



HAL
open science

Structuration spatiale des traits d'histoire de vie de la sole commune en Manche Est

Alaia Morell

► **To cite this version:**

Alaia Morell. Structuration spatiale des traits d'histoire de vie de la sole commune en Manche Est. Sciences du Vivant [q-bio]. 2018. dumas-01971635

HAL Id: dumas-01971635

<https://dumas.ccsd.cnrs.fr/dumas-01971635>

Submitted on 7 Jan 2019

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

AGROCAMPUS
OUEST

- CFR Angers
 CFR Rennes



UNIVERSITÉ DE
RENNES 1



Année universitaire : 2017 - 2018

Spécialité :

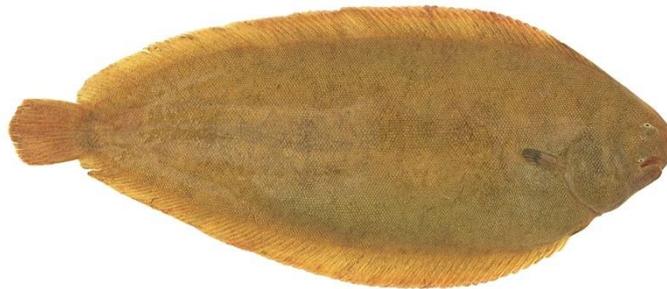
Modélisation en écologie (MODE)

Mémoire de Fin d'Études

- d'Ingénieur de l'Institut Supérieur des Sciences agronomiques, agroalimentaires, horticoles et du paysage
 de Master de l'Institut Supérieur des Sciences agronomiques, agroalimentaires, horticoles et du paysage
 d'un autre établissement (étudiant arrivé en M2)

Structuration spatiale des traits d'histoire de vie de la sole commune en Manche Est

Par : Alaia MORELL



Soutenu à Rennes, le 14/06/2018

Devant le jury composé de :

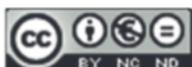
Président : Cédric Wolf

Maître de stage : Bruno Ernande, Kélig Mahé, et
Marine Randon

Enseignant référent : Frédéric Hamelin

Autres membres du jury (Nom, Qualité) : Frédéric Hamelin, Manuel Plantegenest, Melen Leclerc, Solenn Stoeckel, et Thierry Hoch

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



Ce document est soumis aux conditions d'utilisation
«Patrimoine-Pas d'Utilisation Commerciale-Pas de Modification 4.0 France»
disponible en ligne <http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/deed.fr>

Remerciements

Si le choix de stage était à refaire, je referais exactement le même pour les six supers mois passés, une chose à laquelle je ne m'attendais pas. Il y a beaucoup de personnes que j'aimerais remercier, en commençant par mes maîtres de stage, Kélig, Bruno et Marine. Merci à Kélig pour m'avoir fait essentiellement découvrir le monde merveilleux des otolithes. Merci aussi à Marine pour m'avoir retenue dans ce stage, qui est en lien avec sa thèse. Enfin, merci Bruno pour tes conseils avisés dès j'en avais besoin, et pour tout le temps et l'aide précieuse que tu m'as accordés, notamment en fin de stage. J'ai hâte continuer cette collaboration dans les trois années à venir. J'aimerais également remercier Paul Marchal de m'avoir accueillie dans son équipe à Boulogne-sur-Mer ainsi que Dominique Godefroy de m'avoir accueillie au sein du centre Manche Mer du Nord.

Sans les deux folles qui ont partagé mon bureau, ce stage n'aurait certainement pas été vécu si bien : merci Léa et Michèle pour votre bonne humeur. Merci, également à Félix, cet indispensable co-stagiaire qui faisait quasiment parti du bureau. La bonne ambiance est bien évidemment toujours assurée par la sympathique bande de doctorants : Julien, Matthew, Maria, Khaled, Charles, Martin et Kelly, ainsi que l'ensemble des collègues qu'ils soient RH, bassin ou LER. Les activités ensemble, surtout le foot et le volley, permettent de lier travail et loisir à la perfection.

Et bien sûr, merci à mon acolyte, coloc et collègue Lucie, de m'avoir fait à manger les soirs où j'avais trop de travail pour me nourrir et qui honnêtement, m'a bien fait marrer.

Enfin, je n'oublie pas ma famille qui est toujours là pour moi. Merci principalement à ma mère de me supporter depuis tout ce temps, et à mon frère que j'aime bien quand même.

Résumé

Comprendre la connectivité entre sous-unités démographiques d'un stock halieutique permet d'adapter les mesures de gestions à leur dynamique. Des méthodes indirectes, dont l'utilisation des traits d'histoire de vie comme marqueurs naturels de l'origine des individus ou l'étude de leur variation à micro-échelle spatiale peuvent permettre de décrire et quantifier la connectivité entre sous-unités. Le stock de sole commune (*Solea solea*) de Manche Est est évalué comme surexploité mais ce diagnostic néglige l'hypothèse de sa structuration en 3 sous-unités. Des courbes de croissance somatique individuelles ont été rétro-calculées à partir des incréments annuels de croissance des otolithes d'individus échantillonnés dans les trois zones de Manche-Est supposé héberger ces sous-unités. Le profil de croissance juvénile de chaque zone a permis la réassignation des individus adultes à une zone d'origine sur la base de leur croissance juvénile rétro-calculée avec un succès de 62%. Les matrices de connectivités calculées montrent une indépendance de la distribution des adultes dans les 3 zones par rapport à leur zone d'origine. Les profils de croissance somatique décrits par modèles de Von Bertalanffy varient peu entre zones au stade adulte et dépendent beaucoup plus de la zone d'origine des juvéniles. La dynamique de maturation sexuelle ne diffère également pas entre zones. Globalement, nos analyses ne détectent pas de signal de structuration du stock en sous-unités reproductivement isolées et suggère uniquement une séparation spatiale des larves et juvéniles.

Table des matières

Introduction	1
Matériels et méthodes.....	4
Echantillonnage	4
Extraction des données de croissance à partir des otolithes.....	5
Retro calculs des tailles aux âges	6
Réassignation des adultes à leur zone d'origine	8
Apprentissage avec les données des juvéniles	9
Prédiction de la zone d'origine chez les adultes	9
Modèles de croissance de Von Bertalanffy	10
Ogive de maturité par zone.....	12
Modèle d'allocation d'énergie bi-phasique	13
Résultats	15
Rétro-calculs.....	16
Prédiction de la zone d'origine des individus.....	17
Apprentissage : Caractérisation de la zone d'origine par le profil de croissance des individus de 2 ans.....	17
Prédiction de la zone d'origine des adultes (3 ans et plus) à partir de leur profil de croissance à 2 ans	18
Sources de variation de la de croissance	19
Ogive de maturité par zone.....	21
Modèle d'allocation d'énergie bi-phasique	21
Discussion	22
Indices étayant l'hypothèse d'une seule population	22
Evidences spatiales.....	22
Evidence basée sur les traits d'histoire de vie.....	24
Limitations et pistes d'amélioration	25
Précision de la prédiction de la zone d'origine des individus	25
Représentativité de la zone d'origine	26
Représentativité de l'échantillonnage des individus	27
Conclusion.....	27
Références	29
Annexes.....	i

Table des illustrations

Figure 1 : Carte des zones abritant les 3 sous-populations hypothétiques étudiées.....	2
Figure 2 : Répartition des individus par classes d'âge et par zone.....	5
Figure 3: Observation d'un otolithe de sole du premier trimestre sous lumière transmise.....	6
Figure 4 : Répartition des individus de deux ans géo-référencés dans notre jeu de données. ...	8
Figure 5: Densité de probabilité des individus par classe d'âge.	15
Figure 6 : Relations testées entre la taille (L) du poisson à la capture et le radius (R) de son otolithe.....	16
Figure 7 : Validation du modèle de rétro-calcul par comparaison de la moyenne des longueurs aux âges estimées par les modèles MF et BI à celles observées par cohorte	17
Figure 8 : Connectivité entre zone d'origine prédite et zone de capture des individus exprimée en proportion pour le jeu de données « adulte complet » (a), en ne conservant que les individus de 3 ans (b) et pendant la période de reproduction uniquement soit en avril-mai (c)	19
Figure 9: Courbes de croissance par zone d'origine (a) et par zone de capture (b).....	20
Figure 10 : Probabilité d'être mature en fonction de l'âge par zone de capture (a) et en fonction de la taille par zone de capture (b)	21
Figure 11 : Nombre d'œufs par m ² en Manche Est (Rochette et al. 2012).	23
Figure 12 : Proportion des tailles de filets maillant utilisés dans les débarquements de soles en 2015 en mm (Du pontavice 2016).....	25
Figure 13 : Cycle de vie spatialisé de la sole en Manche Est.....	28

Table des tableaux

Tableau 1 : Variables utilisées pour discriminer les zones d'origine des individus.....	9
Tableau 2 : Taille d'échantillon N , longueur totale moyenne à la capture L_{cpt} et son écart type $\sigma(L_{cpt})$ et sexe ratio (pourcentage de femelles) selon la zone et la classe d'âge	15
Tableau 3 : Comparaison de la somme des carrés des écarts entre le modèle BI et le modèle MF par cohorte	17
Tableau 4: Matrice de confusion donnant les prédictions de la zone d'origine des individus de 2 ans en colonne vis-à-vis de leur origine réelle en ligne avec apprentissage sur ce même jeu de données.	18
Tableau 5 : Matrice de connectivité donnant l'effectif par zone de capture en ligne en fonction de la zone d'origine prédite en colonne.	18
Tableau 6 : Valeur des paramètres L_1 , L_{max} , et K de référence et écart à la référence selon le niveau pris par les différents facteurs dans le modèle final.	20
Tableau 7 : Effet de l'âge, de la taille et de la zone de capture sur la zone sur la probabilité d'être mature..	21
Tableau 8 : Paramètre d'allocation d'énergie.....	22
Tableau 9: Taux de succès de réassignation d'individus à leur unité démographique dans des études utilisant différentes méthodes	26

Table des annexes

Annexe i : Etape de la préparation des otolithes avant la coupe : Otolithes de soles mis en bloc de résine (a), étape de découpe du bloc (b) lames obtenues après coupe (c).....	i
Annexe ii : Autocorrélogramme et autocorrélogramme partiel des tailles moyennes de l'ensemble des individus du jeu de données	ii
Annexe iii : Exemple de forme de la courbe de sélection de filet maillant (Anon. 1973).....	iii

Table des sigles et des abréviations

BI : Ordonnées à l'origine biologique (« Biological intercept »)
BTS : Beam Trawl Survey
CEFAS : Centre for Environment, Fisheries and Aquaculture Science
CGFS: Channel GroundFish Survey
CIEM : Conseil International pour l'Exploration de la Mer
IBTS : International Bottom Trawl Survey
KNN : K plus proches voisins
L : Longueur
LDA : Analyse linéaire discriminante
MF : Fry modifié
R : Rayon de l'otolithe
SMAC : Sole de Manche Est : Amélioration des connaissances pour une meilleure gestion
TAC : Totaux Admissibles de Captures
TNPC : Traitement numérique de pièces calcifiées
zc : Zone de capture
zo : Zone d'origine

Structuration spatiale des traits d'histoire de vie de la sole (*Solea Solea*) de Manche est

Introduction

Le stock de sole commune en Manche Est (*Solea solea*) a connu une importante diminution dans les dix dernières années (CIEM 2017). Cette baisse est notamment liée à une exploitation intense de l'espèce, couplée à un faible recrutement en 2012 et 2013 (CIEM 2017). Dans un but de préservation du stock, les instances européennes ont souhaité revoir à la baisse de 28% en 2015 les quotas de pêche ou Totaux Admissibles de Captures (TAC) attribués aux pays qui l'exploitent alors que l'avis scientifique préconisait une baisse du TAC de 60% (Ifremer, 2016). Cependant, cette espèce étant une source de revenu majeur de nombreuses pêcheries françaises, anglaises et belges, une baisse des quotas aussi forte seraient source de conflits dans le contexte actuel de rendement relativement médiocre de la pêche côtière française.

Le diagnostic d'un stock et les mesures de gestion de ses captures sont établies en le considérant comme une population unique. Si plusieurs populations sont comprises dans un stock, l'estimation de son taux d'exploitation est erronée : chaque population peut être sur ou sous-exploitées (Archambault *et al.* 2016). L'identification de la structure démographique d'un stock à une échelle fine est donc cruciale pour gérer les ressources halieutiques de manière durable (Kuparinen *et al.* 2016). Actuellement, la sole commune en Manche Est est considérée comme un stock unique (CIEM 2017). L'amélioration des connaissances écologiques du stock de sole commune de Manche Est pourrait permettre une meilleure gestion de ce stock, potentiellement sans diminution drastique des quotas : c'est la ligne directrice du projet SMAC (Sole de Manche Est : Amélioration des connaissances pour une meilleure gestion). Notamment, l'axe 1 du projet a pour objectif d'améliorer les connaissances concernant la structuration démographique et la connectivité des soles de Manche est. C'est dans cet axe que ce stage s'inscrit.

Le stock de sole Manche Est est actuellement considéré comme reposant sur une population unique. Cette hypothèse est cependant remise en cause par des recherches récentes. La population de Manche Est pourrait être en réalité structurée en 3 sous-populations : une le long des côtes anglaises, et une au sud en Baie de Seine, et une à l'Est de la Manche Est (Figure 1). Des barrières naturelles entre ces zones liées à la structure sédimentaire restreindraient les échanges entre les sous-populations (Rochette *et al.* 2012,

Archambault *et al.* 2016). Des recherches sur la phase larvaire (Grioche et Koubbi 1997, Grioche *et al.* 1999, Grioche *et al.* 2001) ont alimenté un modèle de dynamique spatiale et temporelle de ce stade de vie. Celui-ci montre que les frayères de sole alimentent les nourriceries adjacentes sans échange significatif entre les frayères et les nourriceries des différentes sous-populations présumées (Rochette *et al.* 2013). Durant la phase juvénile (période avant la première maturité), les mouvements sont également limités, les individus restant dans ou proche de leur nourricerie, de sorte que les échanges entre sous-populations sont faibles (Le Pape et Cognez 2015).

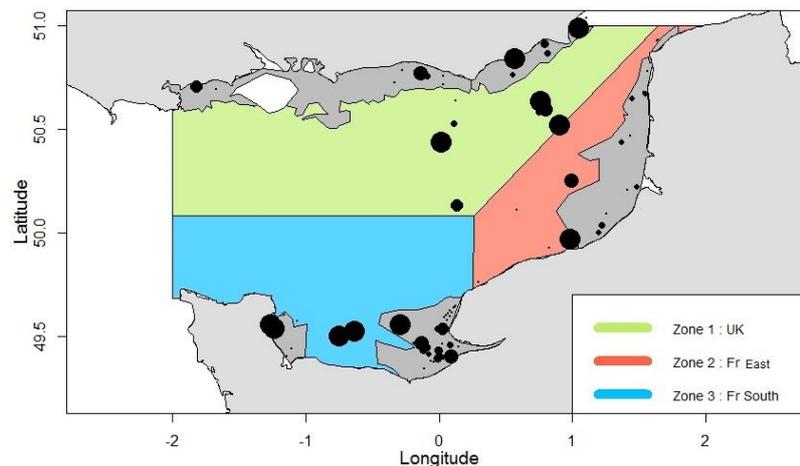


Figure 1 : Carte des zones abritant les 3 sous-populations hypothétiques étudiées.

Les études de marquage-recapture montre que les mouvements des adultes sont également faibles (Burt et Miller 2004). Des recherches supplémentaires sur la connectivité durant la phase adulte sont en cours grâce à l'étude de marqueurs naturels. Le lieu d'origine des individus étudiés peut être réattribué grâce à l'étude de ces marqueurs naturels tels que la microchimie des otolithes (Cuveliers *et al.* 2010), la forme des otolithes (Mahé *et al.* 2016), des marqueurs génétiques (Bekkevold *et al.* 2015).

