Effet du changement climatique sur la condition corporelle et le sex-ratio des populations de poissons méditerranéennes

Meriem Cyria Bensebaini

▶ **To cite this version:**

Meriem Cyria Bensebaini. Effet du changement climatique sur la condition corporelle et le sex-ratio des populations de poissons méditerranéennes. Sciences du Vivant [q-bio]. 2019. dumas-02361713

HAL Id: dumas-02361713

https://dumas.ccsd.cnrs.fr/dumas-02361713

Submitted on 13 Nov 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**

Année universitaire : ….2018/2019…… Spécialité : Sciences halieutiques et aquacoles…… Spécialisation (et option éventuelle) : REA……	**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)

Effet du changement climatique sur la condition corporelle et le sex-ratio des populations de poissons méditerranéennes

Par : Cyria Meriem BENSEBAINI

Soutenu à Rennes le 11/09/2019

Devant le jury composé de :

Président : Elodie REVEILLAC
Maître de stage : Grégoire CERTAIN
Maitre de stage : Benjamin GEFFROY
Enseignant référent : Elodie REVEILLAC
Examinateur : Dominique OMBREDANE
Examinateur : Emilien LASNE

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

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

	Diplôme : Master 2 Sciences de la mer **Spécialité :** SML-Biologie **Spécialisation / option :** Sciences Halieutiques et Aquacoles **Enseignant référent :** Elodie REVEILLAC
Auteur(s) : Meriem Cyria BENSEBAINI **Date de naissance** :18-12-1992	**Organisme d'accueil :** Ifremer Sète **Adresse :** 87 Avenue Jean Monnet, 34200 Sète. **Maître de stage :** Grégoire CERTAIN et Benjamin GEFFROY
Nb pages : 35 **Annexe(s)** : VI **Année de soutenance :** 2019	

Titre français : **Effet du changement climatique sur la condition corporelle et le sex-ratio des populations de poissons méditerranéennes.**

Titre anglais : **Effect of climate change on body condition and sex ratio of Mediterranean fish populations.**

Résumé (1600 caractères maximum) :

Au sein de la Méditerranée, le golfe du Lion (GOL) fait partie des zones les plus touchées par le réchauffement climatique. Ce bouleversement environnemental peut avoir des effets sur la condition corporelle et le sex-ratio des populations de poissons méditerranéennes. Dans le but de vérifier cette hypothèse, des séries temporelles de condition corporelle, de sex-ratio, d'abondance, et de variables environnementales (SST, WeMOI) sont extraites à partir de la base de données MEDITS et analysées une à une. Puis, en vue de chercher des tendances communes entre les espèces, une Analyse Factorielle Dynamique (DFA) à été appliquée à ces séries chronologiques. Pour tester si les variations de sex-ratio ou de condition corporelle pouvait avoir des répercutions sur la dynamique d'abondance, le comportement de certaines séries a été modélisé au sein d'un modèle autoregréssif multivarié de premier ordre MAR(1) en prenant le merlu *Merluccius merluccius* pour exemple. La DFA des séries de sex-ratio révèle une absence de tendance au court du temps. Les résultats du modèle eux montrent que le sex-ratio n'est pas impacté par les changements de température, et n'a pas d'influence sur la dynamique de population de merlu. Concernant la condition corporelle, la DFA fait ressortir deux tendances principales : Un groupe de poissons dont la condition corporelle baisse au court du temps, et un groupe dont celle-ci augmente au court du temps. Le MAR(1) proposé indique que la condition corporelle du merlu n'a pas d'impact sur la dynamique de la population de celui-ci, et qu'elle n'est pas non plus influencée par les conditions environnementales. Cependant, la dynamique interne de la population de merlu reste fortement liée aux conditions du milieu (SST, WeMOI). Ce travail de modélisation, aujourd'hui cantonné à une espèce, doit maintenant être étendu à plusieurs espèces dans le contexte de l'approche écosystémique des pêches.

Abstract (1600 caractères maximum) :

Within the Mediterranean sea, the Gulf of Lion (GOL) is one of the most affected areas by global warming. This environmental upheaval can have effects on body condition and sex ratio of Mediterranean fish populations. To test this hypothesis, time series of body condition, sex ratio, abundance, and environmental variables (SST, WeMOI) are extracted from the MEDITS database and analyzed one by one. Then, a Dynamic Factor Analysis (DFA) was applied to these time series in order to look for common trends between species. Afterwards, the behavior of some series was modeled,to test whether or not the sex ratio of body condition could impact the stock dynamics. To this end, we fitted a Multivariate Autoregressive Model of first order to the time series of abundance, body condition and sex ratio of European hake *Merluccius merluccius,* together with environmental covariates. This is to describe how the different variables influence the population dynamics of hake (GOL, GSA7), and to understand the links between these dynamics and environmental covariates in a context of global changes. The DFA sex-ratio series reveals a lack of trend over time. The results of the model show that the sex ratio is not affected by temperature variations, and has no influence on the population dynamics of hake. Regarding body condition, the DFA highlights two main trends: A group of fish whose body condition decreases over time, and another one with an increasing body condition over time. The proposed MAR(1) indicates that the body condition of hake has no impact on the population dynamics and is not influenced by environmental conditions. However, the internal dynamics of the hake population remain strongly related to environmental conditions (SST, WeMOI). This study should now be extended to several species, to provide further insights on the stocks dynamics in the context of the ecosystem approach to fisheries management.

Mots-clés : Indice de condition, sex-ratio, golfe du Lion, GOL, séries temporelles, modèle autorégressif multivarié, MAR.

Key Words: Condition index, sex ratio, golf of Lion, GOL, time series, multivariate autoregressive model, MAR.

* *Elément qui permet d'enregistrer les notices auteurs dans le catalogue des bibliothèques universitaires*

Remerciements

Je tiens à exprimer par ces quelques lignes ma gratitude envers tous ceux qui par leur présence, leur soutien et leur disponibilité, m'ont aidé à accomplir ce travail

J'adresse mes respectueux remerciements aux membres du jury qui nous font l'honneur de participer à l'évaluation de ce travail.

J'exprime ma profonde reconnaissance et mes sincères remerciements et gratitude à mes encadrants ***G. Certain*** *et* ***B. Geffroy,*** *chercheurs à l'IFREMER, pour leur patience, leur disponibilité, et leurs précieux conseils.*

Je remercie également ***Norbert Billet*** *pour ses conseils, sa bonne humeur, et son aide précieuse sur R.*

Un grand Mercie à ***Angélique Jadaud****, pour toutes les réponses à mes questions, et pour sa bienveillance.*

.

Merci à tous les membres du ***laboratoire de biologie halieutique****, pour leur accueil, leur gentillesse. Votre rencontre à tous n'a fait que renforcer ma passion pour les petits poissons.*

Sommaire

REMERCIEMENTS ..... **III**
SOMMAIRE ..... **IV**
LISTE DES TABLEAUX ..... **V**
LISTE DES FIGURES ..... **VI**
INTRODUCTION **1**
1 MATERIELS ET METHODES **4**
1.1 Base de données MEDITS **4**
1.2 Extraction des séries temporelles **6**
1.2.1 Sex-ratio 6
1.2.2 Condition corporelle 7
1.2.3 Abondances 8
1.2.4 L'Indice d'Oscillation Méditerranéenne Occidentale « WeMOI » 8
1.2.5 Température de surface 8
1.3 Analyses descriptives **9**
1.3.1 Définition d'une série temporelle 9
1.3.2 Description d'une série temporelle 9
1.4 Modèles autorégressifs multivariés (MAR) **10**
1.4.1 Analyse factorielle dynamique de séries temporelles 10
1.4.2 Description d'une dynamique inconnue par un MAR(1) 12
2 RESULTATS **14**
2.1 Sex-ratio **14**
2.1.1 Analyses descriptives 14
2.1.2 Analyse factorielle dynamique (DFA) 14
2.2 Condition corporelle **15**
2.2.1 Analyses descriptives 15
2.2.2 Analyse factorielle dynamique (DFA) 16
2.3 Modèle autoregressif multivarié d'ordre 1 MAR(1) pour le merlu **19**
2.3.1 Projections 21
3 DISCUSSION **23**
CONCLUSION **27**
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES **29**
ANNEXES ..... **I**
Annexe I ..... **I**
Annexe II ..... **II**
Annexe III ..... **III**
Annexe IV ..... **IV**
Annexe V ..... **V**
Annexe VI ..... **VI**

Liste des tableaux

Tableau 1-1. *Liste d'espèces utilisées pour l'étude des séries temporelles de la condition corporelle et du sex-ratio* 5

Tableau 1-2. *Différentes structures de la matrice **R** pour la sélection de modèle DFA.* 12

Tableau 2-1. *Analyses descriptives des séries temporelles de l'écart au sex-ratio moyen.* 14

Tableau 2-2. L*es modèles factoriels dynamiques appliqués aux trois séries temporelles de l'écart au sex-ratio moyen.* 14

Tableau 2-3. *Les facteurs de corrélation participants à la formation de la tendance estimée par le modèle.* 15

Tableau 2-4. *Analyses descriptives des séries temporelles de condition corporelle.* 15

Tableau 2-5. *Les modèles factoriels* 16

Tableau 2-6. *Les facteurs de corrélation participants à la formation des tendances estimées par le modèle.* 16

Tableau 2-7. *Sélection de modèles autoregressifs multivariés d'ordre 1 MAR(1) pour le merlu M. merluccius du golfe du Lion.* 19

Tableau 2-8. *Matrice B et C du modèle N°4.* 20

Liste des figures

Figure 2-1. *Les tendances communes sous-jacentes de la condition corporelle et les facteurs de corrélation participants à leur formation (issu du modèle à deux tendance avec une matrice R « equalvarcov »).* 17

Figure 2-2. *Les courbes de condition corporelle (trait plein noir), les deux tendances sous-jacentes communes (tendance 1 en bleu, tendance 2 en rouge).* 18

Figure 2-3. *Le diagramme de Venn représentant les groupements des facteurs de corrélation.* 19

Figure 2-4. *Analyse visuelle des auto-corrélogrammes des résidus, des résidus en fonction du temps, des résidus log des abondances en fonction des résidus de l'indice résiduel, et des résidus (axe des y) en fonction de log des abondances et de l'indice résiduel pour le modèle retenu dans cette étude.* 20

Figure 2-5. *Schéma du modèle MAR(1) expliquant la dynamique de la population de merlu M. merluccius du golfe du Lion.* 21

Figure 2-6. *Prédictions des log des abondances du stock de merlu* ***(a, b, c ,d)*** *et des recrues* ***(e, f, g, h)*** *dans le cas de hausse de la température d'hiver et d'été de 2°C, et dans le cas de : l'augmentation du WeMOI hivernal et estival (****a, e****) ; l'augmentation du WeMOI hivernal et de la baisse du WeMOI estival (****b, f****) ; la diminution de du WeMOI hivernal et l'augmentation du WeMOI estival (****c, g****) ;la diminution du WeMOI hivernal et estival (****d, h****).* 22

Figure 3-1. *Comparaison entre la condition corporelle de la tendance 2 (en haut) sortie de la DFA et celle de la sardine (Sardina pilchardus) provenant de l'étude de Saraux et al. (2019).* 24

Figures Annexes

Figure- I . *Indice de condition en fonction du temps, les différentes couleurs représentent les différentes espèces étudiées.* II

Figure- II. *Indice de condition en fonction du temps après réduction d'échelle (-1 et 1), les différentes couleurs présentent les différentes espèces.* II

