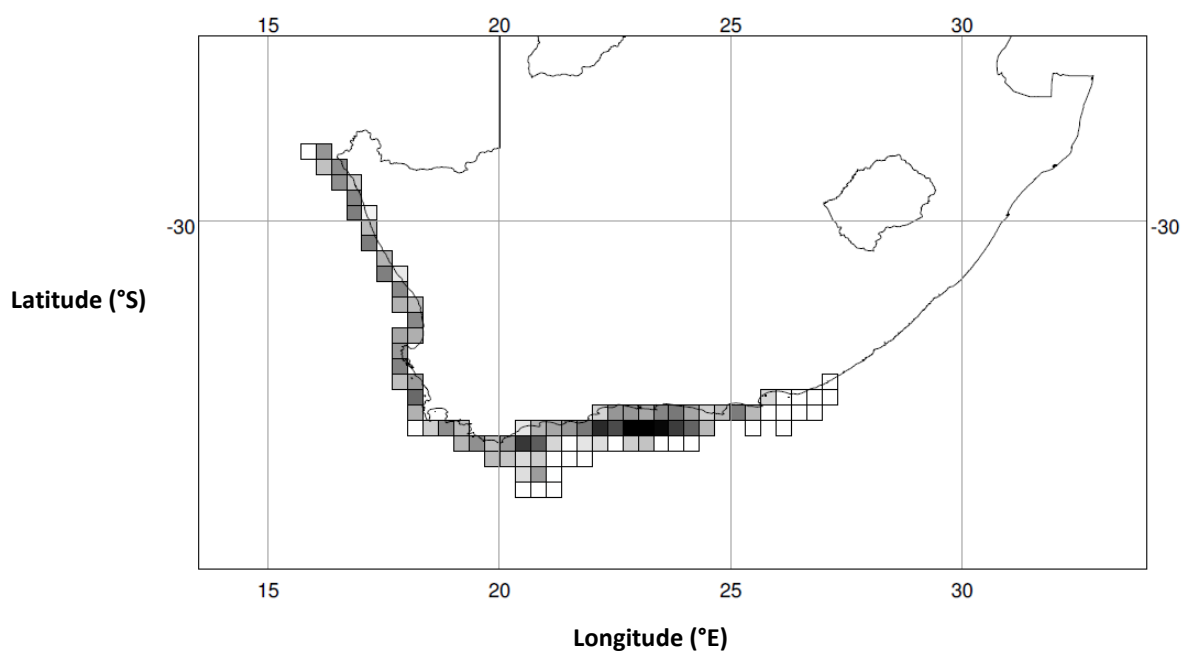


Figure 21 : Volume (normalisé) de chaque zone de nourricerie utilisée dans le modèle

Discussion

Il est connu qu'un courant côtier appelé « Good Hope jet » en Afrique du Sud permet le transport des masses d'eau de la côte Sud de l'Afrique du Sud, et en particulier de la région Ouest du banc des Aiguilles, vers la côte Ouest (Shannon et Nelson, 1996). Ce courant se distingue dans les données hydrographiques comme dans les simulations hydrodynamiques (Penven 2000 ; Penven *et al.* 2000 ; Chang, 2009 ; Veitch *et al.* 2009). Le rôle de ce courant dans le transport des œufs et larves des petits pélagiques pondant sur le banc des Aiguilles vers les zones de nourricerie de la côte Ouest est également bien documenté (Hutchings, 1992 ; Huggett *et al.*, 1998 ; Huggett *et al.* 2003 ; Miller *et al.* 2006). La distribution des œufs et larves de merlus après 20 jours de transport passif simulé (Figure 10) fait apparaître deux routes possibles. Ces deux routes correspondent à la division du courant côtier en deux branches au niveau du Cap Columbine, identifiée par Penven (2000) et Stenevik *et al.* (2008). Penven (2000) a montré que cette division était due à la présence du Cap et a étudié les caractéristiques des deux branches. Celle de l'Ouest est associée à un courant fort de direction Nord-Ouest et celle de l'Est à un courant plus faible en direction de la côte. Les résultats des simulations supportent donc l'hypothèse de différentes trajectoires possibles pour les deux espèces de merlus du Cap. Les œufs et les larves de *M. paradoxus* suivraient plutôt la branche Ouest du courant et ceux de *M. capensis* davantage la branche Est. La distribution de l'ichthyoplancton récolté pour ces deux espèces par Stenevik *et al.* (2008) définit une séparation géographique. En effet, les œufs de *M. paradoxus* et *M. capensis* ont été observés respectivement au large et à la côte de la région entre la Péninsule du Cap et le Cap Columbine. Les larves sont respectivement distribuées sur la côte Ouest au Nord de la baie de Saint Hélène et autour de la Péninsule du Cap. Les zones de nourricerie des merlus seraient donc différentes pour les deux espèces (Stenevik *et al.*, 2008). Cette hypothèse est aussi supportée par les nouvelles données de Grote *et al.* (soumis). Cependant, les patterns de distribution obtenus lors des simulations ne permettent pas de valider cette hypothèse. En effet, on observe qu'une partie significative des individus assimilés à l'ichthyoplancton de *M. paradoxus* ont emprunté la branche Est du courant. Inversement, celui de *M. capensis* emprunte également la branche Ouest.