En écologie, les traits d'histoire de vie d'une espèce sont des descripteurs quantitatifs, qui peuvent être biologiques ou comportementaux. Ces traits décrivent les événements majeurs de la vie d'un individu qui contribuent directement ou indirectement à la production et à la survie de ses descendants. Ces traits d'histoire de vie diffèrent entre populations du fait de l'isolement génétique, la différenciation de leur environnement et donc de ses effets sur les traits, et l'adaptation locale (Stearns 1992) : ils pourraient donc permettre de discriminer des populations, voire des sous-populations. Par exemple, des différences significatives de croissance, de maturation et d'investissement reproducteur ont été montrées entre populations de sole dans le nord-est de l'océan Atlantique (Mollet *et al.* 2013). D'autres études ont mis en évidence des différenciations des traits d'histoire de vie d'autres espèces à micro-échelle

spatiale (saumon Atlantique : Vähä *et al.* 2007, morue : Kuparinen *et al.* 2016), et parfois à l'intérieur d'une même unité de gestion CIEM (morue : Olsen *et al.* 2008, Oomen and Hutchings 2015). Dans cette étude, les traits d'histoire de vie sont utilisés comme marqueurs naturels d'une potentielle structuration spatiale du stock de sole de Manche Est. Ils sont étudiés grâce à un enregistreur naturel : l'otolithe.

Un otolithe est une pièce calcifiée présente dans l'oreille interne de nombreux vertébrés, en particulier présente chez la sole. Chez les poissons osseux (Ostéichthyens), cette pièce calcifiée s'accroît par dépôts successifs de couches concentriques de carbonate de calcium précipitant sur une matrice organique essentiellement protéique (Panfili *et al.* 2002). D'après Mugiya & Uchimura (1989), les otolithes ne subissent pas de résorptions minérales, sauf en cas de stress extrême. Cette propriété fait de l'otolithe un enregistreur témoin de l'histoire de vie individuelle. Il existe plusieurs types d'accroissements de croissance visibles sur les otolithes correspondant à des périodicités journalière, saisonnière, annuelle, ou encore lunaire (Panfili *et al.* 2002). Dans cette étude, les données utilisées ont été obtenues à partir de l'étude des accroissements annuels reflétant la somme de deux types d'accroissements saisonniers, au contraste marqué : des anneaux d'accroissement opaques déposés en hiver et des anneaux translucides correspondants à l'été (Panfili *et al.* 2002). L'interprétation des accroissements annuels permet d'une part d'estimer l'âge d'un poisson mais également de rétro-calculer sa courbe de croissance somatique individuelle. En effet, le rétro-calcul consiste à estimer la taille des poissons aux âges antérieurs à leur capture à l'aide de la taille des anneaux de croissance annuelle observables sur leurs otolithes (Lea 1910, Fraser 1916, Lee 1920, Fry 1943, Campana 1990, Francis 1990, Gamboa 1998, Sirois *et al.* 1998, Vigliola *et al.* 2000). Cette méthode repose sur le fait que l'incrément de croissance de l'otolithe d'une année donnée est relié à la croissance somatique du poisson la même année.

Sur la base de données de courbes de croissance individuelles rétro-calculées, cette étude s'attache à évaluer (i) la dispersion du stade juvénile au stade adulte entre les trois zones supposées abriter des sous-populations potentielles de la sole de Manche Est et (ii) la différenciation des traits d'histoire de vie entre ces mêmes zones. L'atteinte de l'objectif (i) suppose d'être en capacité de réassigner un individu adulte à sa zone d'origine grâce à son profil de croissance juvénile rétro-calculé puis de comparer zone d'origine juvénile prédite et zone de capture adulte observée des individus pour caractériser leur dispersion. L'idée ici est que les différentes nourriceries de Manche Est ont une signature de croissance particulière et

que l'ensemble des nourriceries d'une même zone va constituer une signature de croissance discriminante par rapport aux autres zones. L'objectif (ii) repose sur deux approches statistiques complémentaires. D'une part, une description phénoménologique de la croissance somatique sur la base de modèles de croissance de type Von Bertalanffy et de la maturation sexuelle des individus sur la base de la probabilité d'être mature en fonction de l'âge et/ou de la taille a été utilisée. D'autre part, les traits d'histoire de vie ont été étudiés à l'aide d'un modèle d'allocation d'énergie mécaniste utilisé pour décrire et estimer la croissance, la maturation sexuelle et l'effort reproducteur. Dans les deux cas, la différenciation potentielle des différents traits d'histoire de vie en fonction de la zone de capture et de la zone d'origine est considérée.

Matériels et méthodes

Echantillonnage

Le jeu de données utilisé dans ce projet est composé de 1402 individus prélevés entre Janvier 2016 et Novembre 2017. Une partie des données (N= 186) proviennent de campagnes scientifiques qui couvrent une partie (International Bottom Trawl Survey - IBTS) ou la totalité de la zone Manche Est (Beam Trawl Survey - BTS, Channel GroundFish Survey - CGFS). Des données proviennent également de campagnes scientifiques s'intéressant spécifiquement aux nourriceries (zones de croissance des individus juvéniles) (N= 32) : les campagnes Nourcanche, Nourseine, et Noursomme (campagnes de suivi des populations respectivement dans les estuaires de la Canche, de la Somme, et de la Seine). Les autres données (N= 1184) ont été obtenues par l'achat de poissons auprès de pêcheurs français et belges réalisés exclusivement dans le cadre du projet SMAC ainsi que par la mise à disposition de données anglaises par le CEFAS (Centre for Environment, Fisheries and Aquaculture Science).

Les pêcheurs avaient pour consigne de cibler des individus mesurant entre 20 et 30 cm de longueur totale (L) dans le but d'obtenir des individus présentant des différences d'âge très limitées (âge observé entre 3 et 4 ans) car l'échantillonnage était à l'origine destiné à d'autres types d'analyses. Cependant, les données de campagnes présentent des individus avec des âges allant de 1 à 10 ans avec la majorité des individus ayant moins de 6 ans (Figure 2). Les années des cohortes représentées dans le jeu de données sont comprises entre 2006 et 2016.

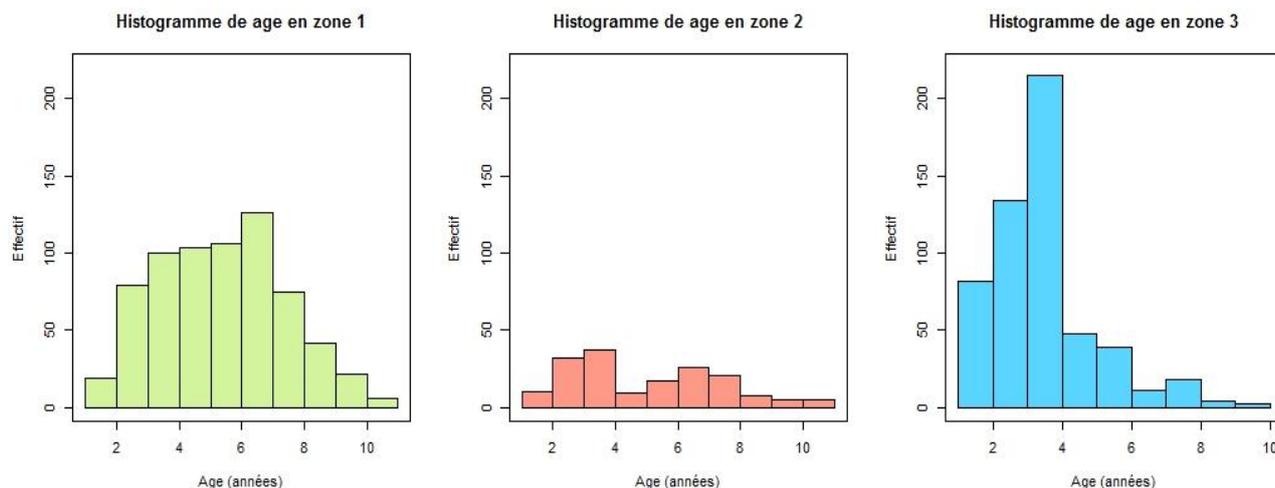


Figure 2 : Répartition des individus par classes d'âge et par zone

Les analyses de croissance et d'allocation d'énergie réalisées que sur les individus adultes se sont basées sur un jeu de données « adultes », sous-jeu des données d'origine (N=1046). Cette partie du jeu de données ne contient que des individus entre 3 et 10 ans appartenant aux cohortes 2006 à 2014.

Extraction des données de croissance à partir des otolithes

Pour analyser les marques de croissance annuelle chez la sole, il est nécessaire de préparer l'otolithe en réalisant une coupe transversale. Pour obtenir une coupe, les otolithes sont mis préalablement en résine de type polyesters formant ainsi des blocs (Annexe i a). Ces blocs sont ensuite découpés à l'aide d'une tronçonneuse de précision, de manière à obtenir des coupes transversales d'otolithe de l'ordre de 1 mm (Annexe i b). Ces coupes doivent contenir le centre de formation de l'otolithe appelé aussi *nucleus* (Annexe i c). Une image calibrée de ces coupes est réalisée à partir d'une loupe binoculaire de manière à réaliser les interprétations d'âge et mesurer les distances entre les anneaux de croissance.

L'interprétation des âges est effectuée à l'aide du logiciel TNPC (Traitement Numérique des Pièces Calcifiées) par un expert. L'axe d'interprétation est standardisé et représenté par une radiale où la croissance entre le *nucleus* et le dépôt du premier anneau de croissance est le plus grand. Des marques sont placées à chaque zone opaque correspondant aux zones hivernales. Cette manipulation permet d'extraire l'âge de l'individu étudié ainsi que la distance entre les anneaux de croissance annuelle. La distance entre le nucleus et chaque marque, donc chaque anneau, est également mesurée (Figure 3).

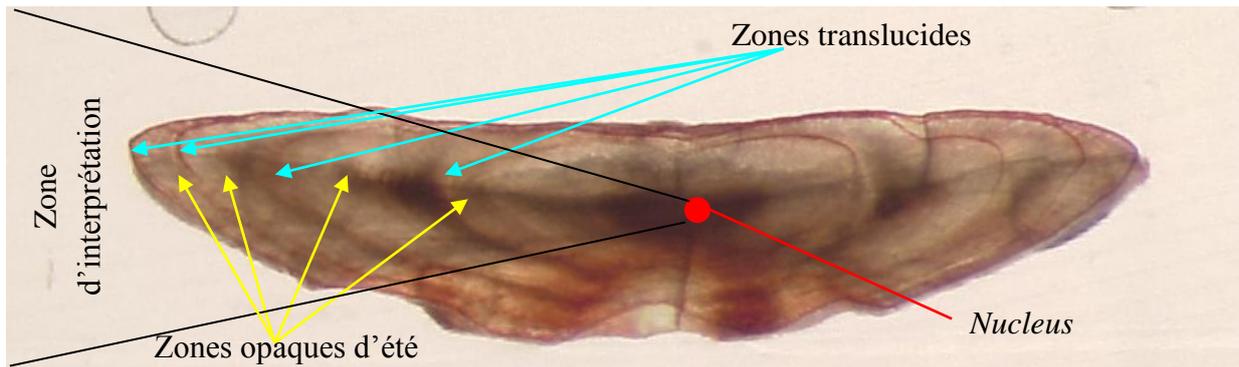


Figure 3: Observation d'un otolithe de sole du premier trimestre sous lumière transmise (Kélig Mahé)

Retro calculs des tailles aux âges

Le rétro-calcul de la longueur totale (L) d'un individu à l'âge i (L_i) à partir du rayon de son otolithe (R) au même âge (R_i) se fait en quatre étapes. La première étape est le choix de la fonction reliant R et L . La deuxième étape est le choix d'un modèle de rétro-calcul. Ce choix dépend de la relation liant R et L . La troisième étape consiste à estimer les paramètres nécessaires au modèle de rétro calcul choisie. Enfin, la dernière étape est le rétro-calcul à proprement parler, c'est-à-dire le calcul des longueurs aux différents âges de l'individu.

D'après Millner et Whiting (1996), la relation entre R et L à la capture qui minimise la variance résiduelle entre le modèle et les observations chez la sole est un polynôme d'ordre 2. Cependant, ils soulignent la difficulté d'interpréter les paramètres de cette relation, lui préférant une relation linéaire. Le choix d'une relation linéaire va également dans le sens de Green *et al.* (2009) qui préconisent l'utilisation d'un lien proportionnel entre le taux de croissance relatif de l'otolithe $\frac{dR}{R \times dt}$ et le taux de croissance relatif du poisson $\frac{d(L-a)}{(L-a) \times dt}$. Ce choix est le choix le plus courant dans la littérature (Lea 1910, Fraser-Lee 1920, Fry 1943, Campana 1990, Francis 1990, Gamboa 1998, Sirois *et al.* 1998, Vigliola *et al.* 2000). Nous choisirons donc ce type de relation pour effectuer le rétro-calcul :

$$\frac{d(L-a)}{(L-a) \times dt} = c \times \frac{dR}{R \times dt} \quad (1a)$$

ce qui après intégration donne :

$$L = a + bR^c \quad (1b)$$

où a est la longueur du corps à la formation de l'otolithe (Fraser 1916, Lee 1920) et c est le coefficient de proportionnalité (Fry 1943). Ainsi, une régression linéaire ($c = 1$) et une régression non linéaire de puissance ($c \neq 1$) peuvent être ajustées sur les données de R et L à

la capture. La relation s'ajustant le mieux aux données est choisie selon critère d'AIC (Akaike 1974).

La deuxième étape consiste à choisir le modèle de rétro-calcul. Nous avons testé des modèle comportant deux conditions : une relation de proportionnalité entre L et R et la prise en compte d'une ordonnée à l'origine biologique. Une ordonnée à l'origine biologique contraint l'origine des courbes de croissance par l'estimation de cette origine à partir de données expérimentale le plus souvent. D'après Vigliola *et al.* (2000), les modèles contenant une ordonnée à l'origine biologique estimée par les données sont ceux donnant les meilleurs résultats. Deux modèles respectent ces conditions : le modèle de Fry modifié (MF) et le modèle « ordonnée à l'origine biologique » (BI). Le modèle MF (Vigliola *et al.* 2000) semble être le modèle donnant les meilleurs résultats et le plus souvent validé expérimentalement (Vigliola *et al.* 2000, Wilson *et al.* 2008). Cependant, le modèle BI donne des résultats proches et est aussi parfois jugé comme étant le meilleur modèle (Escot and Granado-Lorencio 1999, Klumb *et al.* 2001). Nous comparerons donc ces deux modèles :

- Modèle BI (Campana 1990)

$$L_i = L_{\text{cpt}} + (R_i - R_{\text{cpt}}) \frac{L_{\text{cpt}} - L_1}{R_{\text{cpt}} - R_1} \quad (2)$$

- Modèle MF (Fry 1943, Vigliola *et al.* 2000)

$$L_i = a + \exp\left(\ln(L_1 - a) + \frac{[\ln(L_{\text{cpt}} - a) - \ln(L_1 - a)] \times [\ln(R_i) - \ln(R_1)]}{\ln(R_{\text{cpt}}) - \ln(R_1)}\right) \quad (3)$$

où (L_1, R_1) est l'ordonnée à l'origine biologique, ici correspondant à la moyenne de R et L pour les individus d'âge 1 du jeu de données, $(L_{\text{cpt}}, R_{\text{cpt}})$ et (L_i, R_i) sont la longueur du corps et le rayon de l'otolithe respectivement à la capture et à l'âge i ($i > 1$) et a est la longueur du corps à la formation de l'otolithe. Les individus dont la longueur L_{cpt} est inférieure à l'ordonnée à l'origine L_1 sont retirés du jeu de données.