Figure- III. *Abondance des recrues de merlus Merluccius merluccius en fonction du temps.* III

Figure- IV. *Abondance des grands merlus Merluccius merluccius en fonction du temps.* III

Figure- V. *Série temporelle de l'indice WeMOI estival.* IV

Figure- VI. *Série temporelle de l'indice WeMOI hivernal.* IV

Figure- VII. *Série temporelle des anomalies de température de surface (SST).* V

Figure- VIII. *Séries temporelle de l'écart aux sex-ratio moyen pour les trois espèces étudiées.* VI

Introduction

De nos jours, le réchauffement des océans et des mers est devenu une réalité. Certains modèles prédisent une augmentation de température de 2 à 4,9 °C (Raftery *et al*., 2017). Ce réchauffement sera d'autant plus important dans les mers (plus ou moins fermées), et les eaux côtières (IPCC *et al*., 2014). La mer Méditerranée a été identifiée comme l'une des mers les plus sensibles aux changements climatiques (Giorgi, 2006). Darmaraki *et al.* (2019), prévoit qu'en 2100, il y aura au moins une vague de chaleur marine par année en Méditerranée, et dont l'intensité sera quatre fois supérieure aux événements actuels. L'augmentation de la température de l'eau vient s'additionner aux différentes perturbations anthropiques (Thiébault *et al*., 2016). Cela est particulièrement vrai pour le bassin méditerranéen où une multitude d'activités anthropiques interagissent en même temps (Coll *et al.,* 2010; Micheli *et al*., 2013). Parmi ces activités, la pêche a un impact significatif et non négligeable sur les écosystèmes marins. En 2016, 90 % des stocks évalués étaient surexploités (Carvalho *et al*., 2016).

Au sein de la Méditerranée, le golfe du Lion a toujours était considéré comme l'une des zones les plus froides (Sicre *et al*., 2016). C'est aussi un « réfugium » pour les espèces sténothermes d'eau froide. Ce secteur reste relativement froid et sous l'influence d'eaux douces (Quignard, 2011). Il est aussi l'une des régions les plus productives, dû à son large plateau continental et une combinaison des apports importants par le Rhône et les petits up_welling, eux même résultant des vents forts et transitoires qui soufflent sur cette zone (Millot, 1982; Petrenko *et al*., 2005). Cette région est exploitée depuis plusieurs siècles, et les débarquements y sont plutôt importants. Les stocks de poissons d'intérêt commercial y sont fortement surexploités selon le rapport d'état des stocks méditerranéens (FAO, 2019).

C'est donc un secteur à forts enjeux des points de vues écologiques, sociaux et économiques. Les conséquences environnementales et socio-économiques du réchauffement peuvent donc y être considérables (Barange *et al*., 2019).

Le réchauffement climatique a un effet sur la répartition (Lejeusne *et al*., 2010), et la productivité des espèces marines (Free *et al*., 2019). Il induit ainsi des modifications dans les structures des communautés (Dulvy *et al*., 2008). Ce bouleversement environnemental aura des réponses adaptatives de la part des espèces, généralement initiées au niveau individuel, puis traduites vers les niveaux supérieurs (Gienapp *et al*., 2008). Ainsi, détecter ces changements au niveau individuel est une étape importante pour anticiper les conséquences de ce dernier sur les écosystèmes marins. À l'échelle de l'individu, ce genre de perturbations à grande échelle sont connues pour leurs impacts sur la biologie de l'espèce, de manière directe (seuil physiologique), ou indirecte en modifiant la ressource alimentaire, agissant ainsi sur les mécanismes de type bottom-up (Jørgensen, 1992). Ceci se répercute sur la mortalité naturelle des organismes, mais surtout leur croissance, reflétant ainsi soit une bonne ou une mauvaise condition corporelle, définie par : «la quantité de réserves énergétiques individuelles », selon (Jakob *et al*., 1996).

En 2008 la crise des petits pélagiques (principalement sardine et anchois) a marqué les esprits autant qu'elle a façonné le paysage socio-économique de la flottille chalutière du Golfe du Lion. En effet, les changements environnementaux ont modifié la structure en taille et en âge des populations de petits pélagiques, ainsi que leur condition corporelle (Saraux *et al*., 2019).

Les sardines étaient devenues soudainement de plus petites taille et plus maigres, rendant leur exploitation impossible. Selon Van Beveren *et al.* (2014), cette crise était due principalement à une croissance plus lente et à une mortalité naturelle importante des classes d'âge avancées. Du point de vue économique, elle a conduit dans un premier temps à une chute des débarquements à des niveaux insignifiants, et à l'effondrement de la flottille (GFCM, 2016). Et dans un second temps, l'effort de pêche fût reporté vers les espèces démersales toujours rentables, mais souvent surexploitées comme le merlu *Merluccius merluccius* (Saraux *et al*., 2019). Si une série d'études récentes résumées par Saraux *et al*. (2019) ont permis de bien caractériser la condition corporelle des petits pélagiques dans le Golfe du Lion, la question reste entière pour la grande majorité des espèces démersales exploitées, sachant que pour certaines d'entre elles comme le merlu, les petits pélagiques représentent 40 à 80 % du régime alimentaire des adultes (Mellon-Duval *et al*., 2017). La première partie de ce travail consiste donc à apporter une vision globale sur l'état de la condition corporelle de la plupart des stocks de poissons démersaux dans le Golfe du Lion, afin de savoir si les changements observés dans le compartiment pélagique ont pu se répercuter au sein de l'écosystème.

Au niveau individuel, le changement climatique pourrait aussi avoir un impact sur le déterminisme du sexe de certaines espèces de poissons, qui se traduit par un sex-ratio déséquilibré (Ospina-Álvarez & Piferrer, 2008). La sexualité des poissons se caractérise par la grande variété de ses modalités d'expression (gonochorisme, hermaphrodisme ...etc.), ainsi que par une multitude de possibilités pour le déterminisme du sexe (Bruslé & Bruslé, 1983). Certaines espèces utilisent se qu'on appelle un système de détermination génotypique (GSD), d'autres utilisent un système de détermination environnemental (ESD), ou l'interaction des deux. Quand un animal présente un génotype XY, il est génétiquement un mâle, et développe un phénotype mâle. Mais, certaines espèces de poissons sont dotés d'une forte plasticité phénotypique, permettant, en fonction des conditions environnementales, à des individus de développer au cours de leur vie un phénotype opposé à leur génotype. En outre, une température élevée (source de stress) durant une période critique du développement (différentiation de la gonade), augmente la synthèse de cortisol qui influence le déterminisme du sexe de l'individu. En effet le sexe phénotypique des poissons est une variable très sensible à l'environnement et particulièrement à la température (Desjardins & Fernald, 2009; Luckenbach *et al*., 2009). Le déterminisme du sexe température-dépendant (TSD) est bien connu chez les reptiles (Ramsey & Crews, 2009; Warner & Shine, 2008). Une récente publication (Jensen *et al*., 2018) a d'ailleurs montré que les hausses de température en Australie avaient conduit à la féminisation de certaines populations de tortues marines. En 1984, Conover a découvert pour la première fois un TSD chez un poisson : le *Ménidia menidia*. Suite à cela, de nombreuses études ont montré la sensibilité d'autres espèces de poissons à la température (Azuma *et al*., 2004; Baroiller *et al.,* 2009; Hayashi *et al*., 2010; Valdivia *et al*., 2014). Ospina-Alvarez & Piferrer (2008), ainsi que Geffroy *et al*. (2019), ont prédit en conditions expérimentales, qu'une augmentation de température de 1,5 à 4°C, produirait un biais dans la production de mâles allant jusqu'à 78 %. Une étude récente (Honeycutt *et al*., 2019) sur le cardeau de Floride (*Paralichthys lethostigma)* a démontré que la hausse des températures masculinise les populations sauvages de cette espèce. Ce type d'étude n'a jamais été mené sur des populations de poissons méditerranéennes. Ainsi, dans la seconde partie de cette étude, le but sera d'étudier l'évolution du sex-ratio au cours du temps

pour certaines populations de poissons méditerranéens, et de détecter une possible distorsion de ce dernier en lien avec l'augmentation de la température.

Le présent travail s'inscrit dans le cadre d'une approche innovante au sein de l'UMR MARBEC, pour mieux comprendre les différents mécanismes à l'échelle individuelle susceptible d'impacter la dynamique des populations de poissons exploitées dans un contexte de changement global. Le sujet s'articule autour de trois questions principales :

(1) Le changement climatique a eu un effet sur la condition corporelle des petits pélagiques. Est-ce qu'il a le même effet sur les autres organismes ?

(2) En condition expérimentale le changement de température au cours d'une période critique du développement larvaire produit un biais dans le sex-ratio. Dans un contexte de changements climatiques, observe-t'on des changements de sex-ratio chez des populations sauvages méditerranéennes ?

(3) Les changements observés peuvent-ils avoir un impact observable sur la dynamique d'un stock exploité ? Pour cette dernière question, nous focaliserons notre analyse sur le merlu *Merluccius merluccius*.

Les premières analyses descriptives des données permettent rapidement de mettre en place des hypothèses autour des deux premières questions:

(1) Condition corporelle

- Les mécanismes bottom-up qui sont à l'origine de la dégradation de la condition corporelle de la sardine et de l'anchois ont eu des conséquences similaires chez certaines espèces démersales.

(2) Sex-ratio

- L'augmentation de la température féminise les populations de poissons.

-L'augmentation de température masculinise les populations de poissons.

Dans un premier temps, pour affirmer ou écarter ces hypothèses, des séries temporelles de condition corporelle, de sex-ratio, d'abondance, de température, et d'indice climatique vont être extraites et analysées. Nous chercherons à reconstituer leurs histoires une à une. Puis, à trouver des points en commun entre les séries par une analyse factorielle dynamique (DFA). Pour répondre à la dernière question **(3)**, nous tenterons de modéliser la dynamique de population du merlu *Merluccius merluccius*, en tenant compte des effets possibles des changement de condition corporelle, de sex-ratio, et des forçages environnementaux. Pour ce faire, nous utiliserons des modèles autoregressifs multivariés (MAR) afin d'évaluer, de manière préliminaire, notre capacité à prédire les fluctuations à venir du stock de merlu, et ce dans le contexte des changements globaux.

1 Matériels et méthodes

1.1 Base de données MEDITS

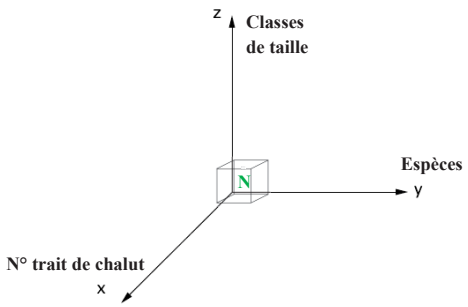
Les campagnes MEDITS ont vu le jour en 1994 avec la coopération de différents instituts de recherche méditerranéens. L'objectif était de mettre en place une campagne de chalutage de fond, qui a lieu au printemps de chaque année, où tous les participants utilisent le même engin de pêche, le même protocole d'échantillonnage, et la même méthodologie. Pour la partie française, c'est l'Institut Français de Recherche et d'Exploitation de la MER (IFREMER) qui se charge de la campagne. Cette dernière couvre l'Est-Corse et le golfe du Lion. La profondeur de chalutage est comprise entre 13et 815 m. L'engin de pêche est un chalut de fond, dont la maille étirée est de 20 mm (Bertrand & Spedicato, 2017).