Les résultats des simulations de la trajectoire des individus dans le sens horaire inverse permettent de mettre en évidence des zones probables de ponte. En effet, Sundby *et al.* (2001), ont estimé la durée d'incubation des œufs de merlus (période avant l'éclosion) à 3-4 jours pour une température comprise entre 12 et 15°C. La température de l'océan Atlantique au

niveau de la côte Ouest de l'Afrique de Sud est comprise dans cette intervalle (Demarcq *et al.*, 2003). La distribution des individus observée à -5 jours correspond approximativement aux sites de ponte des œufs prélevés par Stenevik *et al.* (2008). Celle représentée à -10 jours correspond aux zones de ponte de larves âgées d'environ 5 jours prélevées dans cette zone. Les zones de ponte mises en évidence sont la région entre le Cap Columbine et la Péninsule du Cap et la région Ouest du Banc des Aiguilles, notamment pour *M. paradoxus* (Figure 11). Ceci est en accord avec les résultats de Stenevik *et al.* (2008) et Grote *et al.* (soumis) qui suggèrent que la majorité des individus qu'ils ont prélevés provenaient de cette zone.

Peu de données sont disponibles dans la littérature sur la localisation des sites de ponte et de nourricerie par espèce de merlu. Ceci a influencé le choix d'effectuer des simulations sur l'étude de la stratégie de ponte à partir de sites non distincts pour les deux espèces. Les résultats permettent d'obtenir des informations supplémentaires sur les dynamiques spatiales et temporelles de l'ichthyoplancton des merlus du Cap. Deux régions au large de l'Afrique du Sud apparaissent comme des sites favorables de ponte. Le succès du transport des individus relâchés dans ces zones vers les zones de nourricerie y est en effet le plus élevé. La première de ces régions est la zone Sud de la côte Ouest comprenant le Cap Columbine, la Péninsule du Cap et la région Ouest du banc des Aiguilles. Cette zone inclut celle où Grote *et al.* (2007) et Stenevik *et al.* (2008) ont observé les œufs des deux espèces de merlus et représente donc très probablement un lieu de ponte des merlus du Cap. Ces résultats supportent ceux obtenus précédemment. La région Ouest du banc des Aiguilles a été précédemment identifiée comme une zone de ponte (Crawford *et al.*, 1987 ; Grote *et al.*, 2007). Dans les simulations réalisées à une échelle spatiale plus fine, la présence dans cette région d'un fort gradient côte-large de la proportion d'individus pondus qui atteignent une zone de nourricerie a été mise en évidence (Figure 19). Les œufs pondus plus au large sont pour la plupart perdus vers le large. Le deuxième site favorable à la ponte est la région Est du banc des Aiguilles. Cette région est essentiellement influencée par le courant des Aiguilles qui permet un transport rapide des œufs et des larves vers les zones de nourricerie. Elle a été décrite en tant que zone de ponte pour *M. capensis* par Assorov et Berenbeim (1983) et pour *M. paradoxus* par Burmeister (2005). La région centrale du banc des Aiguilles est également considérée comme une zone de ponte des merlus du Cap (Hutchings *et al.*, 2002). Cependant les résultats des simulations ne supportent pas la littérature. Ceci peut s'expliquer par la bathymétrie des zones de nourricerie choisies dans le modèle qui pourrait influencer le volume disponible pour le recrutement.