La troisième étape est propre à chaque modèle utilisé. Pour le modèle BI, aucun paramètre en plus de (L_1, R_1) n'est nécessaire. Pour le modèle MF, le paramètre a est calculé grâce à la relation entre L et R à la capture (Vigliola *et al.* 2000) :

$$L = L_1 - b_1 R_1^{c_1} + b_1 R^{c_1} \quad (4a)$$

comme

$$a = L_1 - b_1 R_1^{c_1} \quad (4b)$$

La dernière étape est l'application des formules (2) et (3) pour chaque individu d'au moins de ans du jeu de données : ainsi, la taille totale à chaque âge i d'un individu est calculé (i étant compris entre 1 et l'âge de capture du poisson).

Le meilleur modèle de rétro-calcul est identifié par une validation à l'échelle de la cohorte, tel que le définit *Vigliola et al.* (2000). Au sein de chaque cohorte, les moyennes des longueurs somatique L_i rétro-calculées pour chaque age i sont comparées aux moyennes des longueurs-aux-âges observées. Ces données d'observation sont des données historiques collectées de 2006 à 2014 dans les 3 zones de la Manche Est (N= 10 594). L'anneau de l'otolithe se formant en hiver (*Panfili et al.* 2002), la moyenne des longueurs-aux-âges des individus capturés durant le premier semestre (N= 4873) est préférée à la moyenne issue du jeu de données complet car c'est à cette période que se forme l'anneau d'intérêt. Les moyennes des longueurs-aux-âges observées pour chaque cohorte sont comparées aux longueurs individuelles retro-calculées par les deux modèles pour la même cohorte moyennées par âge. Le meilleur modèle est considéré comme celui s'ajustant le mieux aux données de longueurs-aux-âges observées selon le critère des moindres carrés.

Réassignation des adultes à leur zone d'origine

Les individus de deux ans sont considérés comme peu mobiles. Ainsi, il est supposé que leur zone de capture et la zone contenant leur nourricerie d'origine, appelée zone d'origine par la suite, sont identiques. Cette hypothèse est soutenue par la localisation principalement côtière, i.e. dans la bande de 12 milles marins, des individus de deux ans (Figure 4), à l'exception de 8 individus sur un total de 288. Dans la suite, le terme « juvénile » désignera les individus de 2 ans et moins et le terme « adulte » les individus de 3 ans et plus.

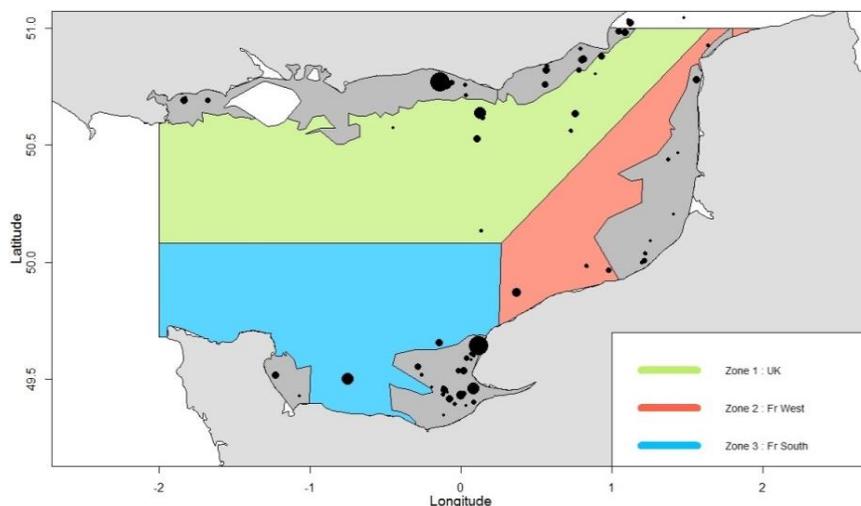


Figure 4 : Répartition des individus de deux ans géo-référencés dans notre jeu de données.

Apprentissage avec les données des juvéniles

La variable à expliquer (ou prédite) est le facteur zone d'origine zo qui contient comme niveaux les trois zones de Manche Est. Huit variables explicatives sont utilisées pour discriminer les individus des trois zones. Ces variables sont détaillées dans le tableau 1.

Tableau 1 : Variables utilisées pour discriminer les zones d'origine des individus

Variable	Description de la variable
ΔR_1 et ΔR_2	Incrément de croissance de l'otolithe entre l'âge 0 et 1 et 1 et 2, respectivement
ΔL_1 et ΔL_2	Incrément de longueur somatique entre l'âge 0 et 1 et 1 et 2, respectivement
ε_L et ε_R	Résidus de deux modèles linéaires : 1. $L_2 \sim \ln(\Delta L_2) + s + co$ 2. $R_2 \sim R_1 + s + co$ où s représente le sexe de l'individu et co sa cohorte
gR_3	Vitesse d'incrément de l'otolithe entre l'âge 2 et l'âge 3. Méthode de calcul pour les individus du jeu de données d'apprentissage (individus de 2ans) : $gR_3 = (R_{cpt} - R_2)/m_{cpt}$ où m_{cpt} est le mois de capture de l'individu. Méthode de calcul pour les individus du jeu de données à prédire (individus de plus de 2 ans) : $gR_3 = (R_{cpt} - R_2)/t_{cpt}$ où t_{cpt} est l'âge de capture de l'individu en années.
gL_3	Vitesse d'incrément de la longueur somatique entre l'âge 2 et l'âge 3 Même méthode de calcul que pour la variable gR_3 en remplaçant le rayon de l'otolithe R par la longueur de l'individu L

Une analyse linéaire discriminante (LDA) est appliquée en utilisant les variables du tableau 1 pour prédire la zone d'origine zo de chaque individu. Le jeu de données d'apprentissage contient 447 individus de 2 ans répartis dans les trois zones d'intérêt. Ce jeu de données provient des échantillonnages réalisés dans le cadre du projet de recherche SMAC (N= 240) et des données historiques collectées de 2008 à 2017 dans ces zones (N= 207). Les individus de 2 ans choisis sont ceux des cohortes 2008 à 2015 pour rester cohérent avec les cohortes des individus adultes (N=1046) du jeu de données du projet de recherche SMAC qui ont été réassignés par la suite. Le succès de reclassification est estimé par une validation croisée de type jackknife.

Prédiction de la zone d'origine chez les adultes

La zone d'origine des individus adultes du jeu de données SMAC est ensuite prédite à partir des données de rayon d'otolithes R et des longueurs rétro-calculées L aux âges 1 à 3. Les zones d'origine sont cependant prédites avec une certaine erreur estimée par le succès de reclassification du jeu de données d'apprentissage. Alors qu'il n'est pas possible de corriger cette erreur à l'échelle individuelle, il est possible de la corriger pour ce qui est des effectifs prédits. En effet, à partir du jeu de données d'apprentissage, pour lequel on connaît la zone

d'origine réelle et celle prédite, il est possible de calculer la probabilité qu'un individu soit de la zone $i \in \llbracket 1,3 \rrbracket$ ($zo_r = i$) sachant qu'il a été prédit étant de la zone d'origine $j \in \llbracket 1,3 \rrbracket$ ($zo_p = j$) noté $P(zo_r = i | zo_p = j) = P(i|j)$. Si $N_p(k, j)$ représente le nombre d'individus adultes dont la zone de capture est $k \in \llbracket 1,3 \rrbracket$ et la zone d'origine prédite j ($zo_p = j$), alors le nombre d'individus $N_r(k, i)$ capturés en zone k et provenant réellement de la zone d'origine i ($zo_r = i$) peut être estimé par

$$N_r(k, i) = \sum_{j=1}^3 N_p(k, j) P(i|j). \quad (5a)$$

Ainsi, la matrice des $N_r(k, i)$, \mathbf{N}_r , qui n'est autre que la table de contingence croisant la zone de capture k au stade adulte en ligne et la zone d'origine réelle i au stade juvénile en colonne, appelée matrice de connectivité par la suite, peut être calculée par le produit matriciel suivant :

$$\mathbf{N}_r = \mathbf{N}_p \times \mathbf{P} \quad (5b)$$

où \mathbf{N}_p est la matrice des $N_p(k, j)$ avec la zone de capture k en ligne et la zone d'origine prédite j en colonne et \mathbf{P} est la matrice des $P(i|j)$ avec la zone d'origine prédite j en ligne et la zone d'origine réelle i en colonne.

Cette matrice de connectivité est calculée trois fois : avec le jeu de données des adultes complet pour montrer la dispersion des adultes, en ne conservant que les adultes capturés en période de pic de reproduction soit avril-mai (Mollet *et al.* 2013) pour montrer le mélange des individus en période de reproduction, en ne conservant que les individus de 3 ans pour montrer la dispersion pendant la première année de maturité. Sur la base de la matrice \mathbf{N}_r obtenue, un test d'indépendance du Chi-2 de la zone d'origine et de la zone de capture est réalisé. L'hypothèse nulle d'indépendance H_0 correspond à une migration d'un individu vers une zone adulte (i.e. de capture) indépendamment de sa zone d'origine juvénile.

Modèles de croissance de Von Bertalanffy

Un modèle de croissance de Von Bertalanffy (Von Bertalanffy 1978) est utilisé pour étudier les variations potentielles de croissance entre zones sur une base descriptive. Le modèle de croissance de Von Bertalanffy est un modèle couramment utilisé pour décrire la croissance individuelle des poissons (Ricker 1975, Panfili *et al.* 2002).

$$L_{t,i} = L_{\infty,i} - (L_{\infty,i} - L_{1,i}) \exp(-K_i (t - 1)) + \varepsilon_{t,i} \quad (6)$$

où $L_{t,i}$ est la longueur de l'individu i (avec $i = 1, \dots, 1046$) à l'âge t (avec $j = 3, \dots, 10$), $L_{\infty,i}$ est la taille hypothétique maximale de l'individu en cm, $L_{1,i}$ sa taille à 1 an, K_i son taux de croissance intrinsèque en an^{-1} et $\varepsilon_{t,i}$ une erreur résiduelle distribuée selon une loi normale $\varepsilon_{t,i} \sim N(0, \sigma^2)$.

Les données de croissance obtenues par rétro-calcul sont des données longitudinales puisque plusieurs mesures de longueur à des âges t différents ont été obtenues à partir d'un même otolithe pour un individu i . Ainsi, les données de croissance pour un individu i représentent une série temporelle et ne sont pas indépendantes (Annexe ii). Les modèles non linéaires à effets mixtes sont des modèles particulièrement adaptés aux données longitudinales (Lindstrom et Bates 1990; Pinheiro & Bates 2000). Pour décrire au mieux la variabilité des données, le modèle mixte utilisé compte des effets fixes et aléatoires. L'autocorrélation des données de longueur d'un même individu est traduite par un effet aléatoire individu dans le modèle non-linéaire de Von Bertalanffy considéré, appliqué sur les trois paramètres $(L_{1,i}, K_i, L_{\infty,i})$ de l'équation de Von Bertalanffy.

Au-delà de l'effet aléatoire, 4 effets fixes sont également considérés comme affectant potentiellement chaque paramètre :

1. l'effet sexe s pour décrire le dimorphisme sexuel de taille, les femelles étant plus grandes que les mâles,
2. l'effet zone d'origine zo qui représente l'effet direct des nourriceries sur la croissance juvénile mais également l'effet retard sur la croissance adulte,
3. l'effet zone de capture zc pour prendre en compte l'effet de celle-ci sur la croissance adulte surtout si elle diffère de la zone d'origine,
4. l'effet de l'âge t_{cpt} à la capture pour représenter l'effet potentiel de la sélectivité par la taille de la pêche (Morrongiello & Thresher 2015) : la pêche sélectionnant les individus les plus grands, les poissons capturés les plus jeunes sont potentiellement ceux ayant grandi plus vite et inversement, ceux capturés plus âgés, ont potentiellement une croissance moins forte.

Ainsi, pour un individu i , les paramètres de Von Bertalanffy sont décrits par :

$$L_{1,i} = (\beta_{1,0} + b_{1,i}) + \beta_{1,1} s_i + \beta_{1,2} z0_i + \beta_{1,3} zc_i + \beta_{1,4} t_{\text{cpt}} \quad (7a)$$

$$L_{\infty,i} = (\beta_{2,0} + b_{2,i}) + \beta_{2,1} s_i + \beta_{2,2} z0_i + \beta_{2,3} zc_i + \beta_{2,4} t_{\text{cpt}} \quad (7b)$$

$$K_i = (\beta_{3,0} + b_{3,i}) + \beta_{3,1} s_i + \beta_{3,2} z0_i + \beta_{3,3} zc_i + \beta_{3,4} t_{\text{cpt}} \quad (7c)$$

où les coefficients $\beta_{k,l}$ représente l'effet de la variable $l \in \{s, zo, zc, t\}$ sur le paramètre $k \in \{L_{1,i}, L_{\infty,i}, K_i\}$ et $b_{k,i}$ est l'effets aléatoire sur le paramètre k associé à l'individu i avec le vecteur des 3 effets qui suit une loi normale multivariée

$$\mathbf{b}_i = \begin{bmatrix} b_{1,i} \\ b_{2,i} \\ b_{3,i} \end{bmatrix} \sim N(\mathbf{0}, \boldsymbol{\psi}) \text{ avec } \boldsymbol{\psi} = \begin{bmatrix} \psi_{1,1} & \psi_{2,1} & \psi_{3,1} \\ \psi_{2,1} & \psi_{2,2} & \psi_{3,2} \\ \psi_{3,1} & \psi_{3,2} & \psi_{1,1} \end{bmatrix} \text{ la matrice de variance covariance.}$$

Ce même modèle est ajusté deux fois : une fois sans l'effet zone d'origine zo et une autre avec cet effet. La zone d'origine étant déterminée avec incertitude par analyse linéaire discriminante, cette procédure permet de s'assurer que l'incertitude sur cette variable n'impacte pas l'effet des autres variables explicatives.

La réduction du modèle complet se fait ensuite en deux étapes. Tout d'abord, la structure de la matrice de variance-covariance des effets aléatoires modèle est choisie : un modèle avec une matrice diagonale ne contenant que les variances $\psi_{1,1}, \psi_{2,2}$ et $\psi_{3,3}$ est comparé au modèle avec une matrice de variances-covariances symétrique $\boldsymbol{\psi}$ comme décrite ci-dessus sur la base d'un test du ratio du maximum de vraisemblance qui suit approximativement une loi du Chi-2. Ensuite, les effets fixes sont sélectionnés par une procédure de type élimination à partir du modèle complet : l'effet le moins significatif, i.e. ayant la p-value la plus élevée sur la base d'un test t approximé de chacun des effets fixes (Pinheiro and Bates 2000), est retiré du modèle complet, puis le modèle est réajusté sans cet effet. Le procédé est réitéré jusqu'à obtention un modèle avec uniquement des effets significatifs. Une fois le modèle complet obtenu, la normalité et l'homoscédasticité des résidus sont vérifiées par un graphe des quantiles observés de la distribution des résidus en fonction des quantiles théoriques de la loi normale centrée réduite et un graphe des résidus selon les valeurs prédites.

Ogive de maturité par zone

Les données géo-référencées du jeu de données SMAC et de la base de données historiques sont utilisées pour étudier les variations potentielles de l'âge et la longueur à la première maturité sexuelle entre zones. Le jeu de données utilisé pour cette partie contient 2688 individus répartis dans les trois zones pour lesquels l'âge (0 à 10 ans), la longueur et le statut de maturité sexuelle (immature ou mature) sont disponibles.