Les données issues de cette campagne alimentent la base de données MEDITS. Cette dernière est composée de 4 tables: A, B, C, et E.

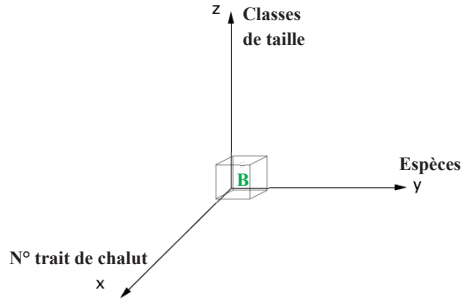
Contenu du trait de chalut

Table A	Table B	Table C	Table E
Caractéristiques : • Date • Temps • Zone • Strate • …	Données biologiques : • Espèce • Poids du trait de chalut • Nombre d'individus • …	Données biologiques par fraction : • Espèce • Poids de la fraction • Taille des individus • …	Données biologiques par individu : • Espèce • Poids individuel • Taille individuelle • …

A partir de ces tables, des cubes de données ont été précédemment extraits: Un cube de données pour les abondances (N) par trait de chalut, et un autre pour les biomasses (B) par trait de chalut (Sivel, 2018).



Cube des abondances N.



Cube des biomasses B.

A partir de ces données, nous allons extraire des séries temporelles de condition corporelle, et de sex-ratio à partir de paramètres biologiques chez certaines espèces méditerranéennes. De

1994 à 2018, 400 espèces ont été échantillonnées par la campagne MEDITS. Sur les 25 années d'échantillonnage, 27 espèces ont fait l'objet de mesures individuelles de la taille, et 3 espèces ont été sexées de façon régulière (Tab. 1-1).

Tableau 1-1. *Liste d'espèces utilisées pour l'étude des séries temporelles de la condition corporelle et du sex-ratio*

Condition corporelle	Sex-ratio
Aristeus antennatus	-
Chelidonichthys cuculus	-
Citharus linguatula	-
Eledone cirrhosa	-
Eledone moschata	-
Eutrigla gurnardus	-
Galeus melastomus	-
Helicolenus dactylopterus	-
Illex coindetii	-
Lepidorhombus boscii	-
Lophius budegassa	-
Lophius piscatorius	-
Merluccius merluccius	*Merluccius merluccius*
Micromesistius poutassou	-
Mullus barbatus barbatus	*Mullus barbatus barbatus*
Mullus surmuletus	*Mullus surmuletus*
Nephrops norvegicus	-
Octopus vulgaris	-
Pagellus acarne	-
Pagellus bogaraveo	-
Pagellus erythrinus	-
Phycis blennoides	-
Solea solea	-
Trachurus mediterraneus	-
Trachurus trachurus	-
Trisopterus capelanus	-
Zeus faber	-

1.2 Extraction des séries temporelles

1.2.1 Sex-ratio

La différenciation sexuelle chez les poissons peut se faire à différents stades du développement embryonnaire et larvaire, cela dépend des espèces en question : à partir de trois jours après la fécondation chez *Oryzias Latipes* (Satoh & Egami, 1973), dès le stade blastula pour *Oncorhynchus* (Mahon & Hoar, 1956), à 37 mm pour la sardine *Sardina pilchardus* (Santos Pinto & Andreu, 1956). La différenciation est parfois synchrone entre mâles et femelles, mais généralement elle est précoce pour les femelles (Bruslé & Bruslé, 1983). La température du milieu joue un rôle important durant cette période, et selon Conover & Heins (1987) le sex-ratio est déséquilibré si on sort de l'intervalle de température naturelle (RNT), c'est à dire la zone de confort thermique. Pour mettre en évidence un effet environnemental sur la différenciation du sexe, il est donc important de calculer le sex-ratio uniquement sur des individus dont la différenciation sexuelle s'est opérée récemment par rapport aux conditions environnementales expérimentées par la population. Les espèces pour lesquelles le sexage est effectué en routine, toutes sont déjà différenciées lors de la capture au chalut. Nous avons donc choisi de calculer le sex-ratio uniquement sur les plus jeunes individus (âge <=2), ce qui correspond à un compromis entre le décalage potentiel entre les conditions environnementales et la période de différenciation sexuelle, et le nombre d'individu disponible chaque année pour calculer le sex-ratio. Cette procédure fait l'hypothèse qu'à ces âges la différence de croissance entre les deux sexes n'est pas très importante, et que les individus sont soumis aux mêmes mortalités (naturelles et par pêche). La base de données MEDITS fournit des informations sur le nombre de mâles et de femelles, et les classes de tailles. En revanche l'information concernant l'âge des poissons n'est pas disponible sur cette dernière. Nous avons donc attribué un âge à chacune des classes de taille en utilisant les courbes de croissance des poissons méditerranéens actualisées lors de ce stage (Bensebaini *et al*. 2019).

Le sex-ratio a été calculé par la formule suivante :

$$SR = N_{Mâles}/(N_{Mâles} + N_{Femelles}) \quad \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots (1)$$

Après la sélection de l'âge 1 et 2, un sex-ratio annuel est calculé ***SR***. On obtient donc une série temporelle de 25 sex-ratios correspondant aux 25 années d'échantillonnage. Par la suite, une moyenne globale est calculée :

$$M_{sr} = \frac{\sum_{1994}^{2018} SR_i}{N_i} \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots (2)$$

Msr* :** Moyenne globale du sex-ratio sur les ***i années. $\boldsymbol{SR_i}$: Le sex-ratio de l'année ***i***. ***Ni* :** Nombre d'année ***i***.

Le sex-ratio moyen est généralement égal à 0.5 (Hamilton, 1967), mais il peut varier en fonction des espèces. Dans cette étude, nous nous intéressons plus particulièrement aux écarts

à ce « sex-ratio moyen », que nous calculons de la manière suivante :

$$Esr_i = SR_i - Mrs \quad \text{.....(3)}$$

Esr$_i$* :** Écart au sex-ratio moyen de l'année ***i. ***Msr* :** Sex-ratio moyen de la population. ***SR$_i$* :** Sex-ratio de la population à l'année ***i***.

1.2.2 Condition corporelle

La condition corporelle représente la quantité d'énergie mobilisée pour les différentes fonctions vitales (reproduction, croissance, maintient somatique) qui peut nous renseigner sur les stratégies de survie et les traits d'histoire de vie (Schulte-Hostedde *et al*., 2001). Elle peut aussi nous informer sur la disponibilité des proies et leurs qualités, ainsi que l'efficacité alimentaire (Lloret *et al*., 2014). Pour étudier l'évolution de la condition corporelle des poissons au cours du temps nous avions le choix entre trois indices :

- **Le coefficient de condition de Fulton** : Nous considérons ici que la masse et la taille croissent isométriquement K=W/L³
- **L'indice de Le Cren (**1951) : Cet indice revoie le coefficient de condition de Fulton en rajoutant une pente correspondant à une population standard **W/aL³**.
- **L'indice résiduel :** Cette méthode a été suggérée par Gould (1975). Après avoir transformé la relation taille poids en régression linéaire (Brodziak, 2012), la distance résiduelle entre le point observé et la régression est considérée comme estimateur de la condition corporelle.

Il se trouve que ce dernier indice est le seul qui permet de séparer la condition corporelle de l'effet de la taille, contrairement aux deux autres indices qui sont corrélés à celle-ci (Jakob *et al*., 1996). C'est finalement lui qui sera retenu. Si sa valeur est positive, la condition corporelle est au dessus de la moyenne. À l'inverse, si sa valeur est négative, la condition corporelle est en dessous de la moyenne. La base de données MEDITS fournit des biomasses par trait de chalut, et non des poids individuels. C'est donc à partir des spectres de classes de taille, et des poids totaux des captures, que va être estimé l'indice résiduel. L'équation de la relation taille-poids s'écrit comme suit (pour plus de détails consulter l'annexe I) :

$$B_C = a \sum_{i=1}^{L} l_{ic}^{b} \quad \text{.....(4)}$$

a : Constante fonction des unités utilisées. ***b*** : Coefficient d'allométrie. ***B$_c$*** : Biomasse observée du trait de chalut ***c*. *l$_{ic}$*** : Classes de taille observées du trait de chalut **t.**

On estime les paramètres ***a*** et ***b*** de la relation taille poids. Puis, pour obtenir l'indice résiduel **IR** pour un trait de chalut donné, la biomasse observée est déduite de la biomasse prédite :

$$IR_C = Bpred_C - Bobs_C \quad \text{.....(5)}$$

IR$_C$* :** Indice résiduel du trait de chalut ***c. ***Bpred$_C$* :** Biomasse prédite du trait de chalut ***c***.

$\boldsymbol{Bobs_c}$ **:** Biomasse observé du trait de chalut ***c***.

Pour finir on calcule une moyenne annuelle de l'indice résiduel**.** Cet indice est exprimé en biomasse, il dépend donc de l'abondance de l'espèce. Plus une espèce est abondante et plus la variation de son indice résiduel sera grande (Annexe II). Pour éliminer l'effet de l'abondance et ne garder que l'effet du poids, on a réduit les séries temporelles (diviser tous les points de la série par la valeur absolue de la valeur maximale de cette dernière), de telle sorte qu'elles soient toutes comprises entre -1 et 1 (Annexe II).

1.2.3 Abondances

Les abondances du merlu des 25 dernières années ont été extraites à partir du cube N. Ces abondances sont divisées en deux : l'abondance des petits merlus dont la taille inférieure à 179 mm correspondant à un âge compris entre 0 et 1 an représentant les recrues (Annexe III), et l'abondance des grands merlus dont la taille est supérieure à 179 mm (Annexe III). Ces séries serviront plus tard dans la partie 2.4.2 pour la construction du modèle autoregressif multivarié d'ordre 1 MAR(1).

1.2.4 L'Indice d'Oscillation Méditerranéenne Occidentale « WeMOI »

L'Indice d'Oscillation Méditerranéenne Occidentale (WeMOI) est défini comme étant la différence des valeurs normalisées des pressions au niveau de la mer entre Cadix-San Fernando en Espagne et Padoue en Italie (Martin-Vide & Lopez-Bustins, 2006). Dans la zone du golfe du Lion Le WeMOI s'est montré plus apte que la NAO (North Atlantique Oscillation) à expliquer les variations des captures par unité d'effort (Martin *et al*., 2012). La phase positive de l'indice correspond à des pressions plus élevées en Espagne qu'en Italie, entrainent des vents de Nord-Ouest en hiver. Et au contraire, la phase négative de l'indice correspond à des pressions plus élevées en Italie qu'en Espagne, engendrant des vents d'Est (Bonifácio, 2015). Les vents d'Est sont en général associés à de fortes houles, entrainant des événements de remise en suspension majeurs jusqu'à 30 m de profondeur (Ferre *et al*., 2005). La série temporelle de cet indice provient de : « https://crudata.uea.ac.uk/cru/data/moi/ ». Cette série de WeMOI est composée de données mensuelles. Des moyennes estivales entre avril et septembre (Annexe IV), et hivernales allant de janvier à mars et d'octobre à décembre ont été calculées (Annexe IV).