L'échelle spatiale plus fine de la simulation du succès de transport des individus a permis de définir les zones de nourricerie probables des merlus du Cap (Figure 20). La côte Ouest de l'Afrique du Sud constitue la principale région de recrutement, notamment au niveau de la baie de Saint Hélène. Cette zone a été décrite par Hutchings *et al.* (2002) comme étant celle où les juvéniles de *M. capensis* sont présents. Un autre site de recrutement apparaît au niveau de la région Est du banc des Aiguilles très probablement favorisée par le courant des Aiguilles. La connectivité entre les zones de ponte et de nourricerie des merlus du Cap est fortement influencée par les courants présents dans l'écosystème du Sud du Benguela. Leur localisation apparaît comme une adaptation à l'environnement.

Le modèle de transport de l'ichthyoplancton des merlus du Cap entre les zones de ponte et de nourricerie permet d'étudier un deuxième aspect de leur dynamique, l'influence du transport sur la saisonnalité. La première approche étudie le succès de transport vers la SARP line qui est maximal entre juillet et septembre pour la profondeur de ponte 0-100 m. Ces résultats sont en accord avec la saisonnalité des pontes observée par Grote *et al.* (2007) mais la variabilité saisonnière obtenue dans le modèle est beaucoup plus faible que dans les données (Figure 15). A partir de ces résultats préliminaires, il semble peu probable que le transport vers la SARP line, prise ici comme représentative d'un transport le long de la côte, explique la période de ponte des merlus. L'hypothèse de Grote *et al.* (2007) est que le pattern saisonnier des pontes pouvait être dû à une stratégie pour éviter les pertes d'œufs et de larves au large. Pour la profondeur 0-100 m, le transport des individus vers le large est élevé (Figure 16). Cependant, on n'observe pas de saisonnalité dans le succès de transport simulé vers le large et ceci ne nous permet donc pas de confirmer cette hypothèse. Un facteur possible pouvant expliquer la saisonnalité des pontes des merlus est le transport des individus du large vers la côte. Le transport des individus simulé vers une zone de nourricerie le long de la côte de l'Afrique du Sud permet d'obtenir un pattern saisonnier pour la profondeur de ponte 0-100 m (Figure 18) proche de celui obtenu par Grote *et al.* (2007). D'après ces résultats, il semble possible que le transport des individus du large vers la côte soit une raison pour la période de ponte des merlus du Cap. Une hypothèse possible est qu'à cette période il y ait un affaiblissement du transport d'Ekman (Grote *et al.*, 2007). Dans nos simulations, nous avons obtenu un pattern saisonnier de transport, des zones de ponte vers les zones de nourricerie, opposé pour l'intervalle de profondeur 100-300 m par rapport à l'intervalle 0-100 m. Ce transport est en effet plus favorable entre les mois d'octobre et février. L'échantillonnage des œufs et larves de merlus du Cap effectué par Grote *et al.* (2007) se limitait à 0-100 m. Nous ne pouvons donc pas valider l'hypothèse issue des résultats du modèle que la saisonnalité des pontes

dépend de la profondeur. Ou même, pour aller plus loin, que la saisonnalité des pontes dépendrait de l'espèce, les œufs de *M. paradoxus* étant en effet observés à une profondeur généralement plus élevée que ceux de *M. capensis* (Stenevik *et al.*, 2008).