Un modèle de régression logistique est utilisé pour prédire la probabilité o d'être mature en fonction de l'âge de l'individu t ou de sa longueur totale L , aussi appelé ogive de maturité sexuelle selon l'âge ou selon la taille. Un effet zone de capture zc est également introduit dans le modèle.

$$\text{logit}(o_{i,t}) = \beta_0 + \beta_1 t + \beta_2 zc_i + \varepsilon_{i,t} \quad (8a)$$

$$\text{logit}(o_{i,L}) = \beta_0 + \beta_1 L + \beta_2 zc_i + \varepsilon_{i,t} \quad (8b)$$

où les coefficients β représentent l'effet des différentes variables et $\varepsilon_{i,j} \sim N(0, \sigma^2)$ est une erreur résiduelle. Le test de significativité des effets se fait sur la base d'un test du ratio du maximum de vraisemblance qui suit approximativement une loi du Chi-2

Modèle d'allocation d'énergie bi-phasique

Un modèle d'allocation d'énergie est utilisé pour développer une approche mécaniste de la variation potentielle des traits d'histoire de vie entre zones, incluant à la fois la croissance, la maturité sexuelle et la reproduction. La croissance pondérale d'un individu peut être décrite par un modèle d'allocation d'énergie dans lequel l'évolution du poids somatique w en fonction du temps t , i.e. de l'âge, est déterminée par la partition de l'énergie acquise entre la croissance somatique et la croissance gonadique ou la reproduction. L'évolution du poids somatique au cours du temps, $\frac{dw}{dt}$ peut alors s'exprimer comme suit :

$$\frac{dw}{dt} = aw^\alpha - cw \quad (9)$$

où aw^α est le taux d'acquisition nette d'énergie qui est proportionnel au poids somatique à la puissance α selon un coefficient a et cw est le taux d'investissement reproductif qui est directement proportionnel au poids somatique selon un coefficient c . α est fixé ici à 0.75, une approximation courante pour les poissons plats (Fonds *et al.* 1992, Mollet *et al.* 2010, Mollet *et al.* 2013) mais aussi d'autres organismes (West *et al.* 2001).

Le modèle utilisé considère deux phases distinctes dans l'allocation d'énergie individuelle : une phase juvénile, où toute l'énergie est alloué à la croissance ($c = 0$), et une phase mature, où une part de l'énergie est allouée à la reproduction ($c > 0$) (Lester *et al.* 2004, Mollet *et al.* 2010, Mollet *et al.* 2013) : le changement dans l'allocation des ressources se produit lorsque l'individu atteint l'âge à la maturité t_{mat} pour un poids à maturité w_{mat} . Dans un premier temps, le basculement entre les deux phases est modélisé par une fonction

saltatoire valant 0 pour $t < t_{\text{mat}}$ et 1 sinon. Dans un second temps, le basculement entre les deux phases est modélisé par une sigmoïde $S_{t_{\text{mat}}}(t)$ telle que :

$$y = \frac{1}{1 + e^{-s(t - t_{\text{mat}})}} \quad (10)$$

où s détermine la pente de la sigmoïde au point d'inflexion. Deux pentes sont testées : une pente pseudo-verticale ($s = 1000$) et la pente issue de la régression binomiale exprimant la probabilité d'être mature en fonction de l'âge. L'intégration de l'équation (9) donne alors :

$$w(t) = \left((1 - S_{t_{\text{mat}}}(t)) [w_1^{1-\alpha} + a(1-\alpha)t] + S_{t_{\text{mat}}}(t) \left[\frac{a}{c} - \left(\frac{a}{c} - w_{\text{mat}}^{1-\alpha} \right) e^{-c(1-\alpha)(t - t_{\text{mat}})} \right] \right)^{\frac{1}{1-\alpha}} \quad (11)$$

où w_1 est le poids somatique à l'âge 1.

Une relation d'allométrie (Ricker 1968) poids-longueur $w = \gamma L^\delta$ est estimée pour transformer les données de longueur L en poids somatique w à partir de données historiques. Les individus utilisés proviennent tous de Manche Est et les poissons capturés pendant la période de reproduction, c'est-à-dire entre fin février et début juin (Carpentier *et al.* 2009), sont exclus du jeu de données, afin que le poids total des individus n'inclut pas le poids des gonades mais le poids somatique uniquement. La relation obtenue sur la base de 11 007 individus entre 0 et 18 ans est :

$$w = 7.4 \cdot 10^{-6} L^{3.1}. \quad (12)$$

De la même façon que le modèle de Von Bertalanffy, ce modèle d'allocation d'énergie est ajusté aux courbes de croissance pondérale individuelles rétro-calculées grâce à un modèle non-linéaire à effets mixtes de sorte que :

$$w_{t,i} = w(t, \boldsymbol{\mu}_i) + \varepsilon_{i,t} \quad (13)$$

où $w_{t,i}$ est le poids somatique de l'individu i à l'âge t , $w(t, \boldsymbol{\mu}_i)$ est le modèle défini par l'équation (11) avec $\boldsymbol{\mu}_i = (a_i, c_i, t_{\text{mat},i})$ le vecteur des paramètres du modèle pour l'individu i . Ces paramètres sont considérés comme résultant de la somme d'un effet aléatoire lié à l'individu i et d'effets fixes similaires à ceux utilisés dans le modèle de Von Bertalanffy, i.e. le sexe s , la zone d'origine zo , la zone de capture zc et l'âge de capture t_{cpt} .

Toutes les analyses sont conduites dans l'environnement d'analyses statistiques R (R Core Team 2016). La fonction « nls » est utilisée pour les régressions non-linéaires, la fonction

« lda » du package "MASS" pour la LDA, et le package "nlme" pour les modèles non-linéaires à effet mixtes.

Résultats

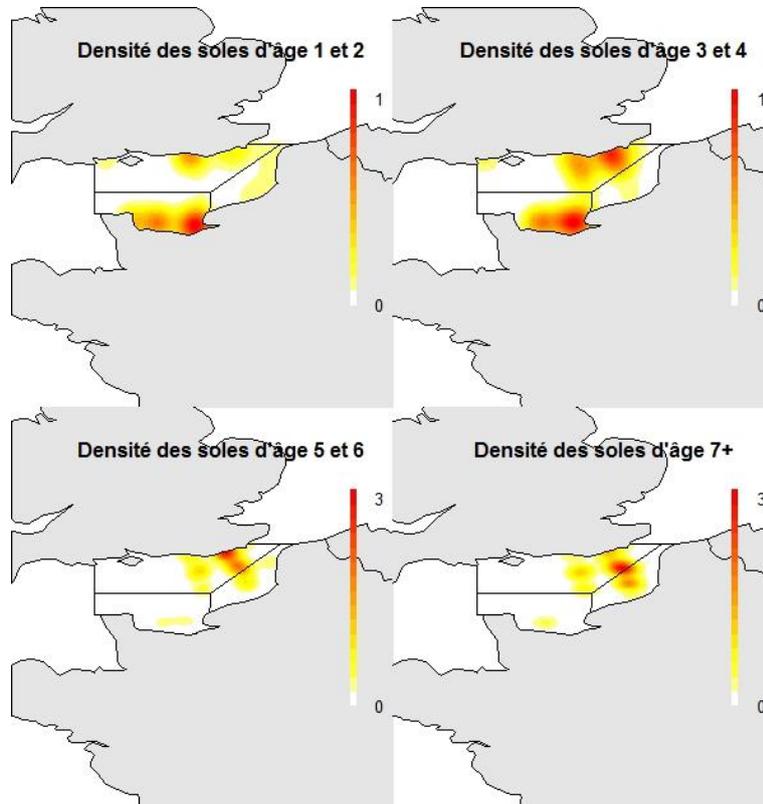


Figure 5: Densité de probabilité des individus par classe d'âge.

Tableau 2 : Taille d'échantillon N , longueur totale moyenne à la capture L_{cpt} et son écart type $\sigma(L_{cpt})$ et sexe ratio (pourcentage de femelles) selon la zone et la classe d'âge

Zone	Zone 1				Zone 2				Zone 3			
	1-2	3-4	5-6	7+	1-2	3-4	5-6	7+	1-2	3-4	5-6	7+
N	98	204	232	145	42	46	43	39	216	263	50	24
L_{cpt} [mm]	221	280	316	323	224	282	301	302	243	286	317	325
$\sigma(L_{cpt})$ [mm]	3.1	2.1	2.4	3,0	6.7	3.7	4.0	3.4	2.9	1.8	5.6	7.2
sexe-ratio (% F)	49	61	65	56	50	82	56	29	62	84	58	50

La répartition spatiale de l'échantillonnage des différentes classes d'âge est hétérogène : la majorité des individus de 1 et 2 ans sont en zone 3 (Baie de Seine), tandis que les individus plus âgés sont principalement en zone 1 (UK) de 3 à 6 ans et à cheval entre la zone 1 et 2 de 7 à 9 ans (Figure 5). De plus, le nombre total d'individus échantillonnés en zone 2 est plus faible que sur les autres zones (Tableau 2). Enfin, quelle que soit la zone, les individus jeunes sont principalement proches des côtes alors que les individus plus âgés sont plus éloignés des côtes.

Rétro-calculs

Lors de la première étape du rétro-calcul, nous avons testé trois fonctions potentielles reliant R et L à la capture : linéaire et puissance avec ou sans ordonnée à l'origine (Figure 6).

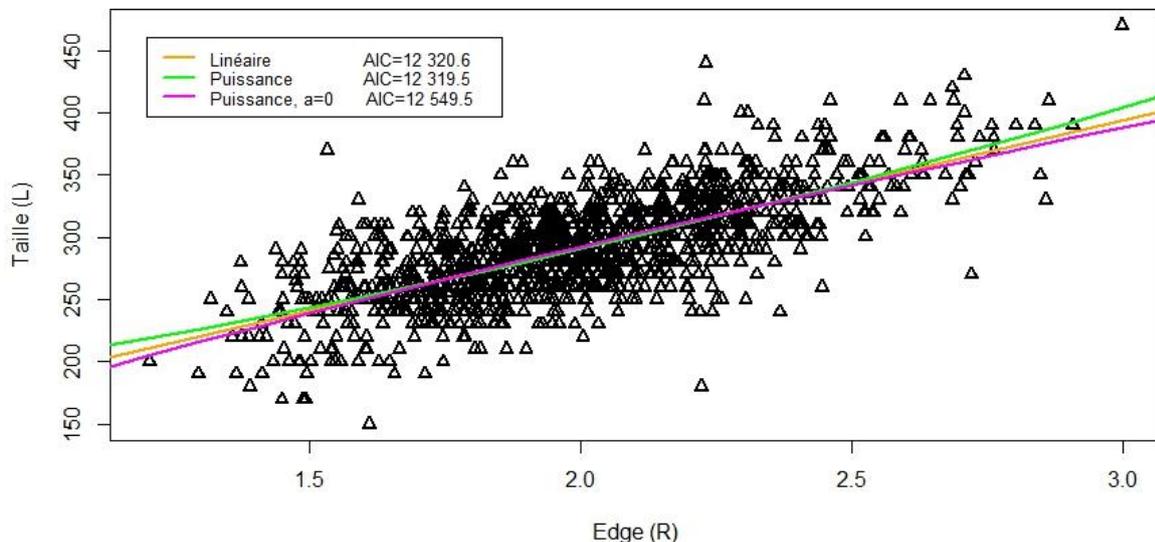


Figure 6 : Relations testées entre la taille (L) du poisson à la capture et le radius (R) de son otolithe

Le modèle décrivant le mieux la relation L - R est le modèle puissance avec une ordonnée à l'origine d'après le critère AIC (Figure 6). Cependant, au vu du faible Δ AIC=1.1 entre le modèle puissance et le modèle linéaire, le dernier est presque aussi performant que le premier. Deux modèles de rétro calculs proportionnels seront donc considérés dans la suite des analyses : le modèle de Fry modifié (MF) et le modèle avec une ordonnée à l'origine biologique (BI). Le modèle MF s'ajuste mieux aux données de longueurs aux âges moyennées par cohorte que le modèle BI (Figure 7). En effet, le modèle BI semble surestimer les longueurs aux jeunes âges et sous-estimer celles aux âges avancés, comme le montre notamment le cas des cohortes 2006 à 2009. Ainsi, ce modèle diminue les contrastes de longueurs entre poissons d'âges différents et donc biaise l'estimation de leur croissance. Au contraire, le modèle MF s'ajuste bien aux données moyennées par cohortes, notamment à partir de la cohorte 2010 (Figure 7). Pour les cohortes avant 2010, ce modèle semble sous-estimer la longueur à tout âge. Cependant, le signe de l'écart entre la longueur moyenne estimée par le modèle MF et celle observée est constant et son amplitude de même ordre de grandeur quelle que soit la classe d'âge. Ce type de biais est préférable à celui induit par le modèle BI puisqu'il biaise a priori peu la croissance en longueur entre les jeunes et les vieilles classes d'âge. De plus, le modèle MF est validé par les moindres carrés dans 8 cohortes sur 9 (Tableau 3). Le modèle MF est donc celui utilisé dans la suite de cette étude.

Tableau 3 : Comparaison de la somme des carrés des écarts entre le modèle BI et le modèle MF par cohorte

Cohorte		2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014
Somme des carrés des écarts	BI	16529	3211	5446	4079	3547	2969	2910	5518	4330
	MF	15964	2590	7765	2617	1042	1743	1006	405	612

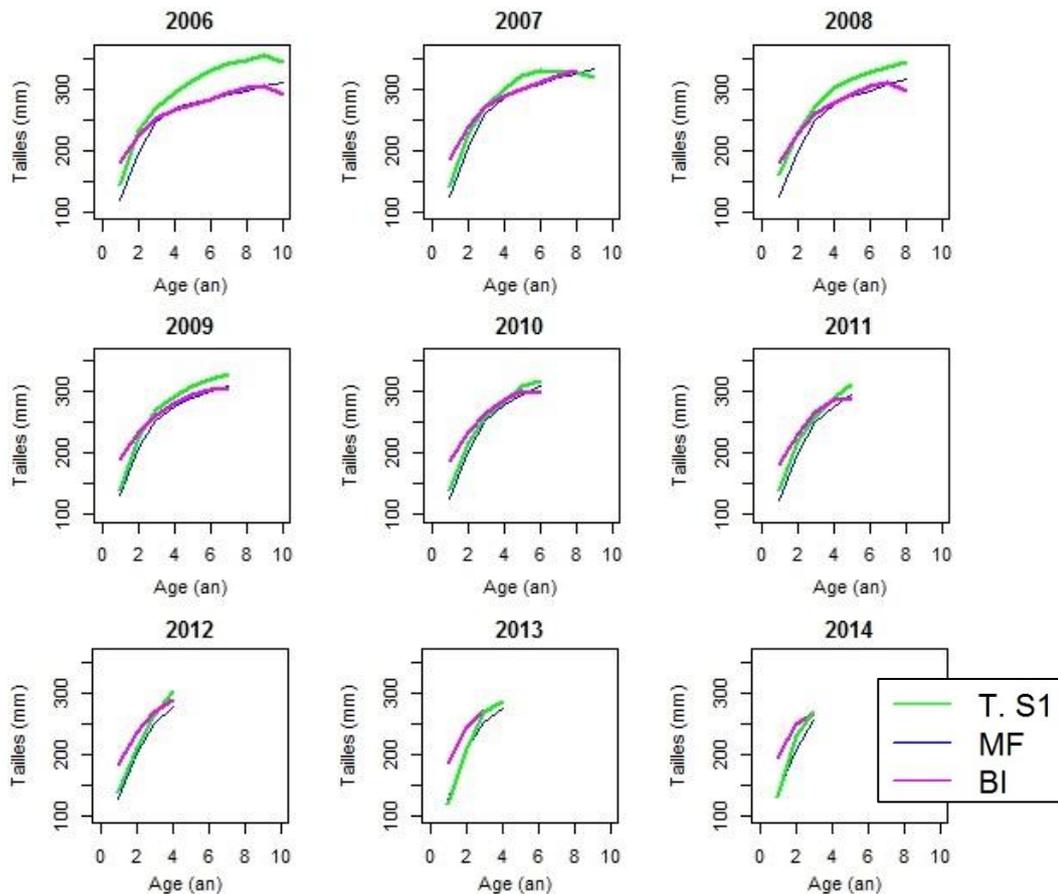


Figure 7 : Validation du modèle de rétro-calcul par comparaison de la moyenne des longueurs aux âges estimées par les modèles MF et BI à celles observées par cohorte au semestre 1.