1.2.5 Température de surface

A fin de mettre en lien la condition corporelle et le sex-ratio avec les bouleversements environnementaux, une série temporelle de température de surface (SST) a été récupérée (Feuilloley *et al*., 2019). Cette série est composée de données de SST mensuelle prélevées depuis 1982 à 2018, provenant de la région du golfe du Lion. Des moyennes annuelles et saisonnières ont été calculées. Puis, nous avons calculé l'anomalie de température de surface pour les moyennes annuelles, ainsi que les moyennes saisonnières (Annexe V).

1.3 Analyses descriptives

1.3.1 Définition d'une série temporelle

On appelle série temporelle (ou chronologique), une suite d'observations d'une famille de variables aléatoires réelles notées ($\mathbf{X_t, t \in \Theta}$), où l'ensemble **Θ** est appelé espace des temps. Ce dernier peut être **continu** (tel un signal radio, ou les résultats d'un électrochardiogramme), ou **discret** comme c'est le cas dans cette étude (condition corporelle, sex-ratio). Dans le cas où les observations sont discrètes, l'intervalle de temps entre les observations est constant. On dispose ainsi d'une série d'observations indicées par le temps (**t**) :

$X_t + X_{t-1} + X_{t-2} + X_{t-3} + \cdots + X_{t-p}$ où **p** est le nombre de décalage entre $\mathbf{X_t}$ et $\mathbf{X_{t-p}}$.

On s'intéresse à l'évolution d'un phénomène au cours du temps, dans le but de décrire et d'expliquer, puis de prédire ce dernier.

1.3.2 Description d'une série temporelle

Avant d'entamer les analyses descriptives, les séries temporelles ont été minutieusement vérifiées une à une. Les valeurs nulles en début ou en fin de série ont été tronquées. En tout, 7 séries ont été supprimées en raison de la présence de valeurs nulles au milieu de la série (pour listes d'espèces retenue voir Tab. 1-1). Les valeurs aberrantes ont été corrigées. Apres vérification et correction des séries chronologiques, l'étape suivante est de décrire les différentes composantes de celles-ci. On considère qu'une série chronologique $\mathbf{X_t}$ est la résultante de différentes composantes fondamentales :

- **Tendance** :

Elle représente l'évolution à long terme de la série étudiée. Elle traduit le comportement « moyen » de la série. Pour estimer la tendance, il est nécessaire d'éliminer les variations périodiques et accidentelles. Pour se faire, il suffit de relier la variable au temps par une régression linéaire : $X = bT + a$ ..... (6)

Où ***X*** est la variable étudiée, ***T*** c'est le temps, ***a*** est une constante, et ***b*** est la pente de la tendance. Afin de vérifier si la pente est significative, il est important de confirmer que la pente ***b*** est significativement différente de zéro au risque **α=5 %**.

- **Cyclicité**

Il s'agit de phénomène se répétant sur des durées qui ne sont pas fixes et généralement plus longues que les phénomènes saisonniers. Selon Louca & Doebeli (2015), la cyclicité d'un processus stochastique est généralement identifiée par l'existence d'un maximum dans son spectre de puissance, appelé pic spectral. Les pics spectraux peuvent être détectés dans le périodogramme d'une série temporelle, grâce au package **peacots**. Puis, une **p-value** est extraite pour vérifier si le pic détecté est significatif ou pas au seuil de risque **α=5 %**.

- **Changement de régime**

Selon Killick & Eckley (2014), détecter un changement de régime, c'est estimer le point où les propriétés statistiques d'une série d'observations changent. Les changements peuvent être des changements de moyenne, de variance, ou alors les deux. Dans la présente analyse, le but

était de chercher des changements de moyenne à l'aide du package **changepoint**. Par la suite, une différence de moyenne ($\mathbf{M_{t+1} - M_t}$) a été calculée pour voir si le changement de régime est positif ou négatif.

• **Autocorrélation**

Les caractéristiques temporelles d'un processus sont données par l'autocorrélation de ce dernier. Selon Cowpertwait & Metcalfe (2009), La fonction d'autocovariance mesure la covariance entre une variable et cette même variable à des temps différents c'est à dire des décalages **p** :

$$\gamma(p) = Cov(X_t, X_{t-p}) = E[(X_t - E(X_t))\left(X_{t-p} - E(X_{t-p})\right)]\text{.....(7)}$$

Ainsi $\boldsymbol{\gamma(0) = Var(X_t) = E[(X_t - E(X_t))^2] = \sigma_X^2}$.

Elle fournit une information sur les liaisons temporelles qui existent entre les différentes observations de $\mathbf{X_t}$. La fonction d'autocorrélation est définie par :

$\rho(p) = \gamma(p)/\gamma(0)$ ……..…. (8) Avec $\boldsymbol{\rho(0) = 1}$, **et** $\boldsymbol{|\rho(h)|<1}$ (donc $\boldsymbol{|\gamma(h)| \leq \gamma(0)}$).

On appelle coefficient d'autocorrélation d'ordre **p**, le coefficient de corrélation linéaire $\boldsymbol{\rho(p)}$, calculé entre la série, et cette série décalée de **p** périodes.

La fonction d'autocorrelation nous permet d'obtenir un corrélogramme. Sur ce graphique, l'autocorrélation à zéro décalage est toujours égale à 1. C'est donc à partir du corrélogramme qu'on extrait les intervalles de confiance pour les décalages 1, 2, et 3.

1.4 Modèles autorégressifs multivariés (MAR)

Selon Chatfield (2003), une série temporelle univariée est une suite d'observations à intervalle de temps constant. On peut tenter de décrire le comportement de cette série en modélisant la valeur actuelle de la variable comme une somme linéaire de ses valeurs précédentes.

$$Y_t = \beta_0 + \beta_1 Y_{t-1} + \beta_2 Y_{t-2} + \cdots + \beta_p Y_{t-p} + \varepsilon\text{.....(9)}$$

Ce genre de modèle est appelé modèle autorégressif (AR). On écrit conventionnellement AR(P), où l'ordre $\boldsymbol{p}$ est le nombre d'observations précédentes de Y_t. Si $\boldsymbol{p}$ est égale à **1**, le modèle s'écrit comme suit : $AR(1): Y_t = \beta_0 + \beta_1 Y_{t-1} + \varepsilon$ ……..(10)

Les modèles autorégressifs multivariés (MAR) étendent cette approche à plusieurs séries temporelles (Penny & Harrison, 2006). On peut donc modéliser $\boldsymbol{Y_t}$ en fonction de ses valeurs passées, mais aussi en fonction d'autres variables (séries temporelles). Et de la même manière que pour AR(1), on peut écrire :

$$MAR(1): Y_t = \beta_0 + \Phi_1 Y_{t-1} + \Phi_2 X_{t-1} + \varepsilon \text{ .....(11)}$$

Dans la présente étude, l'analyse des séries temporelles multivariées est faite avec la package MARSS (Holmes *et al*., 2018). Ce package permet d'estimer les paramètres de modèles linéaire type MAR(1).

1.4.1 Analyse factorielle dynamique de séries temporelles

Pour analyser un jeu de données contenant un grand nombre de variables, généralement on

applique des techniques de réduction de dimensions, comme l'analyse en composante principale (ACP), l'analyse factorielle des correspondances (AFC), ou encore le positionnement multidimensionnel. Dans ces techniques, une mesure de similarité entre les variables est soit implicitement, soit explicitement définie. Puis ces similitudes sont représentées graphiquement dans des dimensions réduites (2 ou 3 dimensions). Cependant, aucune de ces techniques n'est conçue pour analyser des séries chronologiques. Même si l'application d'une ACP sur des séries temporelles est une pratique courante, cela est fortement déconseillé (Planque & Arneberg, 2018). D'une part, ces analyses ne prennent pas en compte le facteur temps, ce qui rend l'interprétation des résultats difficile. D'autres parts, si l'ordre du temps dans la matrice des données d'entrée est modifié, les résultats seront les mêmes (Zuur *et al*., 2003).

La DFA (Dynamic Factor Analysis) est l'une de ces techniques de réduction de dimension spécialement conçue pour les séries temporelles. La DFA contrairement aux autres méthodes, peut faire ressortir des patterns (tendances, cycles, phénomènes accidentels) sous-jacents communs entre les séries temporelles, mais aussi les interactions entre ces dernières (Holmes *et al*., 2018). L'idée générale est que la matrice $\boldsymbol{Y_t}$ des **n** séries temporelles, est modélisée comme une combinaison linéaire de **m** tendances sous-jacentes (matrice $\boldsymbol{X_t}$) et une matrice $\boldsymbol{Z}$ des coefficients de ces tendances, plus un vecteur intercepte $\boldsymbol{a}$, et un vecteur d'erreurs $\boldsymbol{v_t}$ qui suit une loi normale multivariée de moyenne zéro et dont $\boldsymbol{R}$ est la matrice des variances-covariances.

$$Y_t = Z\,X_t + a + v_t \text{ où } v_t \sim MVN(0, R) \text{ et } X_t = X_{t-1} + w_t \sim MVN(0, Q) \quad \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots (12)$$

- **Contraintes du modèle**

Pour rendre le modèle identifiable, il faut appliquer certaines contraintes (Harvey, 1989 ; Holmes *et al*., 2018):

- Dans la première ligne m-1 de la matrice $\boldsymbol{Z}$, les valeurs de la colonne **j** et la ligne **i** sont égale à zéro si j > i ;
- Le vecteur $\boldsymbol{a}$ est mis à 0 ;
- La matrice $\boldsymbol{Q}$ est une matrice identité.

- **Sélection du modèle**

Le but de la DFA est de réduire le nombre de tendances communes sous-jacentes **m**. Plus il y a de tendances communes, meilleur sera l'ajustement. En revanche il y aura beaucoup de paramètres à estimer et à interpréter.

La matrice $\boldsymbol{R}$ est généralement entrée en tant que matrice diagonale, pour des raisons de simplicité et de parcimonie. Cependant l'utilisation de la matrice diagonale peut regrouper des tendances communes qui sont reliées seulement par deux ou trois variables. On peut définir $\boldsymbol{R}$ comme étant une matrice symétrique, mais dès lors, le nombre de paramètres s'accroit rapidement. Le choix de la matrice $\boldsymbol{R}$ est donc crucial pour obtenir un nombre modéré de paramètres.

La sélection se fera parmi plusieurs modèles possibles. On utilise le critère d'Akaike corrigé

(AICc) pour mesurer le bon ajustement du modèle, en intégrant une pénalité supplémentaire qui est la taille de l'échantillon (n), évitant ainsi un sur-ajustement du modèle (McQuarrie & Tsai, 1998 ; Brockwell & Davis, 1991 ; Burnham & Anderson, 2002). On teste d'une à cinq tendances communes, et différentes structure de la matrice ***R*** (Tab. 1-2).