Le pourcentage de succès de transport est globalement élevé dans le modèle. Les pertes au large ne sont pas la seule cause de mortalité des larves. La prédation, la limitation en nourriture et les températures létales, qui ne sont pas considérées dans ce modèle, sont également des processus affectant le recrutement (Hutchings, 1992 ; Hutchings et Boyd, 1992). Grote *et al.* (2007) ont montré que la saisonnalité des pontes des merlus observée coïncidait avec la présence d'un upwelling faible à modéré. L'adaptation probable des merlus à une fenêtre environnementale optimale (Cury et Roy, 1989) pourrait expliquer ce constat. Les pontes seraient localisées dans un environnement favorable pour la nourriture et la croissance de l'ichthyoplancton. Cependant, dans le modèle utilisé, seule la physique de l'environnement influence le transport des individus et ces processus n'ont pas été testés. Par ailleurs, à un certain âge, les larves deviennent actives et peuvent migrer horizontalement ou verticalement dans une colonne d'eau. Une hypothèse est que les larves transportées au large pourraient revenir vers la côte grâce à leur capacité natatoire. Néanmoins, pour les merlus, aucune donnée n'est disponible quant à l'âge auquel les larves deviennent mobiles. A travers ces constats, on comprend que la mise en place de nouvelles campagnes d'observation du merlu au large de l'Afrique du Sud est nécessaire à l'amélioration du modèle.

Cette étude consiste en une étape de modélisation préliminaire visant à mieux comprendre la dynamique de l'ichthyoplancton de merlus à travers l'analyse du transport passif simulé d'individus. Elle a permis de confronter les résultats du modèle à un certain nombre d'hypothèses formulées pour expliquer la saisonnalité observée dans la reproduction et les zones privilégiées de ponte. La modélisation individu-centrée est un outil approprié pour étudier la dispersion des œufs et des larves de téléostéens. D'autres approches, comme des modèles d'advection-diffusion, sont aussi parfois utilisés dans ce cadre, mais la prise en compte dans ce type de modèle de processus biologiques individuels (croissance et mortalité en fonction de l'environnement rencontré le long des trajectoires) ou des interactions entre individus (pour former un banc par exemple) y est plus difficile que dans une approche individu-centrée. Cependant, ce qui est intéressant, au-delà de l'étude stricte de la dispersion larvaire, c'est de pouvoir évaluer l'effet de cette phase critique du cycle de vie sur la dynamique globale d'une population. Mon travail s'inscrit aussi dans ce cadre puisque l'étude finale de la connectivité entre les zones de ponte et de nourricerie des merlus du Cap vise à

construire des matrices de connectivité larvaire qui seront utilisées dans un modèle de dynamique de populations de merlus du Cap (Grüss *et al.*, en préparation). C'est un modèle spatialement explicite à pas de temps mensuel, structuré en âge, décrivant les processus démographiques des populations sud-africaines de merlus du Cap et leur exploitation. L'idée générale guidant ce projet est d'étudier les effets de comportements individuels sur la dynamique d'une population en utilisant l'approche de modélisation la plus adaptée à chaque niveau d'organisation du vivant.

Conclusion

Le choix d'appliquer un modèle hydrodynamique couplé à un modèle individu-centré afin d'étudier les facteurs environnementaux contribuant au succès de transport des œufs et larves de merlu du Cap a été validé par les résultats obtenus. Les grandes caractéristiques de la courantologie de l'écosystème du Sud du Benguela ont été représentées. De plus, les dynamiques temporelles et spatiales obtenues qui caractérisent la reproduction des merlus du Cap correspondent aux observations. Cette étude suggère que la stratégie de ponte des merlus du Cap est en grande partie influencée par le transport passif des œufs et des larves. La saisonnalité des pontes s'expliquerait par un transport des individus des zones de ponte vers les zones de nourricerie plus intense à cette période. Cette caractéristique environnementale a surtout été observée en sub-surface et pourrait être associée à un faible transport d'Ekman. Cette étude permet d'illustrer les effets de la circulation environnementale à laquelle les œufs et les larves sont sujets. Elle constitue un travail préliminaire de la modélisation de la dispersion des premiers stades de vie du merlu. Cependant deux espèces de merlus sont présentes dans l'écosystème du Sud du Benguela. La nécessité de gérer leur stock séparément implique de comprendre leur biologie. Par ailleurs, les divergences entre les sorties du modèle et les observations sont probablement dues aux processus biologiques influençant la survie larvaire tels que la disponibilité en nourriture, la prédation ou les températures optimales. Par conséquent, le manque de connaissances freine le développement de l'utilisation de modèles biophysiques pour la compréhension des stades de vie des espèces.