Prédiction de la zone d'origine des individus

Apprentissage : Caractérisation de la zone d'origine par le profil de croissance des individus de 2 ans

L'analyse linéaire discriminante montre des différences significatives entre les trois zones d'étude (Wilks' $\lambda = 0.68$, $\chi^2 = 172.53$, $ddl = 16$, $p < 2.2e - 16$). Les trois zones ont des taux de succès de reclassement très variables (Tableau 4). Le taux de succès de reclassement global de 61.5% est surtout lié au bon taux de succès de reclassement (83%) de la zone 3, zone d'échantillonnage majoritaire dans le jeu de données (Tableaux 2 et 4). Ce taux de reclassement est bien supérieur au taux de 33% attendu par chance. Au-delà du taux du succès de reclassement, le taux de succès de prédiction est un indicateur de la pertinence de l'utilisation de ces prédictions dans la suite de l'étude. Notamment, si on considère pour

chaque zone prédite (dernière ligne Tableau 4), le pourcentage d'individus reclassés dans cette zone qui proviennent effectivement de celle-ci, il s'avère qu'ils sont majoritaires quelle que soit la zone.

Tableau 4: Matrice de confusion donnant les prédictions de la zone d'origine des individus de 2 ans en colonne vis-à-vis de leur origine réelle en ligne avec apprentissage sur ce même jeu de données.

	Prédiction				Taux de succès de reclassement	
	Zone 1	Zone 2	Zone 3	Total		
Origine	Zone 1	61	24	43	128	47.7%
	Zone 2	25	41	46	112	36.6%
	Zone 3	22	12	173	207	83.6%
	Total	108	77	262	427	61.5%
Taux de succès de prédiction		56.5%	53.2%	66.0%	61.5%	

Prédiction de la zone d'origine des adultes (3 ans et plus) à partir de leur profil de croissance à 2 ans

Sur les 1046 adultes, 334 sont prédits comme provenant de la zone 1, 200 de la zone 2, 509 de la zone 3 (Tableau 5) et 3 ne sont pas prédits car le sexe n'est pas renseigné, information nécessaire à deux des variables discriminantes de la LDA (Tableau 1). Après correction pour l'erreur de reclassification, la matrice de connectivité N_r obtenue pour le jeu de données adultes est :

Tableau 5 : Matrice de connectivité donnant l'effectif par zone de capture en ligne en fonction de la zone d'origine prédite en clone.

	Origine				
	Zone 1	Zone 2	Zone 3	Total	
Capture	Zone 1	191	154	234	579
	Zone 2	44	35	48	127
	Zone 3	100	84	153	337
	Total	335	273	435	1043

Pour chaque zone d'origine, les proportions d'individus capturés dans les différentes zones semblent correspondre à la proportion d'individus dans les différentes zones de capture dans le jeu de données global à savoir 56% pour la zone 1, 12% pour la zone 2 et 32% pour la zone 3 (Figure 8a). Le test d'indépendance de la distribution dans les 3 zones de capture des individus par rapport leur zone d'origine prédite est non significatif ($\chi^2 = 3.15, ddl = 4, p = 0.53$) suggérant une répartition aléatoire des individus dans les zones de capture vis-à-vis de leur zone d'origine et ce dès la première année de maturité (Figure 8b) ($\chi^2 = 0.9828, ddl = 4, p = 0.9128$). La matrice de connectivité en période de reproduction ne montre également pas de dépendance significative de la zone de capture vis-à-vis de la zone d'origine ($\chi^2 =$

5.4244, $ddl = 4, p = 0.2465$) (Figure 8c). Cependant, il semblerait que, par rapport aux résultats hors période de reproduction (Figure 8a), les migrations vers la zone 2 (côtes françaises de l'est de la Manche Est) augmentent que ce soit à partir de la zone 1 (côtes anglaises) ou 3 (la Baie de Seine) de même que le taux de résidence des individus originaires de cette zone. La non-significativité de ce résultat peut s'expliquer par les faibles effectifs des données en période de reproduction (entre 9 et 27 par sous-groupe).

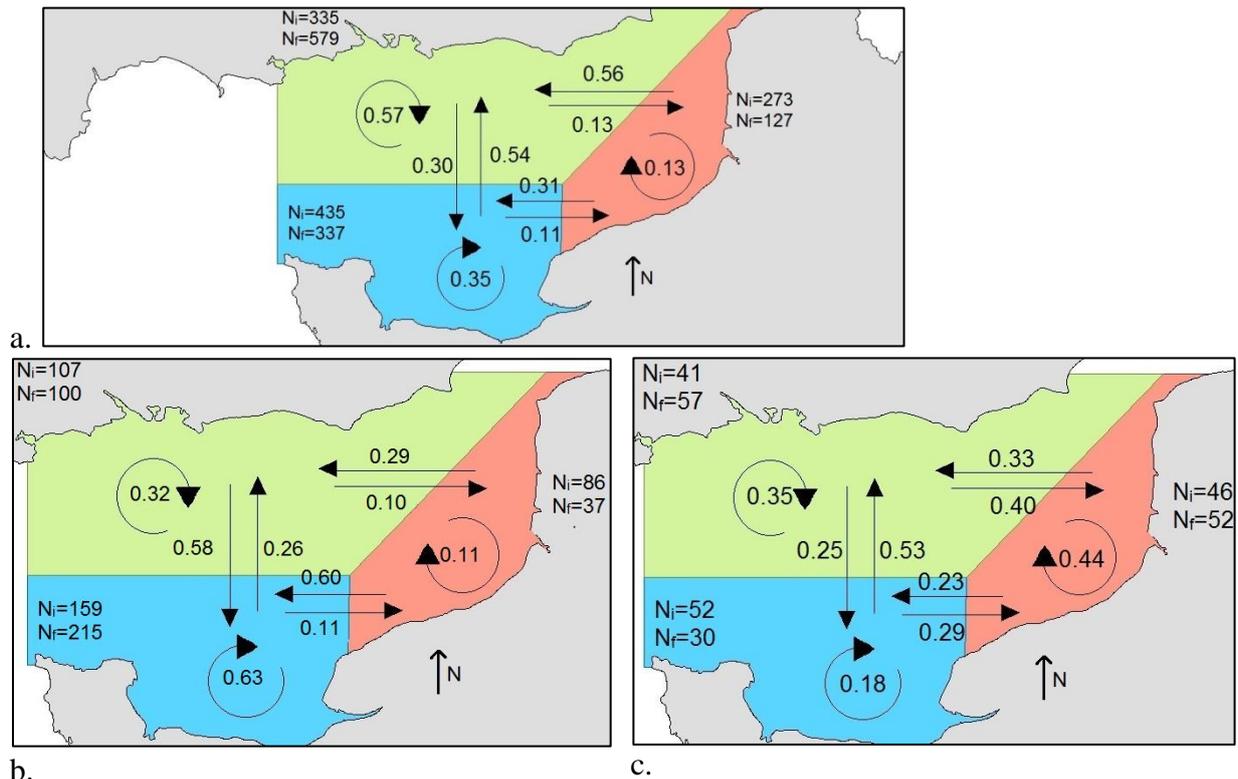


Figure 8 : Connectivité entre zone d'origine prédite et zone de capture des individus exprimée en proportion pour le jeu de données « adulte complet » (a), en ne conservant que les individus de 3 ans (b) et pendant la période de reproduction uniquement soit en avril-mai (c)

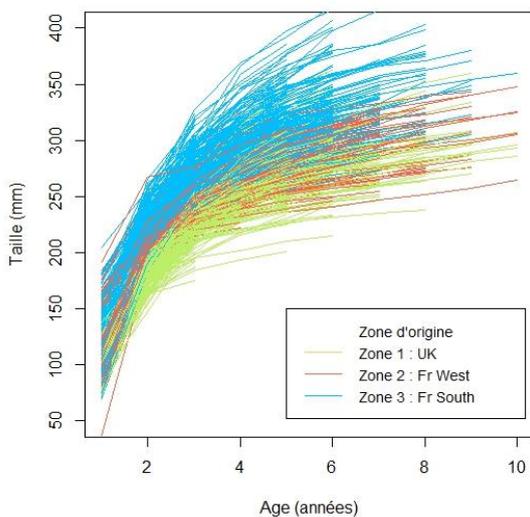
Sources de variation de la de croissance

La modèle de croissance de Von Bertalanffy avec une matrice de variance-covariance symétrique apparaît comme le modèle le plus adapté aux données d'après le test du ratio du maximum de vraisemblance entre ce modèle et le modèle avec une matrice diagonale, i.e. faisant l'hypothèse de l'absence de covariance entre les paramètres du modèle de Von Bertalanffy ($\chi^2 = 2832, ddl = 3, p = 0.001$). La sélection des effets fixes se fait par la suite en considérant un effet aléatoire lié aux individus avec une matrice de variance-covariance symétrique. L'effet âge à la capture n'est conservé pour aucun paramètre dans le modèle final (Tableau 6). Un dimorphisme sexuel est observé avec une croissance vers des tailles asymptotiques moins grandes (effet Sexe sur L_{max} , Tableau 6) mais plus rapide (effet Sexe sur K, Tableau 6) pour les mâles. Seul l'effet zone d'origine est conservé et significatif pour tous

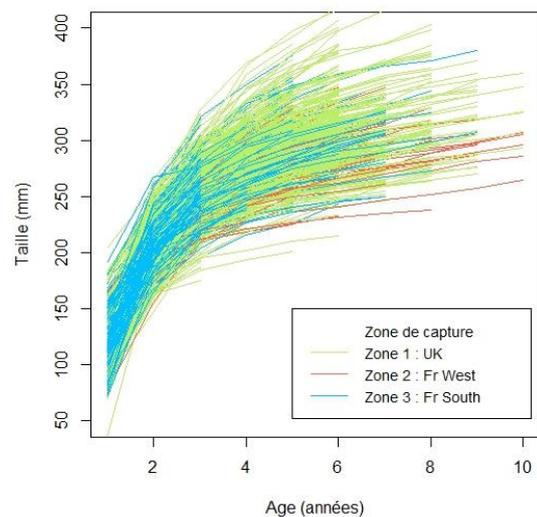
les paramètres (Tableau 6). Il indique une croissance plus rapide (effet zo sur K, Tableau 6) et plus importante (effet zo sur L_{max} , Tableau 6) pour les individus provenant des deux zones françaises (zones 2 et 3) par rapport à ceux de la zone anglaise (zone 1) (Figure 9). Cet effet est déjà visible sur les individus d'un an (effet zo sur L_1 , Tableau 6). L'effet zone de capture au contraire n'est conservé et significatif que pour L_{max} , mais faiblement par rapport aux autres effets ($P=0.02$, Tableau 6) : elle est plus importante en zone 3 qu'en zone 1 ($p\text{-value}=0.03$), et plus faible en zone 2 ($p\text{-value}=0.0006$).

Tableau 6 : Valeur des paramètres L_1 , L_{max} et K de référence et écart à la référence selon le niveau pris par les différents facteurs dans le modèle final. A_0 : ordonnée à l'origine soit valeur de référence (i.e. pour une femelle provenant à l'origine de la zone 1 et capturée dans la zone 1), zo : zone d'origine, zc : zone de capture, ddl : degré de liberté du numérateur test F approximé, F : valeur de la statistique F, P : probabilité associée à la statistique F, se : erreur standard de l'estimateur. Le nombre de degrés de liberté du dénominateur du test F est 5059 pour tous les tests.

	Effet	ddl	Niveau	Valeur	se	T	P
L_1 [mm]	A_0	1	-	118.8	1.08	110.2	0
	zo	2	Zone 2	9.29	1.76	5.3	0
			Zone 3	8.03	1.39	5.8	0
L_{max} [mm]	A_0	1	-	317.3	3.31	96.0	0
	Sexe	1	Mâle	-22.01	4.15	-5.3	0
			zo	2	Zone 2	7.67	3.95
	Zone 3	33.76			3.65	9.2	0
	zc	2	Zone 2	-8.59	2.51	-3.4	0.001
Zone 3			3.83	1.71	2.2	0.031	
K [a⁻¹]	A_0	1	-	0.44	0.01	45.1	0
	Sexe	1	Mâle	0.08	0.01	6.1	0
			zo	2	Zone 2	0.10	0.01
	Zone 3	0.07			0.01	6.6	0



a.



b.

Figure 9: Courbes de croissance par zone d'origine (a) et par zone de capture (b)

Ogive de maturité par zone

Tableau 7 : Effet de l'âge, de la taille et de la zone de capture sur la zone sur la probabilité d'être mature. Le nombre de degrés de liberté du dénominateur du test du Chi² est 2095.

Modèle	Effet	ddl	Niveau	Valeur	se	Chisq	P
Modèle sur l'âge (13a)	A ₀	1	-	-4.26	0.38	-	-
	Age	1	-	2.10	0.13	691.14	< 2.2e-16
	zc	2	Zone 2 Zone 3	0.36 0.05	0.30 0.24	1.76	0.41
Modèle sur la taille (13b)	A ₀	1	-	-8.29	0.60	-	-
	Taille	1	-	0.04	0.003	673.31	< 2.2e-16
	zc	2	Zone 2 Zone 3	0.13 -0.81	0.30 0.25	16.44	0.0003

Dans le modèle logistique de la probabilité d'être mature selon l'âge (13a), l'effet de la zone de capture n'est pas significatifs (Tableau 7, Figure 10). Dans le modèle selon la taille (13b), l'effet zone de capture apparaît significatif : les individus de zone Fr Sud sont matures à des tailles plus élevées que les individus des zones UK et Fr Est (Tableau 7, Figure 10). Ceci apparaît cohérent avec le fait que les individus capturés en zone Fr Sud (zone 3) grandissent vers des tailles plus élevées.

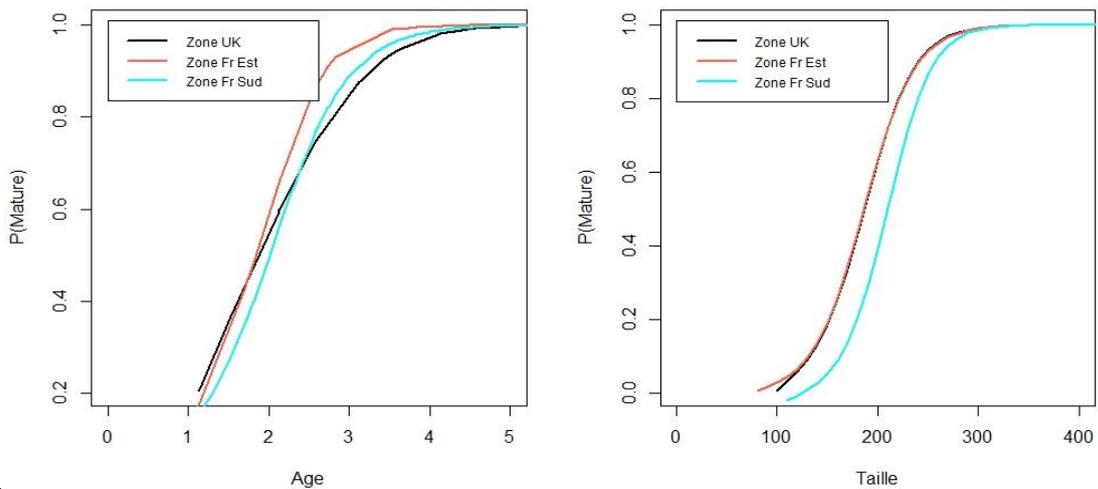


Figure 10 : Probabilité d'être mature en fonction de l'âge par zone de capture (a) et en fonction de la taille par zone de capture (b)

Modèle d'allocation d'énergie bi-phasique

Du fait de problèmes de convergence, la complexité du modèle est réduite en utilisant une matrice de variance-covariance diagonale i.e. sans covariance entre paramètres. La fonction seuil saltatoire engendre également des problèmes numériques de même qu'une fonction sigmoïde à forte pente. La fonction sigmoïde avec la pente estimée par le modèle d'ogive de maturité en fonction de l'âge est utilisée. Le modèle est dans un premier temps testé sans effet fixe sur les paramètres d'intérêts (a, c, t_{mat}), ce qui permet d'estimer leur valeur moyenne sur l'ensemble des zones (Tableau 8). Les modèles incluant des effets fixes,

notamment zone de capture sur les paramètres, ne convergent pas. Les résultats ne sont pas utilisables.