Tableau 1-2. *Différentes structures de la matrice **R** pour la sélection de modèle DFA.*

Hypothèses	Matrice R
La même variance et pas de covariance	'diagonal an equal'
Différentes variances et pas de covariance	'diagonal and unequal'
La même variance et la même covariance	'equalvarcov'

1.4.2 Description d'une dynamique inconnue par un MAR(1)

La réponse d'une espèce aux perturbations environnementales dépend à la fois de l'effet direct de ces perturbations sur le taux de croissance intrinsèque de la population, mais aussi de l'effet indirect qui agit au travers des interactions entre espèces, par exemple, en impactant l'abondance d'une autre espèce au sein de la communauté (May, 1974 ; Holt, 1977 ; Paine, 1980 ; Pimm, 1984). Dans les modèles déterministes, les réponses (résilience ou résistance) à une pression extérieure renvoient automatiquement à la notion de point d'équilibre (Steinman *et al*., 1992 ; Cottingham & Schindler, 2000). Sauf que, les communautés naturelles sont continuellement bouleversées par les variations environnementales, rendant difficile l'estimation d'un état d'équilibre du système. Une approche alternative serait de considérer la dynamique d'une communauté comme étant le fruit d'un processus stochastique. Dans ce modèle stochastique l'équilibre n'est plus un point, mais une distribution stationnaire pour chaque variable du système. Les propriétés de ce modèle permettent d'estimer facilement la stabilité du système, mais aussi la résistance et la résilience de ce dernier (Ives, 1995 ; Ives *et al*., 2003). Comme nous l'avons vu précédemment, le modèle autorégressif multivarié de premier ordre MAR (1) est précisément un modèle stochastique. Les MAR(1) sont des techniques de plus en plus utilisées en écologie. En effet, ils se montrent particulièrement efficaces pour décrire et caractériser la dynamique d'un système inconnu à partir de séries temporelles (Certain *et al*., 2018). L'équation du modèle s'écrit de la façon suivante:

$$x_t = B\, x_{t-1} + C\, c_t + u_t + w_t \text{ où } w_t \sim MVN(0, Q_t) \quad \text{.....(13)}$$

B est la matrice des interactions, avec $\mathbf{b_{ij}}$ l'effet de la variable **j** sur la variable **i.** La diagonale de la matrice ***B*** représente l'effet de la variable sur elle-même. ***C*** est la matrice des covariables environnementales, elle correspond à l'effet de l'environnement sur les variables, avec $\mathbf{C_{ij}}$ qui est l'effet de la covariable **j** sur la variable **i**. $\boldsymbol{u_t}$ est le vecteur intercepte, et $\boldsymbol{w_t}$ est un bruit qui varie en fonction d'une loi normale multivariée de moyenne zéro, et dont $\boldsymbol{Q_t}$ est la matrice des variances-covariances.

Dans la présente étude, nous voulons évaluer de manière préliminaire notre capacité à prédire les fluctuations d'une espèce d'intérêt particulier, en tenant compte des changements de

condition corporelle, de sex-ratio, et environnementaux pouvant potentiellement impacter la dynamique de son abondance. Pour exemple, nous allons donc construire un modèle MAR(1) qui tentera d'expliquer la dynamique du stock de merlu *Merluccius merluccius*. Il aura pour objectif de comprendre et de décrire l'interaction entre la condition corporelle, le sex-ratio, l'abondance des recrues et du stock adulte, mais aussi de voir comment les conditions environnementales (plus particulièrement la SST et le WeMOI) influencent ces quatre variable (éq.14). La sélection se fera parmi plusieurs modèles possibles en utilisant le critère d'Akaike corrigé. Enfin, des projections seront faites pour distinguer les scénarios les plus avantageux ou désavantageux pour le merlu. Le modèle complet, que nous allons réduire par le biais de la sélection de variable, s´écrit comme suit :

$$x_{t+1} = B\ x_t + C\ c_t + u_t + w_t \text{ où } w_t \sim MVN(0, Q_t) \quad \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots(14)$$

Ou $\boldsymbol{x_t}$ est un vecteur à 4 éléments correspondant aux variables réponses du modèle (**x1** : Abondance des merlus de 0-1 an, **x2** : abondance des merlus de 1 an et plus, **x3** : sex-ratio de la population de merlu, et **x4** : indice de condition corporelle de la population de merlu), $\boldsymbol{B}$ la matrice 4*4 d'interaction entre les variables réponses. Les éléments de la diagonale de cette matrice représentent l'effet des variables sur elles mêmes, alors que les éléments hors diagonale représentent l'effet des colonnes sur les lignes. Pour exemple le coefficient b_{21} correspond à l'effet de l'abondance des petits merlus au temps t sur les gros merlus au temps t+1, tandis que le coefficient b_{22} correspond à l'effet des gros merlus sur eux-mêmes depuis t vers t+1. En d'autres termes, les éléments diagonaux de cette matrice capturent l'autocorrelation temporelle des variables réponses. $\boldsymbol{C}$ est la matrice 4*4 d'effets environnementaux, les éléments de cette dernière représentent les effets des colonnes sur les lignes. Pour exemple le coefficient C_{13} correspond à l'effet du WeMOI hivernal sur les abondances de jeune merlu. Enfin, $\boldsymbol{c_t}$ est un vecteur de covariables environnementales (**c1** : anomalie de température hivernale, **c2** : anomalie de température estivale, **c3** : WeMOI hivernal, et **c4** : WeMOI estival), et $\boldsymbol{w_t}$ un vecteur d'erreur suivant une loi normale multivariée de moyenne zéro et de matrice de variance-covariance $\boldsymbol{Qt}$ 4*4).

NB : Les séries d'abondances des merlus juvéniles et adultes sont centrées et transformées en log car c'est les seules données en entrée qui ne sont pas centrées réduites.

2 Résultats

2.1 Sex-ratio

2.1.1 Analyses descriptives

Les analyses descriptives ont pour but de décrire et de mieux connaître les différentes composantes des séries temporelles une à une. Elles sont effectuées à partir de trois séries temporelles de l'écart au sex-ratio moyen (Annexe VI & Tab. 2-1). Il n'y a donc pas de tendance du sex-ratio biaisé (écart au sex-ratio moyen, **Esr**) au cours du temps. L'auto-corrélation est également non significative pour les trois séries au décalage 1, 2 et 3. Les changements de régime sont absents dans les trois séries temporelles. La cyclicité est non significative pour les trois espèces.

Tableau 2-1. *Analyses descriptives des séries temporelles de l'écart au sex-ratio moyen.*

	Tendance		Auto-corrélation			Cyclicité
Espece	**coefficient b**	**P value**	**lag1**	**lag2**	**lag3**	**P value**
Merluccius merluccius	0,002	0,612	Non	Non	Non	0,848
Mullus baratus barbatus	-0,003	0,448	Non	Non	Non	0,730
Mullus surmuletus	-0,003	0,477	Non	Non	Non	0,527

2.1.2 Analyse factorielle dynamique (DFA)

La sélection de modèle est une étape importante pour choisir « le meilleur modèle ». Les AICc dans le tableau 2-2 montrent que le modèle le plus parcimonieux est celui comportant une seule tendance sous-jacente, avec une matrice R diagonale à variance égale (tous les éléments de la diagonale sont égaux, et tous les éléments hors diagonale sont nuls). Les résultats de la sélection sont présentés dans le tableau ci-dessous.

Tableau 2-2. L*es modèles factoriels dynamiques appliqués aux trois séries temporelles de l'écart au sex-ratio moyen.*

R	M	K	AICc
diagonal and equal	1	4	8,571
diagonal and equal	2	6	13,235
diagonal and equal	3	7	15,672
diagonal and unequal	1	6	13,235
diagonal and unequal	2	8	18,182
diagonal and unequal	3	9	20,769
equalvarcov	1	5	10,87
equalvarcov	2	7	15,672
equalvarcov	3	8	18,182
unconstrained	1	9	20,769
unconstrained	2	11	26,19
unconstrained	3	12	29,032

R : matrice R ; **m** : nombre de tendance sous-jacentes ; **K** : nombre de paramètres estimés par le modèle.

Les facteurs de corrélations (Tab.2-3) indiquent quelles sont les séries temporelles participant à la formation de la tendance. Un seuil arbitraire de **0.2** en valeur absolue est fixé (Zuur, 2003). En dessous de ce dernier, le lien entre la série temporelle et la tendance sous-jacente

est considéré comme faible. Tous les facteurs de corrélation sont en dessous du seuil, nous ne présenterons donc pas la suite des résultats de la DFA pour le sex-ratio.

Tableau 2-3. *Les facteurs de corrélation participants à la formation de la tendance estimée par le modèle.*

Espèces	Facteurs cachés
Merluccius merluccius	-0,159
Mullus barbatus barbatus	0,192
Mullus surmuletus	0,043

2.2 Condition corporelle

2.2.1 Analyses descriptives

Les analyses descriptives (Tab. 2-4) ont été effectuées à partir de 27 séries temporelles de condition corporelle. En ce qui concerne la tendance, la pente semble être significativement différente de zéro et positive pour *Citharus linguatula*, *Eutrigla gurnardus*, *Helicolenus dactylopterus*, *Merluccius merluccius*, *Octopus vulgaris*, *Pagellus erythrinus,* et négative pour *Galeus mélastomus.* La détection d'un changement de régime a pour but de voir s'il y a eu un changement brusque de la moyenne de la condition corporelle au court du temps. Il se trouve que la moyenne le changement de régime est positif pour certaines espèces et négatif pour d'autres. Il y a peu d'autocorrélation dans les séries. La cyclicité est non significative sauf pour *Physis blennoides*.

Tableau 2-4. *Analyses descriptives des séries temporelles de condition corporelle.*

	Tendance		Changement de régime		Auto-corrélation			Cyclicité
Espèce	**Coefficient b**	**P value**	**Année du changement**	**DM**	**lag1**	**lag2**	**lag3**	**P value**
Aristeus antennatus	-0,022	0,054	2013	-0,700	**0,456**	No	No	0,692
Chelidonichthys cuculus	0,019	0,287	2012	0,575	**0,484**	No	No	0,700
Citharus linguatula	0,037	**0,006**	2004	0,521	No	No	No	0,887
Eledone cirrhosa	0,014	0,237	1995	0,709	No	No	No	0,199
Eledone moschata	-0,038	**0,016**	2004	-0,566	No	No	No	0,919
Eutrigla gurnardus	0,020	0,094	2010	0,476	No	No	No	0,477
Galeus melastomus	-0,039	**0,040**	2013	-0,694	No	No	No	0,196
Helicolenus dactylopterus	0,019	**0,031**	2014	0,652	No	No	No	0,496
Illex coindetii	-0,001	0,897	2017	1,010	No	No	No	0,969
Lepidorhombus boscii	0,011	0,390	2014	0,496	No	No	No	0,783
Lophius budegassa	0,000	0,982	1994	0,812	No	No	No	0,260
Lophius piscatorius	-0,007	0,593	2006	-0,328	No	No	No	0,789
Merluccius merluccius	0,027	**0,010**	2011	0,496	No	**0,586**	No	0,140
Micromesistius poutassou	-0,006	0,459	1999	-0,260	No	No	No	0,626
Mullus barbatus barbatus	0,002	0,816	1996	0,172	No	No	No	0,422
Mullus surmuletus	-0,028	**0,023**	2003	-0,552	No	No	No	0,318
Nephrops norvegicus	-0,003	0,856	2016	-0,650	No	No	No	0,904
Octopus vulgaris	0,017	0,070	1996	0,638	No	No	No	0,964
Pagellus acarne	-0,029	**0,002**	2000	-0,552	No	No	No	0,597
Pagellus bogaraveo	0,003	0,786	2017	0,851	No	No	No	0,594

Pagellus erythrinus	-0,014	0,208	2005	-0,278	No	No	No	0,451
Phycis blennoides	0,013	0,156	2014	0,339	No	No	No	**0,012**
Solea solea	0,004	0,633	1996	0,568	**0,431**	No	No	0,783
Trachurus mediterraneus	0,001	0,882	2014	0,348	No	No	No	0,480
Trachurus trachurus	0,007	0,598	2014	0,574	No	No	No	0,955
Trisopterus capelanus	0,019	0,175	2013	0,456	No	No	No	0,667
Zeus faber	-0,012	0,177	2007	-0,254	No	No	No	0,215

DM : Différence de moyenne (Mt+1-Mt) ; **lag :** décalage.