Références

- Assorov V. V., Berenbeim D. Y., 1983. Spawning grounds and cycles of Cape hakes in the Southeast Atlantic. *Collection Scientific Papers ICSEAF*, 10 : 27-30.
- Beets J., Friedlander A., 1999. Evaluation of a conservation strategy: a spawning aggregation closure for red hind, *Epinephelus guttatus*, in the US Virgin Islands. *Environmental Biology of Fishes*, 55 : 91–98.
- Bakun A., 1996. Patterns in the ocean: ocean processes and marine population dynamics. Université de Californie, Sea Grant Program, San Diego, Californie, USA.
- Botha L., 1985. Occurrence and distribution of Cape hakes *Merluccius capensis* Cast. and *M. paradoxus* Franca in the Cape of Good Hope area. *South African Journal of Marine Science*, 3 : 179–190.
- Burmeister L., 2005. Is there a single stock of *Merluccius paradoxus* in the Benguela ecosystem? *African Journal of Marine Science*, 27(1) : 23–32.
- Butterworth D. S., Rademeyer R. A., 2005. Sustainable management initiatives for the southern African hake fisheries over recent years. *Bulletin of Marine Science*, 76 : 287–320.
- Chang N., 2009. Numerical ocean model study of the Agulhas Bank and the Cool Ridge. Rapport de thèse. Département d'océanographie, Université de Cape Town.
- Cole J., McGlade J., 1998. Clupeoid population variability, the environment and satellite imagery in coastal upwelling systems. *Reviews in Fish biology and Fisheries*, 8 : 445–471.
- Crawford R. J. M., Shannon L. V., Pollock D. E., 1987. The Benguela ecosystem. Partie IV. The major fish and invertebrate resources. *Oceanography and Marine biology An Annual Review*, 25 : 353-505.
- Cury P., Roy C., 1989. Optimal environmental window and pelagic fish recruitment success in upwelling areas. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 46 : 670–680.
- Demarcq H., Barlow R. G., Shillington F. A., 2003. Climatology and variability of sea surface temperature and surface chlorophyll in the Benguela and Agulhas ecosystems as observed by satellite imagery. *African Journal of Marine Science*, 25 : 363–372.
- Fairweather T. P., Booth A. J., Sauer W. H. H., Leslie R. W., 2006. Spatial description of hake-directed fishing activity off the west coast of South Africa. *African Journal of Marine Science*, 28 : 13–24.
- Field J. G., Moloney C. L., du Buisson L., Jarre A., Stroemme T., Lipinski M. R., Kainge P., 2008. Exploring the BOFFF Hypothesis using a Model of Southern African Deepwater Hake (*Merluccius paradoxus*). *Fisheries for Global Welfare and Environment, 5th World Fisheries Congress 2008*, pp. 17–26.
- Food and Agriculture Organization of the United Nations, Fisheries and Aquaculture Department, 2010. http://www.fao.org/fishery/countrysector/FI-CP_ZA/en (2010).