Tableau 8 : Paramètre d'allocation d'énergie. Degrés de liberté des résidus : 3368

Paramètres	Valeurs	se	ddl	F	P
a	3.74	0.04	1	31.5	0
c	2.64	0.04	1	22.6	0
t_{mat}	1.65	0.21	1	2.4	0.02

Discussion

Indices étayant l'hypothèse d'une seule population

Evidences spatiales

Les résultats obtenus dans cette étude semblent étayer l'hypothèse d'une unique population en Manche Est. Tout d'abord, les cartes de la distribution spatiale des individus par classes d'âge semblent indiquer un mélange des sous-populations présumées à partir de 5 ans (Figure 5). En effet, alors que les individus jeunes (entre 1 et 4 ans) se distribuent dans la bande côtière des 3 zones de la Manche Est (avec cependant une abondance plus forte dans les zone 1 et 3), les individus plus âgés (5 ans et plus) semblent se regrouper hors bande côtière à l'est de la Manche Est en zone 1 et 2. Ce patron de distribution laisse supposer une migration des individus adultes vers cette zone quelle que soit leur zone d'origine. Cette zone pourrait alors représenter une zone de frayère panmictique où se reproduisent l'ensemble des adultes de Manche Est. Ceci est relativement compatible avec la distribution connue des frayères de Manche Est qui montre justement une frayère principale à l'est de la Manche Est (Figure 11, Rochette *et al.* 2012).

Des frayères secondaires ont cependant été observées en baie de Seine et le long des côtes anglaises (Figure 11) et auraient pu ne pas être échantillonnées correctement pour la présente étude. En effet, l'interprétation d'une population panmictique dépend de la représentativité spatiale de l'échantillonnage par classe d'âge. L'absence d'observation d'adultes en Baie de Seine pourrait être simplement lié à un échantillonnage biaisé vers les jeunes classes d'âge dans cette zone. Celui-ci a été réalisé exclusivement par des campagnes scientifiques visant les nourriceries et par l'achat de poissons à des pêcheurs professionnels français. Or, les campagnes sur nourricerie ciblent principalement les juvéniles et les pêcheurs avaient pour consignes de cibler des tailles de poissons entre 20 et 30 cm correspondant donc à des individus entre 2 et 5 ans (Tableau 2). Seules les campagnes scientifiques IBTS et CGFS (campagnes annuelles à l'échelle de la mer du Nord et de la Manche Est respectivement) étaient susceptibles d'apporter de l'information sur des individus de plus grandes tailles. A

l'inverse, la zone anglaise (1) et la zone Est de la Manche Est (2) ont été échantillonnées à la fois par des pêcheurs professionnels français, belges et anglais. Les français étant les seuls à avoir une consigne de taille, les individus échantillonnés par les 3 nationalités dans ces zones sont potentiellement plus représentatifs de la population étudiée.

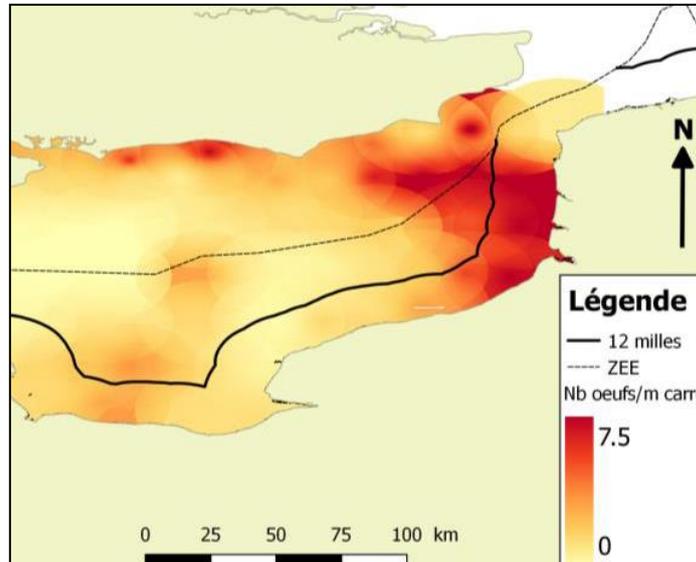


Figure 11 : Nombre d'œufs par m^2 en Manche Est (Rochette *et al.* 2012). D'après van der Land (1991), une zone de frayère peut être estimée à partir de la distribution spatiale des œufs. Les zones rouges sont ainsi considérées comme des frayères.

Les individus adultes semblent se répartir de façon aléatoire vis-à-vis de leur lieu d'origine en Manche Est (Figure 8a) et ce dès la première année de maturité (Figure 8c). Bien qu'un isolement reproducteur sympatrique existe dans le monde du vivant (McClary and Barker 1998, Amato *et al.* 2007), les exemples d'isolements observés surviennent dans des cas bien particuliers comme par exemple un décalage temporel des périodes de reproduction (McClary and Barker 1998) ou par choix du partenaire très sélectif ou appariement sélectif (Genner *et al.* 2007). Ce type de comportement n'a, à ma connaissance, pas été observé chez la sole, de sorte qu'une mixité des populations au stade adulte impliquerait donc une panmixie. Cependant, ce point reste à étudier car des cas d'appariement assortatif sont montrés chez plusieurs espèces de poissons marins, notamment en fonction de la taille (ex. morue Rowe *et al.* 2007, épinoche Vines and Schluter 2006). Un second point à étudier plus précisément concerne les périodes pendant lesquelles les individus de différentes zones se côtoient par rapport à la phénologie de la reproduction. Il est possible qu'il y ait une mixité des adultes hors période de reproduction et une migration vers différentes zones de frayère en période de reproduction, de sorte qu'une structuration en sous-populations pourrait exister. Afin de s'affranchir au mieux de ce facteur confondant, la matrice de connectivité des

individus a été recalculée en conservant uniquement les individus capturés pendant la haute période de reproduction, soit avril et mai pour la Manche Est (Mollet et al. 2013). Il semblerait qu'à cette période, les individus adultes ont tendance à migrer vers ou résider dans les zones 1 et 2 majoritairement quelle que soit leur zone d'origine (Figure 8c). Ceci est une fois de plus cohérent avec le fait que la frayère principale de Manche Est se trouve partagée entre la zone UK (1) et la zone Fr Est (2) (Figure 11). Cependant, cette tendance n'est pas significative à cause des faibles effectifs disponibles à cette période.

Evidence basée sur les traits d'histoire de vie

La zone d'origine au stade juvénile est une source importante de variation de la croissance comme le montre son effet sur l'ensemble des paramètres de Von Bertalanfy alors que l'effet zone de capture n'affecte que L_{max} . Puisque les effectifs pour chaque combinaison des deux variables sont corrects (Tableau 5), ce résultat s'expliquerait par le mélange d'individus dans les zones adultes ayant eu des croissances juvéniles différentes dans leurs zones d'origines respectives. Ce mélange atténuerait les différences de croissance entre les zones adultes qui ne serait alors observable que pour la taille asymptotique. L'effet zone de capture montre cependant une gradation de la croissance vers des tailles plus grandes de la zone 2 à la 1 puis la 3. A l'inverse la zone de capture n'affecte pas la dynamique de maturation sexuelle avec l'âge. La proportion d'individus matures en fonction de l'âge est équivalente quelle que soit la zone. Par contre, la maturité est atteinte pour des tailles plus élevées dans le sud de la Manche ce qui s'explique par le fait que les individus de cette zone grandissent vers des tailles plus élevées tout en mûrissant au même âge. Ces résultats n'ont pu être confirmés par l'utilisation du modèle d'allocation d'énergie du fait de problèmes de convergence liés à la complexité du modèle et du faible nombre d'individus âgés dans le jeu de données.

L'effet de la zone de capture sur la taille asymptotique L_{max} pourrait potentiellement refléter une certaine structuration démographique mais aussi un biais d'échantillonnage lié à la sélectivité des engins utilisés dans les différentes zones. Pour argumenter, nous nous concentrerons sur les zones 2 (Fr East) et 3 (Fr Sud) car ce sont les deux zones avec le plus de renseignements sur les engins utilisés. Hors données de campagnes, les individus ont été capturés à l'aide de filets maillants dans ces deux zones. La différence de L_{max} entre ces deux zones de capture est également la plus importante (inférieur de 12.42 mm en moyenne en zone 2 par rapport à la zone 3, Tableau 6). Or, le maillage majoritairement utilisé en zone 2 (90-99 mm) est plus petit qu'en zone 3 (100-119mm). Les courbes de sélectivité des filets

atteignent un maximum d'efficacité pour une taille donnée, et décroît dès que la taille s'éloigne de ce maximum (Annexe iii). Ainsi, les individus pêchés en zone 2 (Fr Est) sont en moyenne plus petits que les individus de zone 3 (Fr sud) pour un âge donné. La différence de maillage utilisé pourrait donc expliquer l'écart de L_{max} entre ces deux zones.

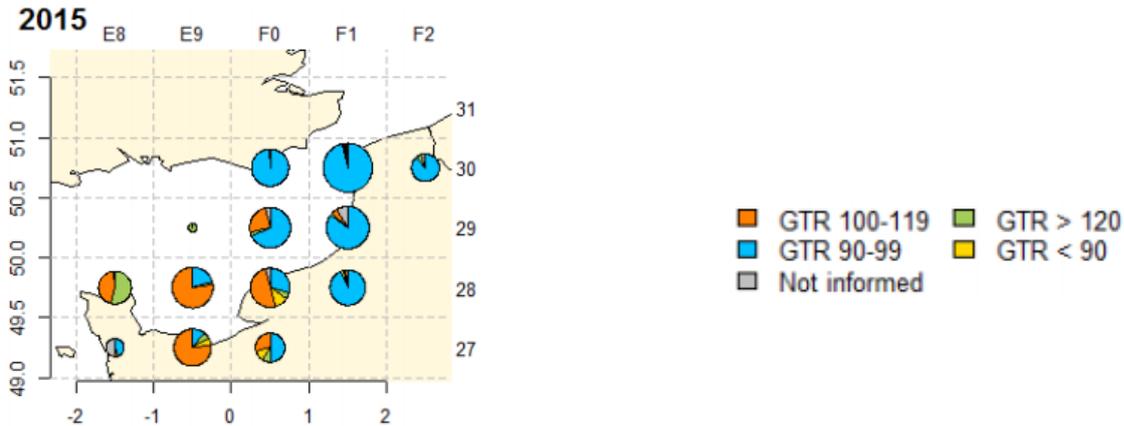


Figure 12 : Proportion des tailles de filets maillant utilisés dans les débarquements de soles en 2015 en mm (Du pontavice 2016)

Des études préexistantes ont montré un effet zone significatif sur la croissance au sein du stock de sole de Manche Est (Du Pontavice 2016, Randon *en révision*) qui contraste avec la présente étude. Ces études étaient basées sur des données de tailles-aux-âges à la capture et non sur des données de courbes de croissance individuelles. Les jeux de données utilisés contenaient majoritairement des individus jeunes, dont l'âge est compris entre 2 et 4 ans. Ainsi, les modèles de croissance de ces études sont certainement principalement ajustés aux jeunes âges majoritaires dont la croissance est fortement influencée par leur nourricerie d'origine où ils ont passé la majorité de leur vie. De ce fait, l'effet zone détecté pourrait être majoritairement celui de la nourricerie et non pas d'un même environnement expérimenté tout au long de la vie.

Limitations et pistes d'amélioration

Précision de la prédiction de la zone d'origine des individus

Les résultats obtenus dépendent en partie de la précision de la prédiction de la zone d'origine des individus sur la base de leur croissance juvénile rétro-calculée. En effet, le taux de succès de réassignation des individus juvéniles du jeu de données d'apprentissage est de 61.5% et il est légitime de se demander dans quelle mesure celui-ci est satisfaisant. A ma connaissance, aucune publication n'utilise la croissance juvénile, ou tout autre trait d'histoire de vie, pour réassigner les individus à un lieu d'origine. Cependant, il est possible de faire de la réassignation d'individus en utilisant d'autres types de marqueurs tels que la microchimie

des otolithes (Cuveliers *et al.* 2010), les marqueurs génétique (Bekkevold *et al.* 2015) ou encore la forme des otolithes (Longmore *et al.* 2016). Le taux de succès de reclassement obtenu dans cette étude apparaît relativement acceptable lorsqu'il est comparé avec celui d'autres études utilisant ces différentes méthodes (Tableau 9). Il est à noter que pour les matrices de connectivités, basées sur des effectifs et non des données individuelles, l'incertitude de prédiction a pu être corrigée.

Méthode	Microchimie	Génétique	Forme	Croissance
Echelle	Mer du nord	Sous-populations Mer du nord	Atlantique Nord Est	Est de la Manche (Micro-spatiale)
Espèces	<i>Solea solea</i>	<i>Clupea harengus</i> L.	<i>Coryphaenoides rupestris</i>	<i>Solea solea</i>
Nombre de groupes à discriminer	5	7	4	3
Succès	88%	84%	43.1%	61.5%

Tableau 9: Taux de succès de réassignation d'individus à leur unité démographique dans des études utilisant différentes méthodes. Il est à noter que ces études portent sur des espèces différentes à différentes échelles et sur un nombre de (sous-)populations variables de sorte que seul l'ordre de grandeur du taux de succès peut être comparé

Représentativité de la zone d'origine

Dans cette étude, la zone d'origine des individus de deux ans a été considérée comme identique à leur zone de capture. D'après Riou *et al.* (2001), les juvéniles passent deux ans dans les nourriceries côtières avant de migrer, une fois matures, vers les zones de reproduction. De plus, il existerait peu de dispersion entre nourriceries pendant ces deux ans (Rochette *et al.* 2012). D'après les ogives de maturité, plus de la moitié des individus sont matures à deux ans (53% en moyenne, Figure 10) avec l'essentiel de la maturation se faisant entre 1 et 3 ans. De plus, dans le modèle d'allocation d'énergie, l'âge à maturité est estimé à 1 an et 8 mois (Tableau 9). Ces résultats suggèrent qu'une fraction non négligeable des individus pourrait migrer hors de nourricerie (vers les zones de frayères) avant 2 ans. Pour contrôler que la migration des individus juvéniles utilisés pour le jeu de données d'apprentissage de la lda est faible, nous avons contrôlé leur position géographique par rapport à la zone côtière qui abrite les nourriceries (Figure 4). Nous avons considéré comme côtiers les individus entre 0 et 19 km de la côte, largeur maximale vers le large des nourriceries de la zone. Sur les individus géo-référencés de 2 ans (N=288), les individus hors zone côtière (à plus de 19 km de la côte) sont rares (N=8, soit 3% du jeu de données) et ceux hors nourricerie au sens strict sont minoritaires (N=91, soit 32% du jeu de données). Ainsi, bien que certains individus sont considérés comme matures biologiquement parlant, il est probable qu'ils n'aient pas encore migré vers les zones de reproduction, plus éloignées des

côtes (Rochette 2012), de sorte qu'il n'est pas absurde de considérer la zone de capture des juvéniles comme représentative de la zone d'origine. Cette absence de migration peut être due au fait que les individus devenant sexuellement matures entre 1 et 2 ans ne migrent vers les frayères pour leur première reproduction qu'au moment de la période de frai, soit à 2 ans révolus du fait de la phénologie de la reproduction.