2.2.2 Analyse factorielle dynamique (DFA)

L'analyse a été faite à partir de 27 séries temporelles de condition corporelle. Les AICc dans le tableau 2-5 montrent que le modèle le plus parcimonieux est celui comprenant deux tendances sous-jacentes avec une matrice R « equalvarcov » (AICc=1811.36); c'est à dire que les éléments de la diagonale et hors diagonale de la matrice sont égaux. Notre analyse s'appuiera donc sur ce modèle. Les facteurs de corrélation (Tab. 2-6) montrent quelle série temporelle participe à la formation de quelle tendance.

Tableau 2-6. *Les modèles factoriels dynamiques appliqués aux 27 séries de la condition corporelle.*

R	m	K	AICc
diagonal and equal	1	28	1846,432
diagonal and equal	2	54	1832,131
diagonal and equal	3	79	1850,405
diagonal and equal	4	103	1893,442
diagonal and equal	5	126	1942,466
diagonal and unequal	1	54	1891,545
diagonal and unequal	2	80	1877,654
diagonal and unequal	3	105	1898,423
diagonal and unequal	4	129	1942,781
diagonal and unequal	5	152	1983,655
Equalvarcov	1	29	1815,38
Equalvarcov	**2**	**55**	**1811,316**
Equalvarcov	3	80	1837,888
Equalvarcov	4	104	1888,038
Equalvarcov	5	127	1939,577

R : matrice R ; **m** : nombre de tendance sous-jacentes ; **K** : nombre de paramètres estimés par le modèle.

Tableau 2-5. *Les facteurs de corrélation participants à la formation des tendances estimées par le modèle.*

Espèce	Tendance 1	Tendance 2
Aristeus antennatus	**0,459**	**-0,337**
Chelidonichthys cuculus	**-0,417**	0,106
Citharus linguatula	**-0,225**	-0,020
Eledone cirrhosa	**0,226**	**-0,389**
Eledone moschata	-0,120	**0,401**
Eutrigla gurnardus	**-0,355**	**0,217**
Galeus melastomus	-0,062	**0,389**
Helicolenus dactylopterus	**-0,397**	**0,256**
Illex coindetii	0,122	-0,061
Lepidorhombus boscii	**-0,294**	**0,279**
Lophius budegassa	-0,064	**0,219**
Lophius piscatorius	0,192	-0,046
Merluccius merluccius	**-0,294**	0,015
Micromesistius poutassou	**-0,283**	**0,417**
Mullus barbatus barbatus	**0,208**	**-0,319**
Mullus surmuletus	0,094	**0,235**
Nephrops norvegicus	0,103	-0,179
Octopus vulgaris	**0,255**	**-0,523**
Pagellus acarne	**-0,201**	**0,608**
Pagellus bogaraveo	**-0,250**	**0,354**
Pagellus erythrinus	-0,020	0,197
Phycis blennoides	**-0,373**	**0,322**
Solea solea	**0,282**	**-0,282**
Trachurus mediterraneus	-0,198	**0,306**
Trachurus trachurus	**-0,346**	**0,396**
Trisopterus capelanus	**-0,319**	0,178
Zeus faber	**-0,378**	**0,682**

Pour une meilleure visualisation des résultats, un graphique est fait (Fig. 2-1), avec à gauche les deux tendances communes sous-jacentes, et à droite des barres pour représenter les facteurs de corrélation. Quand la barre est orientée vers le haut cela veut dire que la corrélation est positive, si en revanche elle est orientée vers le bas ça signifie que la corrélation est négative. Les facteurs en dessous d'un seuil fixé à **0.2** en valeur absolue ne sont pas représentés sur le graphique. Les deux tendances issues du modèle présentent un signal à la baisse. Dans la première la diminution est progressive, elle commence en 2004, elle passe en dessous de zéro en 2008, et continue à chuter jusqu'en 2015, puis elle remonte progressivement. Dans la deuxième tendance, la chute est plus brutale, elle commence en 2005, elle passe en dessous de zéro en 2007. Elle atteint un point critique en 2009, puis remonte progressivement avec de petites rechutes en 2011, 2014, et en 2016.

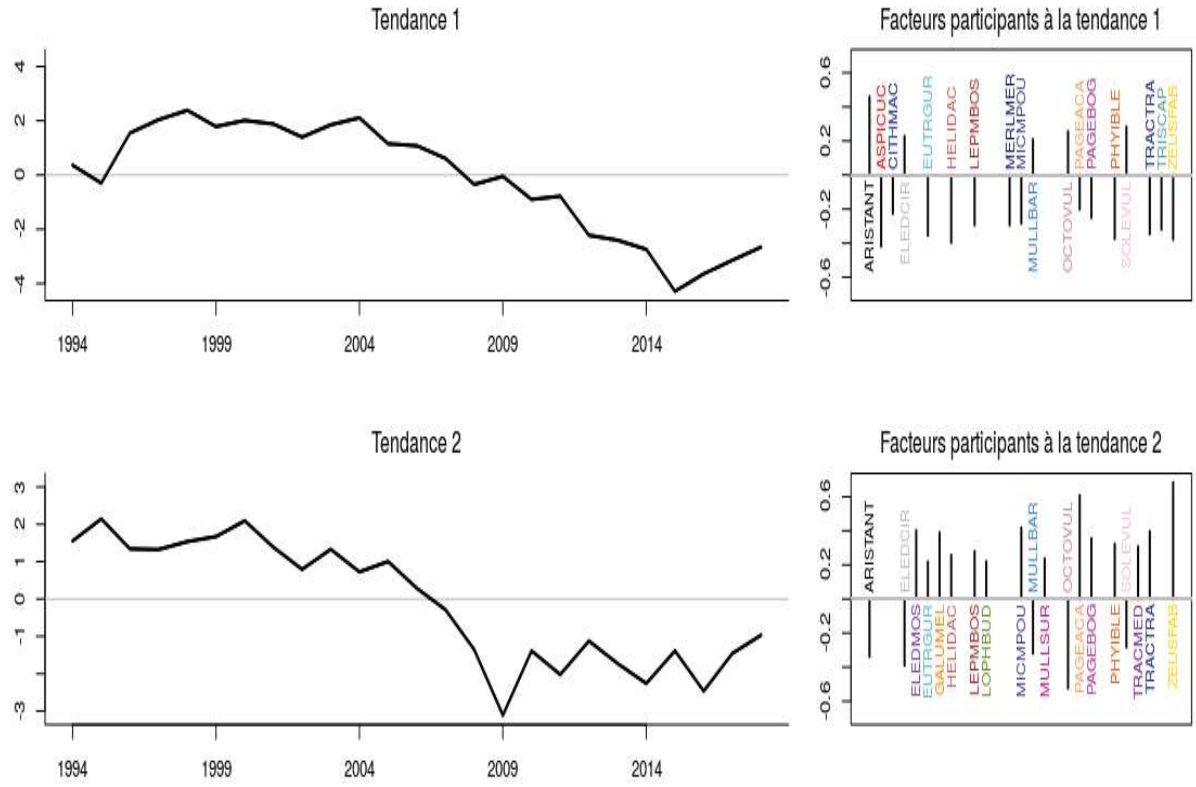


Figure 2-1. *Les tendances communes sous-jacentes de la condition corporelle et les facteurs de corrélation participants à leur formation (issu du modèle à deux tendance avec une matrice R « equalvarcov »).*

Comme on peut le voir sur le tableau 2-6, il est parfois difficile de classer une espèce dans la tendance 1 ou 2 car les facteurs de corrélation sont très proches (Voir l'exemple de *Phycis blennoides,* -0.373 pour la tendance 1 et 0.322 pour la tendance 2)**,** afin de pouvoir faire un choixentre les deux tendances, pour chaque espèce nous avons comparé la série temporelle aux deux tendances (Fig. 2-2). Pour mieux visualiser les groupements, un diagramme de Venn est illustré dans la figure 2-3. Les séries de données sont positionnées dans le diagramme suivant le signe de leur facteur caché (+ ou -), et la tendance à laquelle ils appartiennent. Les espèces du groupe 1 suivent la tendance 1 avec une corrélation négative; c'est à dire qu'ils ont une condition corporelle qui augmente progressivement au cours du temps. Les espèces du groupe 2 suivent la tendance 1 positivement; leur condition corporelle diminue progressivement. Celles du groupe 3 suivent négativement la tendance 2. Les espèces du groupe 4 suivent positivement la tendance 2 ; la condition corporelle chute brusquement à partir de 2005 pour atteindre un point critique en 2009.

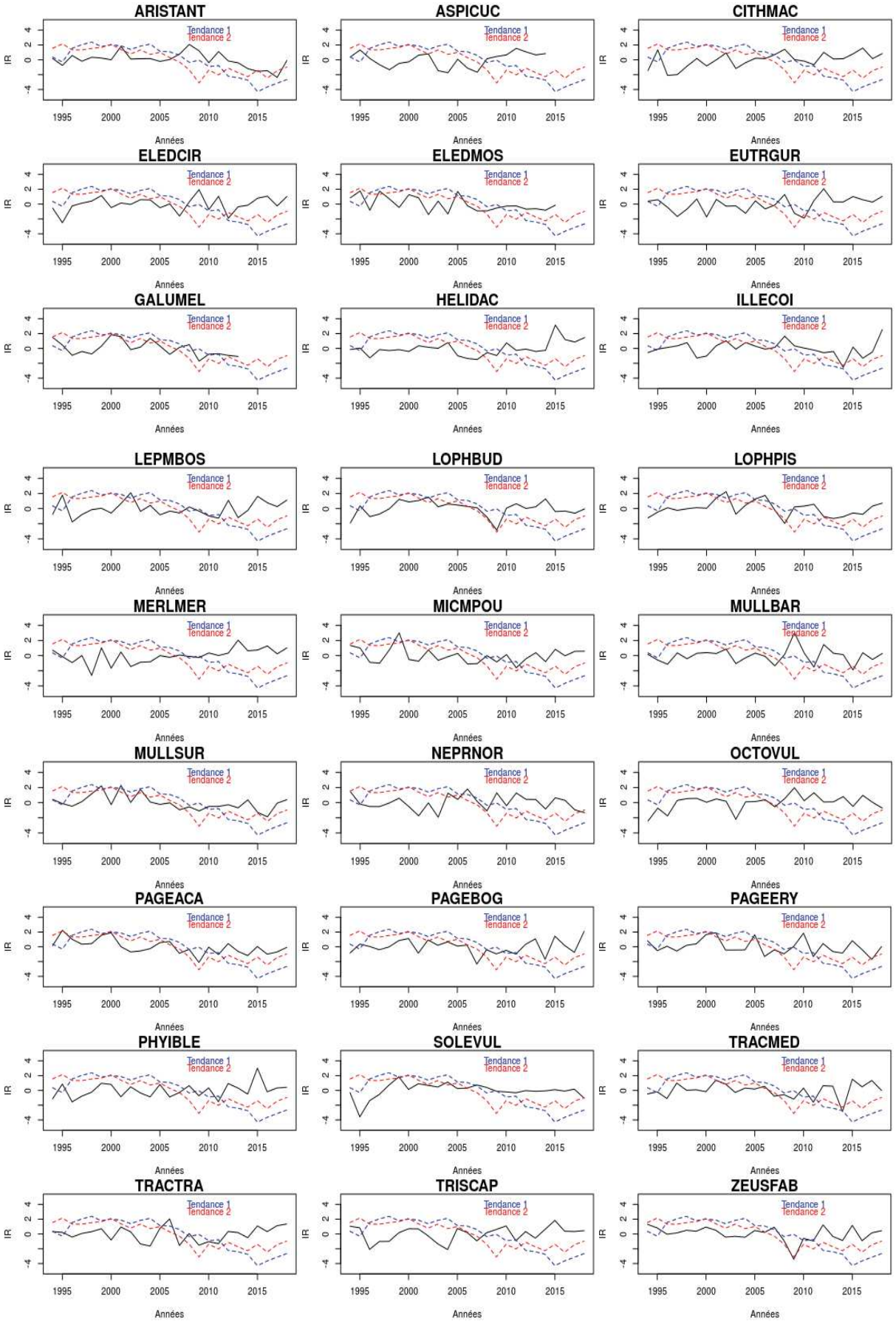


Figure 2-2. *Les courbes de condition corporelle (trait plein noir), les deux tendances sous-jacentes communes (tendance 1 en bleu, tendance 2 en rouge).*