- Gell F. R., Roberts C. M., 2003. Benefits beyond boundaries : the fishery effects of marine reserves. *Trends in Ecology & Evolution*, 18 : 448–455.
- Grimm V., 1999. Ten years of individual-based modeling in ecology : what have we learned and what could we learn in the future? *Ecological Modelling*, 115 : 129-148.
- Grimm V., Railsback S. F., 2005. Individual-based modeling and ecology. Princeton University Press, 480 p.
- Grote B., Ekau W., Hagen W., Huggett J. A., Verheye H. M., 2007. Early life-history strategy of Cape hake in the Benguela upwelling region. *Fisheries Research*, 86 : 179–187.
- Huggett J. A., Boyd A. J., Hutchings L., Kemp A. D., 1998. Weekly variability of clupeoid eggs and larvae in the Benguela jet current: implications for recruitment. Benguela dynamics : impacts of variability on shelf-sea environments and their living resources. *South African Journal of Marine Science*, 19 : 197-210.
- Huggett J. A., Fréon P., Mullon C., Penven P., 2003. Modelling the transport success of anchovy *Engraulis encrasicolus* eggs and larvae in the southern Benguela: the effect of spatio-temporal spawning patterns. *Marine Ecology Progress Series*, 250 : 247–262.
- Hutchings L., 1992. Fish harvesting in a variable, productive environment searching for rules or searching for exceptions? *South African Journal of Marine Science*, 12 : 297–318.
- Hutchings L., Beckley L. E., Griffiths M. H., Roberts M. J., Sundby S., van der Lingen C., 2002. Spawning on the edge: spawning grounds and nursery areas around the southern African coastline. *Marine and Freshwater Research*, 53 : 307–318.
- Hutchings L., Boyd A.J., 1992. Environmental influences on the purse seine fishery in South Africa. *Investigaciones Pesqueras (Chili)*, 37 : 23-43.
- Lett C., Rose K. A., Megrey B. A., 2009. Biophysical models. *Climate Change and Small Pelagic Fish*, eds. Cambridge University Press.
- Lett C., Verley P., Mullon C., Parada C., Brochier T., Penven P., Blanke B., 2008. A Lagrangian tool for modelling ichthyoplankton dynamics. *Environmental Modelling & Software*, 23 : 1210-1214.
- Lett C., Roy C., Levasseur A., Van Der Lingen C. D., Mullon C., 2006. Simulation and quantification of enrichment and retention processes in the southern Benguela upwelling ecosystem. *Fisheries Oceanography*, 15 : 363–372.
- Miller D. C. M., 2006. An individual-based modeling approach to examine life history strategies of sardine *Sardinops sagax* in the Southern Benguela ecosystem. Rapport de thèse, Université de Cape Town.
- Miller D. C. M., Moloney C. L., van der Lingen C. D., Lett C., Mullon C., Field J. G., 2006. Modelling the effects of physical-biological interactions and spatial variability in spawning and nursery areas on transport and retention of sardine *Sardinops sagax* eggs and larvae in the southern Benguela ecosystem. *Journal of Marine Systems*, 61 : 212–229.

- Mullon C., Fréon P., Parada C., Van Der Lingen C., Huggett, J., 2003. From particles to individuals: modelling the early stages of anchovy (*Engraulis capensis/encrasicolus*) in the southern Benguela. *Fisheries Oceanography*, 12 : 396–406.
- Painting S. J., Hutchings L., Huggett J. A., Korrubel J. L., Richardson A. J., Verheye H. M., 1998. Environmental and biological monitoring for forecasting anchovy recruitment in the southern Benguela upwelling region. *Fisheries Oceanography*, 7 : 364–374.
- Parada C., Van Der Lingen C. D., Mullon C., Penven P., 2003. Modelling the effect of buoyancy on the transport of anchovy (*Engraulis capensis*) eggs from spawning to nursery grounds in the southern Benguela: an IBM approach. *Fisheries Oceanography*, 12 : 170–184.
- Payne A. I. L., Rose B., Leslie R.W., 1987. Feeding of hake and a first attempt at determining their trophic role in the South African west coast marine environment. *South African Journal of Marine Science*, 5 : 471–501.
- Payne A. I. L., Bannister R. C. A., 2003. Science and Fisheries Management in Southern Africa and Europe. *African Journal of Marine Science*, 25 : 1–23.
- Penven P., 2000. A numerical study of the Southern Benguela circulation with an application to fish recruitment. Rapport de thèse, Université de Bretagne occidentale, Brest.
- Penven P., Roy C., Brundrit G. B., Colin de Verdière A., Freon P., Johnson A. S., Lutjeharms J. R. E., Shillington F. A., 2001. A regional hydrodynamic model of upwelling in the Southern Benguela. *South African Journal of Science*, 97 : 472–475.
- Penven P., Roy C., Colin de Verdière A., Largier J., 2000. Simulation of a coastal jet retention process using a barotropic model. *Oceanologica Acta*, 23 : 615–634.
- Projet AMPED, 2008. Évaluation d'aires marines protégées comme outil de gestion pour espèces marines migratoires à haute valeur économique.
<http://www.amped.ird.fr/spip.php?article16&lang=en> (Décembre 2008).
- Rademeyer R. A., Butterworth D. S., Plagányi E., 2008. Assessment of the South African hake resource taking its two-species nature into account. *African Journal of Marine Science*, 30 : 263–290.
- Shannon L. V., Nelson G., 1996. The Benguela: large scale features and processes and system variability. The South Atlantic: present and past circulation, Wefer G, Berger WH, Siedler G, Webb DJ (eds). Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, 163–210.
- Shchepetkin A. F., McWilliams J. C., 2004. The regional oceanic modeling system (ROMS): a split-explicit, free-surface, topography-following-coordinate oceanic model. *Ocean Modelling*, 9 : 347–404.
- Sherman K., Smith W., Morse W., Berman M., Green J., Ejsymont L., 1984. . Spawning strategies of fishes in relation to circulation, phytoplankton production, and pulses in zooplankton off the northeastern United States. *Marine ecology progress series. Oldendorf*, 18 : 1–19.
- Sink K., Attwood C., 2008. Guidelines for Offshore Marine Protected Areas in South Africa. *SANBI Biodiversity Series 9*. South African National Biodiversity Institute, Pretoria.