Représentativité de l'échantillonnage des individus

La réassignation sur la base de la croissance juvénile pourrait également donner des résultats plus fiables en utilisant des données d'apprentissage provenant de captures sur nourricerie exclusivement. En effet, les nourriceries correspondent à des aires géographiques, essentiellement estuariennes (Riou *et al.* 2001), beaucoup plus précises que les 3 zones d'origine considérées de sorte que certaines zones comportent plusieurs nourriceries. Par exemple, la zone Fr sud (Figure 1) comporte la nourricerie de la baie de Veys à l'ouest et celle de la Seine à l'est. Un jeu de données d'apprentissage par nourricerie permettrait de réassigner à une nourricerie en particulier, et non à une zone, et ainsi d'éviter un effet de dilution potentiel du signal de croissance des nourriceries. Des données collectées sur plusieurs années permettraient de plus de réaliser un jeu d'apprentissage par cohorte pour supprimer la variabilité de croissance entre cohorte pour améliorer le taux de succès de réassignation. De la même manière, un échantillonnage des adultes sur chaque frayère en période de reproduction permettrait l'identification précise de l'origine des individus se côtoyant en période de reproduction et serait plus indicatif que les captures en toute saison. Enfin, un échantillonnage des adultes avec une faible sélectivité vis-à-vis de la taille et un effort homogène sur les différentes zones permettrait d'éviter les biais potentiels évoqués précédemment.

Conclusion

L'hypothèse d'un stock de sole de Manche Est composé de trois sous populations résulte d'évidences d'une phase larvaire (Rochette *et al.* 2013) et d'une phase juvénile (Le Pape et Cognez 2015) séparées entre ces zones. Des variations de tailles-aux-âges entre zone (Du Pontavice 2016, Randon *en révision*) suggéraient un isolement également des adultes. Cette étude suggère au contraire, que la variation de croissance entre zones serait liée à l'environnement juvénile ou de nourricerie uniquement. Cette hypothèse implique un mélange des individus au stade adulte, étayé par les matrices de connectivité estimé entre zones. L'ensemble des connaissances actuelles et nos résultats suggèrent plutôt que le cycle de vie ces trois sous-populations présumées seraient partiellement séparés avec des stades larvaires et juvéniles isolés mais un mélange des adultes sur frayère (Figure 13).

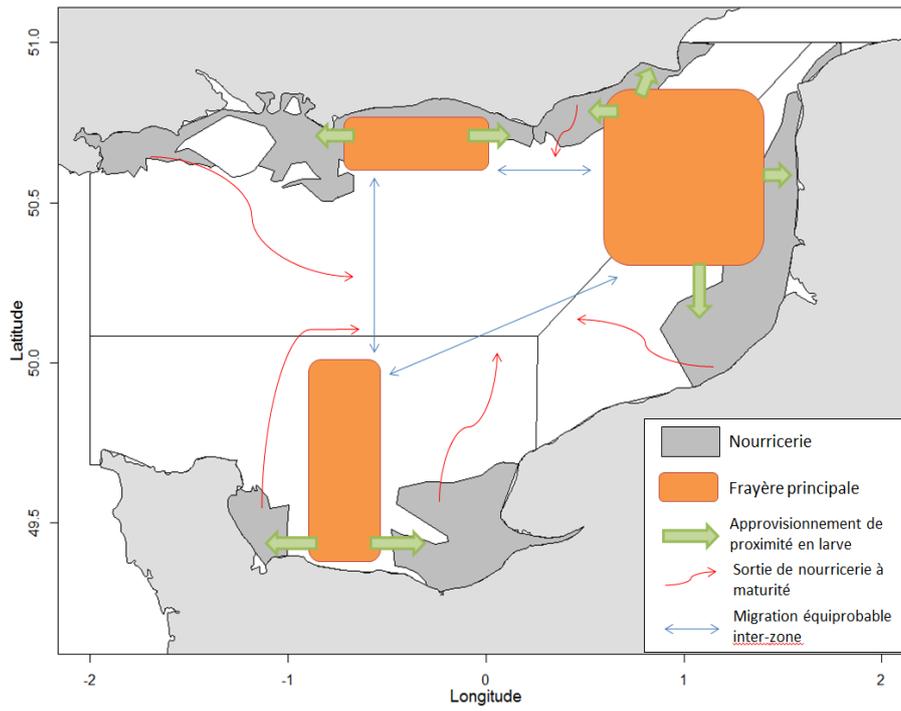


Figure 13 : Cycle de vie spatialisé de la sole en Manche Est

Références

- AKAIKE, H., 1974. A new look at the statistical model identification. In : *IEEE Transactions on Automatic Control*. décembre 1974. Vol. 19, n° 6, p. 716-723. DOI [10.1109/TAC.1974.1100705](https://doi.org/10.1109/TAC.1974.1100705).
- AMATO, A., KOOISTRA, W. H. C. F., LEVIALDI GHIRON, J. H., MANN, D. G., PRÖSCHOLD, T. et MONTRESOR, M., 2007. Reproductive Isolation among Sympatric Cryptic Species in Marine Diatoms. In : *Protist*. 18 avril 2007. Vol. 158, n° 2, p. 193-207. DOI [10.1016/j.protis.2006.10.001](https://doi.org/10.1016/j.protis.2006.10.001).
- ANON., 1973. MANUEL DE SCIENCE HALIEUTIQUE Deuxième partie - Méthodes de recherches sur les ressources et leur application. In : [en ligne]. [Consulté le 1 juin 2018]. Disponible à l'adresse : <http://www.fao.org/docrep/003/f0752f/F0752F09.HTM>.
- ARCHAMBAULT, B., LE PAPE, O., BAULIER, L., VERMARD, Y., VÉRON, M. et RIVOT, E., 2016. Adult-mediated connectivity affects inferences on population dynamics and stock assessment of nursery-dependent fish populations. In : *Fisheries Research*. 1 septembre 2016. Vol. 181, n° Supplement C, p. 198-213. DOI [10.1016/j.fishres.2016.03.023](https://doi.org/10.1016/j.fishres.2016.03.023).
- BEKKEVOLD, D., HELYAR, S. J., LIMBORG, M. T., NIELSEN, EE., HEMMER-HANSEN, J., CLAUSEN, L. A. W. et CARVALHO, G R., 2015. Gene-associated markers can assign origin in a weakly structured fish, Atlantic herring. In : *ICES Journal of Marine Science*. 1 août 2015. Vol. 72, n° 6, p. 1790-1801. DOI [10.1093/icesjms/fsu247](https://doi.org/10.1093/icesjms/fsu247).
- BURT, G. J. et MILLNER, R. S., 2008. Movements of sole in the southern North Sea and eastern English Channel from tagging studies (1955–2004). Science Series Technical, Report, 144.
- CAMPANA, S. E., 1990. How Reliable are Growth Back-Calculations Based on Otoliths? In : *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 1 novembre 1990. Vol. 47, n° 11, p. 2219-2227. DOI [10.1139/f90-246](https://doi.org/10.1139/f90-246).
- CARPENTIER, A., MARTIN, C.S., VAZ, S., 2009. Channel Habitat Atlas for marine Resource Management, final report / Atlas des Habitats des Ressources Marines de la Manche Orientale CHARM II. Habitat 626p.
- CIEM. 2017. Report of the Working Group on the Assessment of Demersal Stocks in the North Sea and Skagerrak. ICES HQ. ICES CM 2017/ACOM:21.
- CUVELIERS, E. L., GEFFEN, A. J., GUELINCKX, J., RAEYMAEKERS, J. A. M., SKADAL, J., VOLCKAERT, F. A. M. et MAES, G. E., 2010. Microchemical variation in juvenile *Solea solea* otoliths as a powerful tool for studying connectivity in the North Sea. In : *Marine Ecology Progress Series*. 2010. Vol. 401, p. 211-220.
- DU PONTAVICE, Hubert, 2016. *Spatio-temporal dynamics of the exploitation of common sole, Solea solea, in the Eastern English Channel*. Mémoire d'Ingénieur de l'Institut Supérieur des Sciences Agronomiques, Agroalimentaires, Horticoles et du Paysage : Option Halieutique - option REA (Ressources et Ecosystèmes aquatiques). Rennes : Agrocampus Ouest. 2016. 65 p. [Consulté le 4 mars 2018]

- ESCOT, C. et GRANADO-LORENCIO, C., 1999. Comparison of four methods of back-calculating growth using otoliths of a European barbel, *Barbus sclateri* (Günther) (Pisces : Cyprinidae). In : *Marine and Freshwater Research*. 1999. Vol. 50, n° 1, p. 83-88. DOI [10.1071/mf97260](https://doi.org/10.1071/mf97260).
- FONDS, M., CRONIE, R., VETHAAK, A. D. et VAN DER PUYL, P., 1992. Metabolism, food consumption and growth of plaice (*Pleuronectes platessa*) and flounder (*Platichthys flesus*) in relation to fish size and temperature. In : *Netherlands Journal of Sea Research*. 1 juin 1992. Vol. 29, n° 1, p. 127-143. DOI [10.1016/0077-7579\(92\)90014-6](https://doi.org/10.1016/0077-7579(92)90014-6).
- FRANCIS, R. I. C. C., 1990. Back-calculation of fish length: a critical review. In : *Journal of Fish Biology*. 1 juin 1990. Vol. 36, n° 6, p. 883-902. DOI [10.1111/j.1095-8649.1990.tb05636.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1990.tb05636.x).
- FRASER, C., 1916. Growth of the spring salmon. *Trans Pacif Fish Soc* 1915:29-39.
- FRY, F. E. J., 1943. A method for the calculation of the growth of fishes from scale measurements. *Publ Ont Fish Res Lab* 61:5-18.
- GAMBOA, D.A. 1998. Otolith Size versus Weight and Body-Length Relationships for Eleven Fish Species of Baja California, Mexico. *Fishery Bulletin, U.S.* 89:701-706
- GENNER, M. J., NICHOLS, P., CARVALHO, G. R., ROBINSON, R. L., SHAW, P. W. et TURNER, G. F., 2007. Reproductive isolation among deep-water cichlid fishes of Lake Malawi differing in monochromatic male breeding dress. In : *Molecular Ecology*. Vol. 16, n° 3, p. 651-662. DOI [10.1111/j.1365-294X.2006.03173.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.03173.x).
- GREEN, Bridget S., MAPSTONE, Bruce D., CARLOS, Gary et BEGG, Gavin A., 2009. *Tropical Fish Otoliths: Assessment, Management, and Ecology*. ISBN 978-1-4020-3582-1.
- GRIOCHE, A. et KOUBBI, P., 1997. A preliminary study of the influence of a coastal frontal structure on ichthyoplankton assemblages in the English Channel. In : *ICES Journal of Marine Science*. 1 février 1997. Vol. 54, n° 1, p. 93-104. DOI [10.1006/jmsc.1996.0162](https://doi.org/10.1006/jmsc.1996.0162).
- GRIOCHE, A., KOUBBI, P. et HARLAY, X., 1999. Spatial Patterns of Ichthyoplankton Assemblages Along the Eastern English Channel French Coast during Spring 1995. In : *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 1 juillet 1999. Vol. 49, n° 1, p. 141-152. DOI [10.1006/ecss.1999.0483](https://doi.org/10.1006/ecss.1999.0483).
- GRIOCHE, A., KOUBBI, P., HARLAY, X. et SAUTOUR, B., 2001. Sole larval distribution (*Solea solea*) in the eastern English Channel and Southern Bight of the North Sea. In : *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. août 2001. Vol. 81, n° 4, p. 673-678. DOI [10.1017/S0025315401004350](https://doi.org/10.1017/S0025315401004350).
- IFREMER, 2016. Contexte de l'exploitation de la sole de Manche Est au moment du montage du projet (début 2015). In : *Sole de Manche Est* [en ligne]. 2016. [Consulté le 30 mai 2018]. Disponible à l'adresse : <https://wwz.ifremer.fr/smac/Le-Projet-Smac/contexte-2015>.
- KLUMB, R. A., BOZEK, M. A. et FRIE, Richard V., 2001. Validation of three back-calculation models by using multiple oxytetracycline marks formed in the otoliths and scales of bluegill × green sunfish hybrids. In : *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 1 février 2001. Vol. 58, n° 2, p. 352-364. DOI [10.1139/f00-256](https://doi.org/10.1139/f00-256).

KUPARINEN, A., RONEY, N. E., OOMEN, R. A., HUTCHINGS, J. A. et OLSEN, E. M., 2016. Small-scale life history variability suggests potential for spatial mismatches in Atlantic cod management units. In : *ICES Journal of Marine Science*. 1 février 2016. Vol. 73, n° 2, p. 286-292. DOI [10.1093/icesjms/fsv181](https://doi.org/10.1093/icesjms/fsv181).

LE PAPE, O. et COGNEZ, N., 2016. The range of juvenile movements of estuarine and coastal nursery dependent flatfishes: estimation from a meta-analytical approach. In : *Journal of Sea Research*. 1 janvier 2016. Vol. 107, p. 43-55. DOI [10.1016/j.seares.2015.06.001](https://doi.org/10.1016/j.seares.2015.06.001).

LEA, E., 1910. On the method used in the herring investigations. In : *Publ Circ Cons Perm Int Explor Mer* 53:7-25.

LEE, RM, 1920. A review of the methods of age and growth determination in fishes by means of scales. In : *Fish Invest Lond Ser* 24(2):1-32.

LESTER, N. P., SHUTER, B. J. et ABRAMS, P. A., 2004. Interpreting the von Bertalanffy model of somatic growth in fishes: the cost of reproduction. In : *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. 7 août 2004. Vol. 271, n° 1548, p. 1625-1631. DOI [10.1098/rspb.2004.2778](https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2778).

LINDSTROM, M. J. et BATES, D. M., 1990. Nonlinear Mixed Effects Models for Repeated Measures Data. In : *Biometrics*. 1990. Vol. 46, n° 3, p. 673-687. DOI [10.2307/2532087](https://doi.org/10.2307/2532087).

LONGMORE, Craig, FOGARTY, Kate, NEAT, Francis, BROPHY, Deirdre, TRUEMAN, Clive, MILTON, Andrew et MARIANI, Stefano, 2010. A comparison of otolith microchemistry and otolith shape analysis for the study of spatial variation in a deep-sea teleost. In : *Environmental Biology of Fishes*. 1 novembre 2010. Vol. 89, n° 3-4, p. 591-605. DOI [10.1007/s10641-010-9674-1](https://doi.org/10.1007/s10641-010-9674-1).

MAHE, K, OUDARD, C., MILLE, T., KEATING, J., GONÇALVES, P., CLAUSEN, L. W., PETURSDOTTIR, G., RASMUSSEN, H., MELAND, E., MULLINS, E., PINNEGAR, J. K., HOINES, Å. et TRENKEL, V. M., 2016. Identifying blue whiting (*Micromesistius poutassou*) stock structure in the Northeast Atlantic by otolith shape analysis. In : *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 29 février 2016. Vol. 73, n° 9, p. 1363-1371. DOI [10.1139/cjfas-2015-0332](https://doi.org/10.1139/cjfas-2015-0332).

MCCLARY, D. et BARKER, M., 1998. Reproductive Isolation? Interannual Variability in the Timing of Reproduction in Sympatric Sea Urchins, Genus *Pseudechinus*. In : *Invertebrate Biology*. 1998. Vol. 117, n° 1, p. 75-93. DOI [10.2307/3226854](https://doi.org/10.2307/3226854).