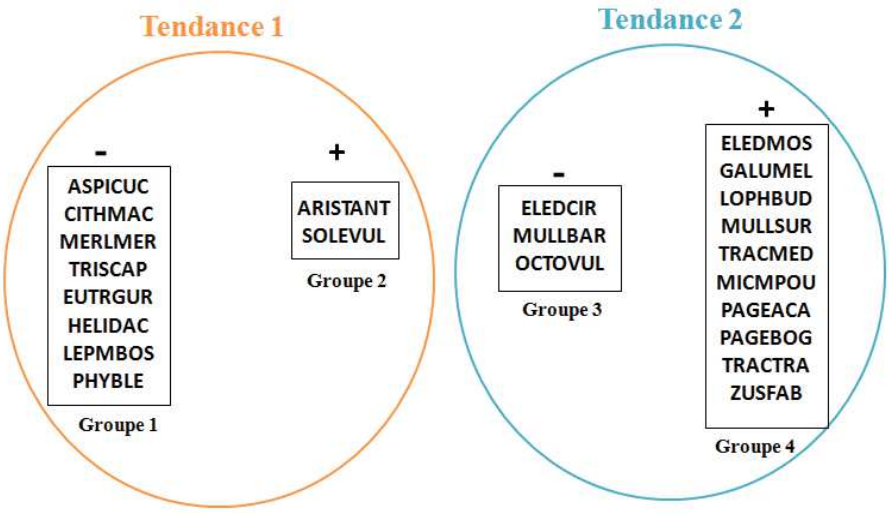


Figure 2-3. *Le diagramme de Venn représentant les groupements des facteurs de corrélation.*

2.3 Modèle autoregressif multivarié d'ordre 1 MAR(1) pour le merlu

La sélection du modèle le plus parcimonieux se fait à l'aide du critère d'Akaike corrigé AICc (Tab. 2-7), par procédure backward, c'est a dire que l'on réduit progressivement la taille du modèle en ne conservant que les effets les plus pertinents. La sélection se fait à la fois sur les interactions entre les variables réponses (les éléments de la matrice **B**) et sur les forçages environnementaux (les éléments de la matrice **C**), avec pour objectif de ne retenir qu'un nombre minimal d'effet permettant de décrire la dynamique du système étudié. Pour ce faire, on élimine (en les fixant à 0) les éléments ayant une valeur proche de 0 et/ou dont l'intervalle de confiance est large et fait basculer la valeur du négatif au positif. Au final, le modèle retenu contient sept coefficients (b_{12}, b_{22}, C_{21}, C_{22}, C_{23}, C_{14}, C_{24}) avec un AICc de 76.31 (Tab. 2-8). Enfin, comme l'ajustement statistique du modèle ne permettait pas d'estimer le coefficient b_{21}, qui représente l'effet de l'abondance des petits sur l'abondance des grands merlus, et que ce dernier a un sens biologique important puisqu'il correspond à l'alimentation du stock de merlu par le recrutement, nous avons choisi de le fixer à 0.1, afin de contraindre le modèle à transférer une partie des abondances de juvéniles au temps *t* vers les abondances des adultes au temps t+1. La figure 2-4 montrent globalement que les graphiques des résidus n'ont pas de forme particulière. Les auto-corrélogrames, eux n'indiquent pas d'autocorrélation.

Tableau 2-7. *Sélection de modèles autoregressifs multivariés d'ordre 1 MAR(1) pour le merlu M. merluccius du golfe du Lion.*

N° du modèle	Paramètres fixés à zéro	AICc
1	**B :** aucun ; **C:** aucun	139.45
2	**B :** b_{11}, b_{23}, b_{31}, b_{32}, b_{33}, b_{41}, b_{41}, b_{43} ; **C :** C_{41}, C_{42}, C_{13}, C_{33}	93.71
3	**B :** b_{11}, b_{23}, b_{31}, b_{32}, b_{33}, b_{41}, b_{41}, b_{43}, b_{14}, b_{24}, b_{44}, b_{13}, b_{33} ; **C :** C_{41}, C_{42}, C_{13}, C_{33}, C_{11}, C_{12}, C_{32}, C_{34}	77.48
4	**B :** b_{11}, b_{23}, b_{31}, b_{32}, b_{33}, b_{41}, b_{41}, b_{43}, b_{14}, b_{24}, b_{44}, b_{13}, b_{33}, b_{34} ; **C :** C_{41}, C_{42}, C_{13}, C_{33}, C_{11}, C_{12}, C_{32}, C_{34}, C_{31}, C_{43}, C_{44}	76.31

Tableau 2-8. *Matrice B et C du modèle N°4.*

B	x1	x2	x3	x4
	b_{11}	b_{12}	b_{13}	b_{14}
x1	**0**	**0.37**	**0**	**0**
	b_{21}	b_{22}	b_{23}	b_{24}
x2	**0.1**	**0.21**	**0**	**0**
	b_{31}	b_{32}	b_{33}	b_{34}
x3	**0**	**0**	**0**	**0**
	b_{41}	b_{42}	b_{43}	b_{44}
x4	**0**	**0**	**0**	**0**
C	**X1**	**X2**	**X3**	**X4**
	C_{11}	C_{12}	C_{13}	C_{14}
c1	**0**	**0**	**0**	**0.19**
	C_{21}	C_{22}	C_{23}	C_{24}
c2	**0.49**	**-0.38**	**0.46**	**-0.15**
	C_{31}	C_{32}	C_{33}	C_{34}
c3	**0**	**0**	**0**	**0**
	C_{41}	C_{42}	C_{43}	C_{44}
c4	**0**	**0**	**0**	**0**

x1 : le log abondances des petits merlus **; x2 :** le log abondances des grands merlus **; x3 :** l'écart au sex-ratio moyen **(Esr) ; x4 :** l'indice résiduel qui représente la condition corporelle chez le **merlu ; c1 :** SST anomalie d'hiver **; c2 :** SST anomalie d'été **; c3 :** WeMOI d'hiver **; c4 :** WeMOI d'été.

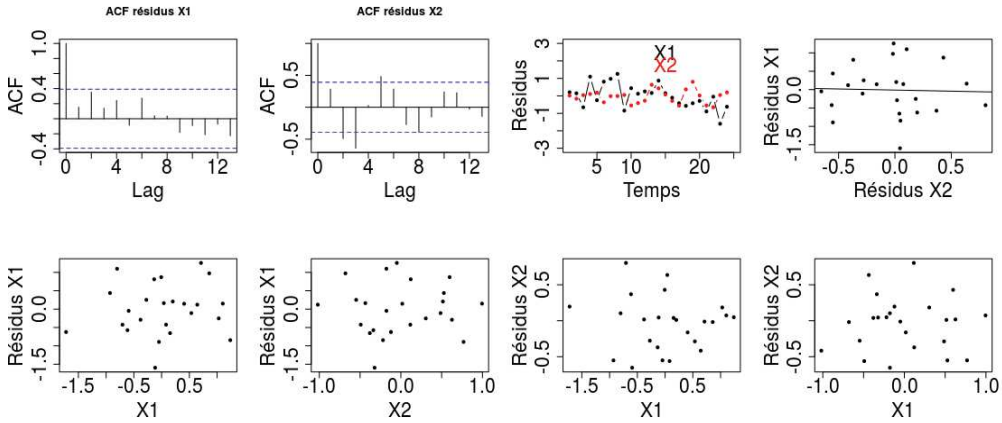


Figure 2-4. *Analyse visuelle des auto-corrélogrammes des résidus, des résidus en fonction du temps, des résidus log des abondances en fonction des résidus de l'indice résiduel, et des résidus (axe des y) en fonction de log des abondances et de l'indice résiduel pour le modèle retenu dans cette étude.*

Les Résultats du modèle numéro 4 sont illustrés par un schéma (Fig. 2-5). Ce dernier montre bien que les seuls effets restants correspondent aux effets environnementaux, et ceux liés l'abondance. En d'autres termes, le modèle ne permet pas de caractériser un effet de la condition corporelle et du sex-ratio sur les abondances de merlus, ces dernières n'étant contrôlées que par leurs interactions, et certains facteurs environnementaux. D'après le modèle final, la dynamique de la population de merlu est contrôlée par un effet stock-recrutement assez fort (b_{12}=0.37), et un effet de l'abondance du stock d'adulte sur lui-même au temps t+1(b_{22}=0.21). Les abondances de juvéniles sont influencées par le WeMOI estival (C_{14}=0.19) ; plus cette dernière est forte et plus le recrutement est important. L'abondance des adultes est sous le contrôle de plusieurs effets environnementaux : les merlus adultes semblent préférer les hivers chauds (C_{21}=0.49), et les étés froids (C_{22}=-0.37), leur abondance augmente si le WeMOI hivernal est fort (C_{23}=0.46), en revanche elle baisse si le WeMOI estival est trop importante (C_{24}=-0.15).