Sundby S., Boyd A. J., Hutchings L., O'Toole M. J., Thorrisson K., Thorsen A, 2001. Interaction between Cape hake spawning and the circulation in the northern Benguela upwelling ecosystem. *South African Journal of Marine Science*, 23 : 317–336.

Stenevik E. K., Verheye H. M., Lipinski M.R., Ostrowski M., Stromme T., 2008. Drift routes of Cape hake eggs and larvae in the southern Benguela Current system. *Journal of Plankton Research*, 30 : 1147.

van der Lingen C.D., Huggett J. A., 2003. The role of ichthyoplankton surveys in recruitment research and management of South African anchovy and sardine. *The Big Fish Bang. Proceedings of the 26th Annual Larval Fish Conference* 303–343.

Veitch J., Penven P., Shillington F., 2009. The Benguela: A laboratory for comparative modeling studies. *Progress in Oceanography* doi:10.1016/j.pocean.2009.07.008.

von der Heyden S., Lipinski M. R., Matthee C. A., 2007. Species-specific genetic markers for identification of early life-history stages of Cape hakes, *Merluccius capensis* and *Merluccius paradoxus* in the southern Benguela Current. *Journal of Fish Biology*, 70 : 262–268.

Résumé

Les merlus vivant au large de l'Afrique du Sud dans l'écosystème du Sud du Benguela représentent une partie importante de la production halieutique dans la région. Afin d'inscrire ce constat dans la durabilité, des projets de gestion des stocks et d'aires marines protégées sont mis en place. Le recrutement est une étape clé du renouvellement d'une espèce. Comprendre la biologie de la phase ichthyoplanctonique apparaît donc comme une nécessité. Pour cela, le couplage d'un modèle hydrodynamique avec un modèle individu-centré a été utilisé. La simulation du transport passif des œufs et larves sous différents scénarios a permis de comprendre l'influence des conditions environnementales sur la stratégie de ponte des merlus du Cap. Les résultats ont été comparés aux observations. Les zones privilégiées de ponte et de nurricerie sont localisées de façon à maximiser le transport des individus entre elles. Les zones de ponte les plus favorables au succès de transport vers les zones de nurricerie sont les régions Ouest et Est du banc des Aiguilles. Les zones de nurricerie sont localisées le long de la côte. La saisonnalité des pontes est en grande partie une adaptation à la courantologie de l'écosystème. L'addition au modèle de processus biologiques influençant la survie larvaire permettrait sans doute de diminuer les divergences entre les observations et les simulations.

Abstract

Hakes which live in the South Benguela ecosystem off South Africa represent an important part of the halieutic production in the region. In order to continue this sustainability, projects concerning management and marine protected areas are carried out. Recruitment is a key step in the renewal of the species. A clear understanding of the biology of the ichthyoplanktonic stage appears to be essential. For this reason, coupling of a hydrodynamic model with an individual-based model is used. Simulations of eggs and larvae passive transport under different scenarios allow us to understand the effects of environmental changes on the Cap hake spawning strategy. Results were compared to observations. Privileged spawning and nursery areas are pin-pointed to increase the exchange to and forth. The most favourable spawning areas are the Western and Eastern Agulhas Banks. Nursery areas are located all along the coast. The seasonal aspect of spawning is mainly an adaptation to the ecosystem currents. To include the notion of larval survival in the equation of biological processes would surely lead to decreasing discrepancies between observations and simulations.