MILLNER, R. S. et WHITING, C. L., 1996. Long-term changes in growth and population abundance of sole in the North Sea from 1940 to the present. In : *ICES Journal of Marine Science*. 1 décembre 1996. Vol. 53, n° 6, p. 1185-1195. DOI [10.1006/jmsc.1996.0143](https://doi.org/10.1006/jmsc.1996.0143).

MOLLET, Fabian M., ERNANDE, Bruno, BRUNEL, Thomas et RIJNSDORP, Adriaan D., 2010. Multiple growth-correlated life history traits estimated simultaneously in individuals. *Oikos* 119, 10–26 DOI [10.1111/j.1600-0706.2009.17746.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17746.x)

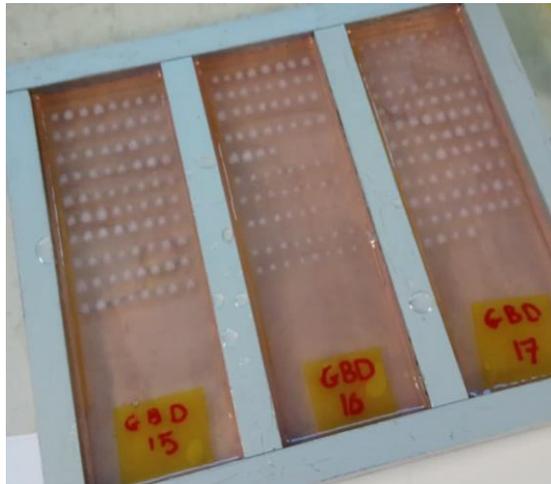
MOLLET, F. M., ENGELHARD, G. H., VAINIKKA, A., LAUGEN, A. T., RIJNSDORP, A. D. et ERNANDE, B., 2013. Spatial variation in growth, maturation schedules and reproductive investment of female sole *Solea solea* in the Northeast Atlantic. In : *Journal of Sea Research*. 1 novembre 2013. Vol. 84, p. 109-121. DOI [10.1016/j.seares.2012.12.005](https://doi.org/10.1016/j.seares.2012.12.005).

- MORRONGIELLO, J. R. et THRESHER, R. E., 2015. A statistical framework to explore ontogenetic growth variation among individuals and populations: a marine fish example. In : *Ecological Monographs*. février 2015. Vol. 85, n° 1, p. 93-115. DOI [10.1890/13-2355.1](https://doi.org/10.1890/13-2355.1).
- MUGIYA, Y. et UCHIMURA, T., 1989. Otolith resorption induced by anaerobic stress in the goldfish, *Carassius auratus*. In : *Journal of Fish Biology*. Vol. 35, n° 6, p. 813-818. DOI [10.1111/j.1095-8649.1989.tb03032.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1989.tb03032.x).
- OLSEN, E. M., KNUTSEN, H., GJØSÆTER, J., JORDE, P. E., KNUTSEN, J. A. et STENSETH, N. C., 2008. Small-scale biocomplexity in coastal Atlantic cod supporting a Darwinian perspective on fisheries management. In : *Evolutionary Applications*. août 2008. Vol. 1, n° 3, p. 524-533. DOI [10.1111/j.1752-4571.2008.00024.x](https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2008.00024.x).
- OOMEN, R. A. et HUTCHINGS, J. A., 2015. Variation in spawning time promotes genetic variability in population responses to environmental change in a marine fish. In : *Conservation Physiology*. Vol. 3, n° 1. [Consulté le 25 mai 2018]. DOI [10.1093/conphys/cov027](https://doi.org/10.1093/conphys/cov027).
- PANFILI, J., DE PONTUAL, H., TROADEC, H. et WRIGHT, P. J., 2002. *Manuel de sclérochronologie des poissons*. ISBN 2-7099-1486-7.
- PINHEIRO, J. et BATES, D., 2004. Mixed-effects models in S and S-PLUS. Statistics and Computing. Springer, New York, USA . (528 p).
- R CORE TEAM, 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>. In : [en ligne]. 2016. [Consulté le 30 mai 2018]. Disponible à l'adresse : <https://www.r-project.org/>.
- RANDON, M., REVEILLAC, E., RIVOT, E., DU PONTAVICE, H., LE PAPE, O., 2018. Could we consider a single stock when spatial sub-units present lasting patterns in growth and asynchrony in cohort abundances? A flatfish case study. Soumis le 6 avril 2018.
- RICKER, W.E., 1968. Methods for assessment of fish production in fresh waters. In : IBP Handbook No. 3. F. A. Davis, Philadelphia, Pennsylvania. Limnology and Oceanography - Wiley Online Library. 328 p.
- RICKER, W. E., 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. In : *Bull. Fish. Res. Board Can.* 1975. Vol. 191, p. 382.
- RIOU, P., LE PAPE, O. et ROGERS, S. I., 2001. Relative contributions of different sole and plaice nurseries to the adult population in the Eastern Channel: application of a combined method using generalized linear models and a geographic information system. In : *Aquatic Living Resources*. 1 mars 2001. Vol. 14, n° 2, p. 125-135. DOI [10.1016/S0990-7440\(01\)01110-X](https://doi.org/10.1016/S0990-7440(01)01110-X).
- ROCHETTE S., HURET M., RIVOT E. et LE PAPE O., 2012. Coupling hydrodynamic and individual-based models to simulate long-term larval supply to coastal nursery areas. In : *Fisheries Oceanography*. 8 avril 2012. Vol. 21, n° 4, p. 229-242. DOI [10.1111/j.1365-2419.2012.00621.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2419.2012.00621.x).

- ROCHETTE, S., LE PAPE, O., VIGNEAU, J. et RIVOT, E., 2013. A hierarchical Bayesian model for embedding larval drift and habitat models in integrated life cycles for exploited fish. In : *Ecological Applications*. Vol. 23, n° 7, p. 1659-1676. DOI [10.1890/12-0336.1](https://doi.org/10.1890/12-0336.1).
- ROWE, S., HUTCHINGS, J. A. et SKJÆRAASEN, J. E., 2007. Nonrandom mating in a broadcast spawner: mate size influences reproductive success in Atlantic cod (*Gadus morhua*). In : *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 1 février 2007. Vol. 64, n° 2, p. 219-226. DOI [10.1139/f06-182](https://doi.org/10.1139/f06-182).
- SIROIS, P., LECOMTE, F. et DODSON, J. J., 1998. An otolith-based back-calculation method to account for time-varying growth rate in rainbow smelt (*Osmerus mordax*) larvae. In : *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 1 décembre 1998. Vol. 55, n° 12, p. 2662-2671. DOI [10.1139/f98-170](https://doi.org/10.1139/f98-170).
- STEARNS, S. C., 1992. *The Evolution of Life Histories*. OUP Oxford. ISBN 978-0-19-857741-6.
- VÄHÄ, J.-P., ERKINARO, J., NIEMELÄ, E. et PRIMMER, C. R., 2007. Life-history and habitat features influence the within-river genetic structure of Atlantic salmon. In : *Molecular Ecology*. 1 juillet 2007. Vol. 16, n° 13, p. 2638-2654. DOI [10.1111/j.1365-294X.2007.03329.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03329.x).
- VIGLIOLA, L., HARMELIN-VIVIEN, M. et MEEKAN, M. G., 2000. Comparison of techniques of back-calculation of growth and settlement marks from the otoliths of three species of *Diplodus* from the Mediterranean Sea. In : *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 1 juin 2000. Vol. 57, n° 6, p. 1291-1299. DOI [10.1139/f00-055](https://doi.org/10.1139/f00-055).
- VINES, T. H. et SCHLUTER, D., 2006. Strong assortative mating between allopatric sticklebacks as a by-product of adaptation to different environments. In : *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. 22 avril 2006. Vol. 273, n° 1589, p. 911-916. DOI [10.1098/rspb.2005.3387](https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3387).
- VON BERTALANFFY, L., 1938. A quantitative theory of organic growth (inquiries on growth laws II). In : *Human Biology*. 1938. Vol. 10, n° 2, p. 181-213.
- WEST, G.H, BROWN, J.H. et ENQUIST, B.J, 2001. A general model for ontogenetic growth. *Nature* DOI 413, 628–631.
- WILSON, J. A., VIGLIOLA, L. et MEEKAN, M. G., 2008. The back-calculation of size and growth from otoliths: Validation and comparison of models at an individual level. In : *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 2008. Vol. 368, n° 1, p. 9-21. DOI [10.1016/j.jembe.2008.09.005](https://doi.org/10.1016/j.jembe.2008.09.005).

Annexes

Annexe i



a.



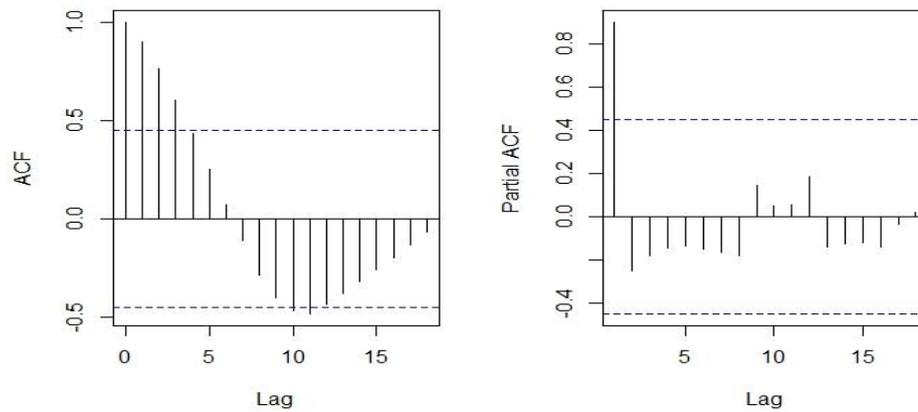
b.



c.

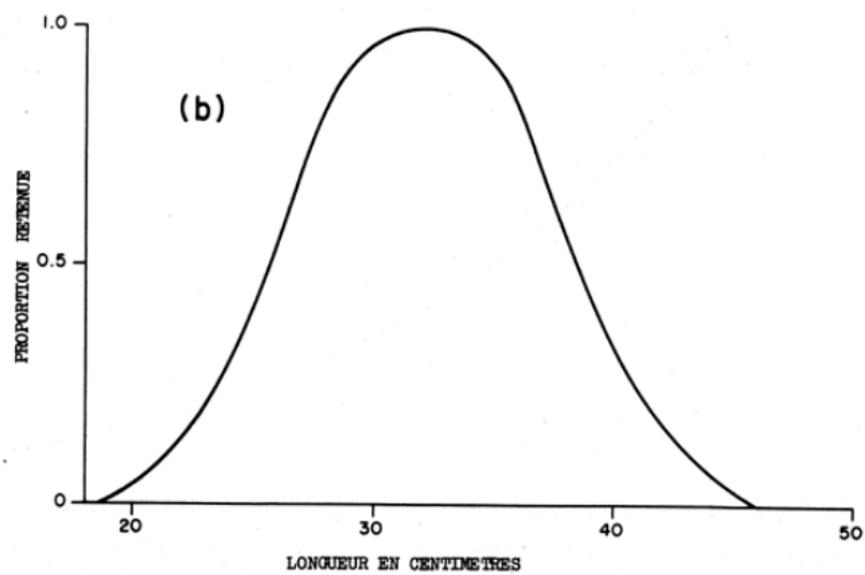
Annexe i : Etape de la préparation des otolithes avant la coupe : Otolithes de soles mis en bloc de résine (a), étape de découpe du bloc (b) lames obtenues après coupe (c)

Annexe ii



Annexe ii : Autocorrélogramme et autocorrélogramme partiel des tailles moyennes de l'ensemble des individus du jeu de données. Les données utilisées sont par nature corrélées longitudinalement. L'autocorrélogramme nous montre qu'une mesure de taille à un âge i est corrélée avec la même mesure jusqu'à l'âge $i+4$. Ainsi, les données de tailles d'un même individu sont corrélées entre elles : il faut utiliser des modèles d'analyses qui prennent en compte la structure individuelle des données : les modèles non linéaires à effet mixte avec effet individus aléatoire

Annexe iii



Annexe iii : Exemple de forme de la courbe de sélection de filet maillant (Anon. 1973)

	Diplôme : Ingénieur Agronome Spécialité : Modélisation en Ecologie (MODE) Spécialisation / option : - Enseignant référent : Frédéric Hamelin
Auteur(s) : Alaia Morell Date de naissance : 29/12/1995	Organisme d'accueil : Ifremer – Centre Manche Mer du Nord Adresse : 150 Quai Gambetta, 62200 Boulogne-sur-Mer
Nb pages : 43 Annexe(s) : 3	Maître de stage : Bruno Ernande, Kélig Mahé, Marine Randon
Année de soutenance : 2018	
Titre français : Structuration spatiale des traits d'histoire de vie de la sole commune (<i>Solea solea</i>) en Manche Est Titre anglais : Spatial structuration of life history traits of common sole (<i>Solea solea</i>) in the Eastern English Channel	
Résumé : Comprendre la connectivité entre sous-unités démographiques d'un stock halieutique permet d'adapter les mesures de gestions à leur dynamique. Des méthodes indirectes, dont l'utilisation des traits d'histoire de vie comme marqueurs naturels de l'origine des individus ou l'étude de leur variation à micro-échelle spatiale peuvent permettre de décrire et quantifier la connectivité entre sous-unités. Le stock de sole commune (<i>Solea solea</i>) de Manche Est est évalué comme surexploité mais ce diagnostic néglige l'hypothèse de sa structuration en 3 sous-unités. Des courbes de croissance somatique individuelles ont été rétro-calculées à partir des incréments annuels de croissance des otolithes d'individus échantillonnés dans les trois zones de Manche-Est supposé héberger ces sous-unités. Le profil de croissance juvénile de chaque zone a permis la réassignation des individus adultes à une zone d'origine sur la base de leur croissance juvénile rétro-calculée avec un succès de 62%. Les matrices de connectivités calculées montrent une indépendance de la distribution des adultes dans les 3 zones par rapport à leur zone d'origine. Les profils de croissance somatique décrits par modèles de Von Bertalanffy varient peu entre zones au stade adulte et dépendent beaucoup plus de la zone d'origine des juvéniles. La dynamique de maturation sexuelle ne diffère également pas entre zones. Globalement, nos analyses ne détectent pas de signal de structuration du stock en sous-unités reproductivement isolées et suggère uniquement une séparation spatiale des larves et juvéniles.	
Abstract: To understand connectivity between demographic subunits of a fishing stock allow to adapt management measures to the stock dynamic. Indirect methods, whose the use of life story traits as natural makers of individual origin or the study of their variations at small scale can allow to describe and quantify subunit connectivity. East English Channel (EEC) common sole (<i>Solea solea</i>) stock is considered as overexploited but this consideration ignores the three subunits structuration hypothesis. Individual somatic growth curves were back calculated with annual otolith increments of individuals caught in the three areas in the EEC supposed to be three subunits. Juvenile growth profile in each are allowed to assign an origin area to adult individuals based on their juvenile growth with a 62% success rate. Calculated connectivity matrixes indicate an independency of adults distribution in the three subareas relative to their origin area. Somatic growth profiles, which are described by Von Bertalanffy models slightly vary between areas at adult stage and is strongly dependent from juvenile origin areas. Overall, our analyses do not detect signal of stock structuration in subunits reproductively isolated and only suggest a larvae and juvenile spatial separation.	
Mots-clés : <i>Solea solea</i> , Connectivité, Modèles de Von Bertalanffy, Profil de croissance, Maturation, Allocation d'énergie Key Words: <i>Solea solea</i> , Connectivity, Von Bertalanffy models, Growth profile, Maturation, Energy allocation	