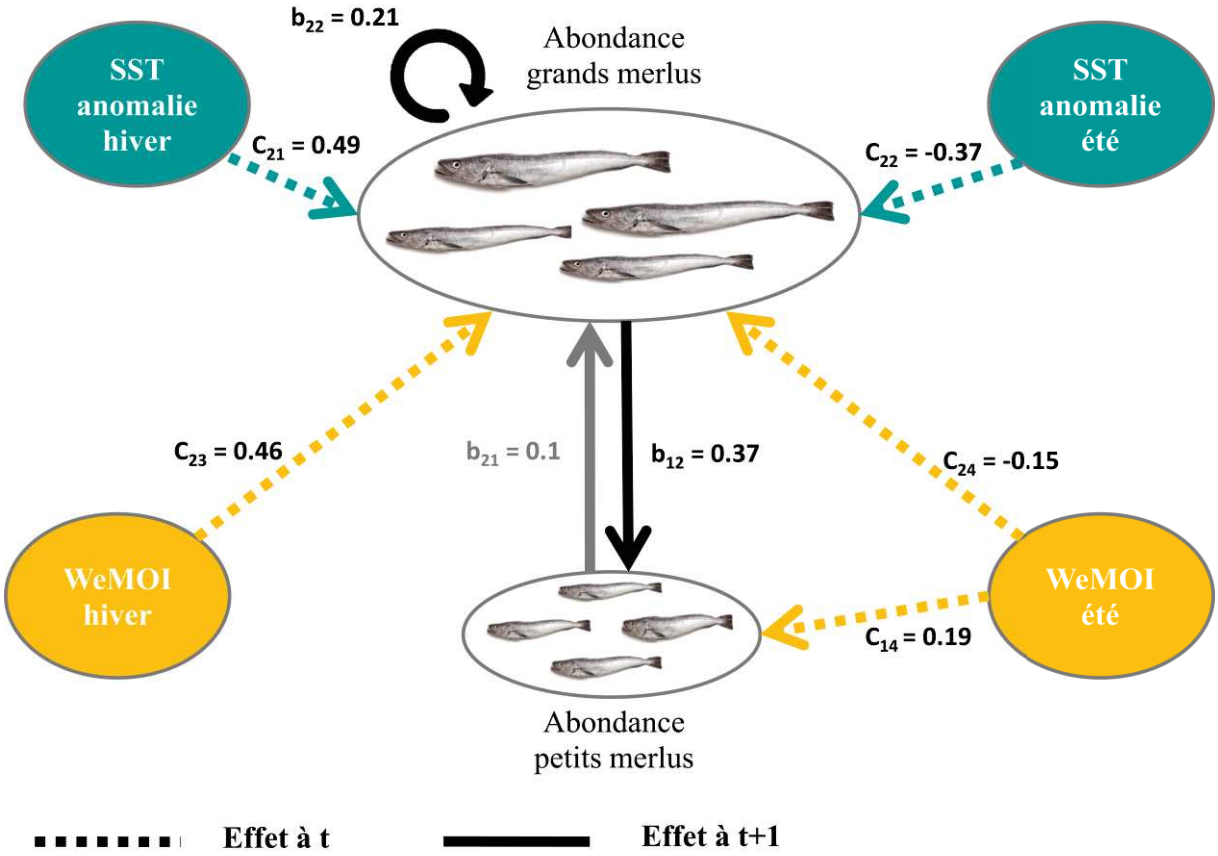


Figure 2-5. *Schéma du modèle MAR(1) expliquant la dynamique de la population de merlu M. merluccius du golfe du Lion.*

2.3.1 Projections

Un des avantages des modèles MAR(1) est qu'ils peuvent fournir des projections des changements d'abondances attendus dans le cadre de changements environnementaux de type « presse », c'est-à-dire des changements soutenus de moyenne des variables environnementales.

$$\Delta X^* = (I - B)^{-1} C\Delta_u \quad \text{.....(14)}$$

$\Delta \boldsymbol{X}^*$: La différence d'abondance. $\boldsymbol{I}$: Matrice identité. $\boldsymbol{B}$: Matrice *B*. $\boldsymbol{C\Delta_u}$: Forçage environnemental.

Nous avons donc calculé les projections des abondances des merlus juvéniles et adultes attendues sous différents scénarios d'augmentation des températures hivernales et estivales, et d'augmentation ou de diminution des WeMOI estivaux et hivernaux, Nous avons exprimé ces projections (Fig. 2-6) en termes de changements des log-abondances moyenne (des valeurs positives correspondent à une augmentation des abondances, et les valeurs négatives correspondent à une diminution de ces log-abondances). Selon les résultats obtenus, le cas le plus favorable pour les merlus adultes correspond à une hausse hivernale de la température et du WeMOI (Fig. 2-6b). A l'inverse, la situation la plus défavorable correspond à une augmentation du WeMOI estival avec une hausse des températures d'été (Fig. 2-6c). En ce

qui concerne les recrues, la variation de l'abondance est moins importante que chez les adultes (de l'ordre de la moitié). Le cas le plus favorable pour eux est le **e,** car ils sont influencés par la l'augmentation du WeMOI estival, au contraire le scénario le plus défavorable pour les recrues est le **h** avec une baisse du WeMOI estival.

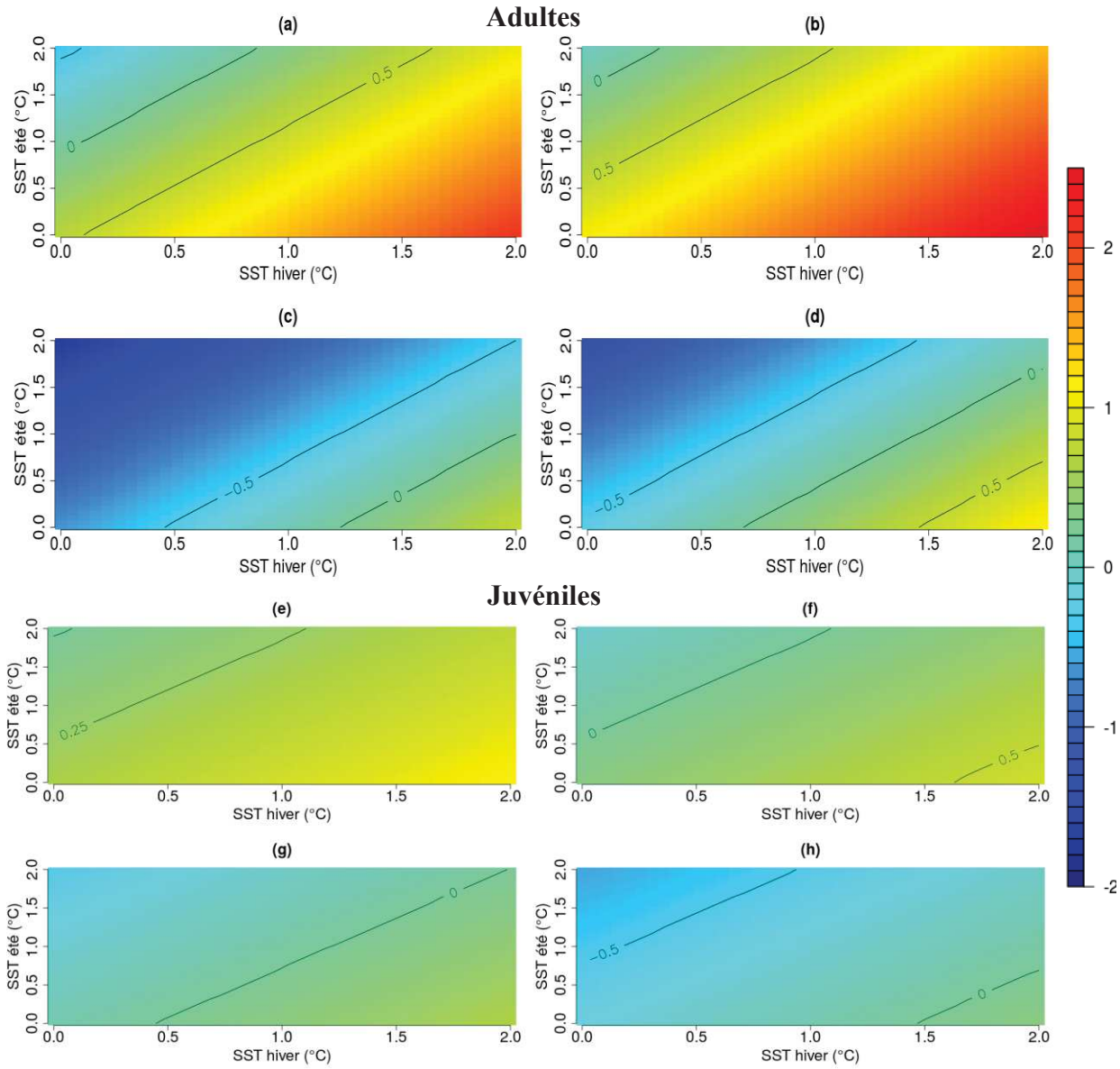


Figure 2-6. *Prédictions des log des abondances du stock de merlu **(a, b, c ,d)** et des recrues **(e, f, g, h)** dans le cas de hausse de la température d'hiver et d'été de 2°C, et dans le cas de : l'augmentation du WeMOI hivernal et estival **(a, e)** ; l'augmentation du WeMOI hivernal et de la baisse du WeMOI estival **(b, f)** ; la diminution de du WeMOI hivernal et l'augmentation du WeMOI estival **(c, g)** ;la diminution du WeMOI hivernal et estival **(d, h)**.*

3 Discussion

De nos jours, de nombreux travaux scientifiques s'attachent à comprendre l'effet du réchauffement climatique sur les espèces et les écosystèmes. Le présent travail vise à mieux comprendre les différents mécanismes à l'échelle individuelle susceptible d'impacter la dynamique des stocks exploités. Les principaux résultats sont présentés ci-dessous :

- **Absence de tendance pour le sex-ratio**

Certaines espèces de poissons ont un déterminisme du sexe température-dépendant (TSD) tel que le *Ménidia menidia* (Conover, 1984). Depuis cette découverte, les cas de TSD ont été mis en avant chez de nombreuses autres espèces de poissons dans des conditions expérimentales (Devlin & Nagahama, 2002). Très récemment, une étude (Honeycutt *et al*., 2019) a montré que le réchauffement des océans et des mers peut également déséquilibrer le sex-ratio des populations de poissons sauvages ayant un TSD. Dans tous les cas exposés, les fortes chaleurs engendrent un fort déséquilibre du sex-ratio vers les mâles. Nous testons donc cette hypothèse en se focalisant pour la première fois sur des espèces Méditerranéennes. Nous voulions faire ressortir des tendances du sex-ratio au court du temps, et mettre en lien ces dernières avec les conditions environnementales. L'analyse de la tendance de l'écart au sex-ratio moyen pour les trois espèces de poissons (*Merluccius merluccius, Mullus barbatus barbatus, Mullus surmuletus*) n'a donnée aucun résultat significatif. Les facteurs de corrélation de la DFA étaient tous en dessous du seuil de 0.2 en valeur absolue, même si ces derniers suivaient une tendance, leur participation à la formation de celle-ci n'était pas assez forte pour être significative. Cela signifierait probablement que ces espèces n'ont pas de TSD, et plutôt un déterminisme du sexe génotypique.

- **Une tendance à la baisse pour la condition corporelle de certains stocks**

Les résultats de l'analyse factorielle dynamique (DFA) font ressortir deux tendances sous-jacentes communes. Les stocks de poissons du groupe 4 (10 espèces) suivent positivement la tendance 2. Cette dernière montre une chute brutale de la condition corporelle (Fig. 3-1) concomitante à celle observée chez la sardine (Saraux *et al*., 2019). Cela prouve que l'écosystème benthique est lui aussi touché par une baisse de la condition corporelle. Les origines de celle-ci sont encore mal connues, d'autant plus que les pentes des deux tendances sont différentes ; la pente de la tendance 2 semble être plus forte, la condition corporelle chute rapidement en comparaison avec la pente de la tendance 1 qui elle a une baisse plus progressive. Cela laisse penser qu'il y aurait deux mécanismes différents à l'origine de ces deux tendances, ou alors un temps de réponse plus lent de la part de certaines espèces. Les études portants sur la condition corporelle des poissons démersaux du golfe du Lion sont rares et remontent à longtemps (Lloret *et al*., 2002 ; Ferraton *et al.,* 2007). Cette étude est la première à être menée âpres le bouleversement de l'écosystème pélagique de la région. Le but derrière ce travail était de détecter une baisse de la condition corporelle touchant les espèces démersales dans cette zone. Pour le moment, les causes de cette mauvaise condition peuvent être nombreuses: parasitisme, pollution, changement des conditions environnementales (contrôle bottom-up), dégradation du milieu… etc.

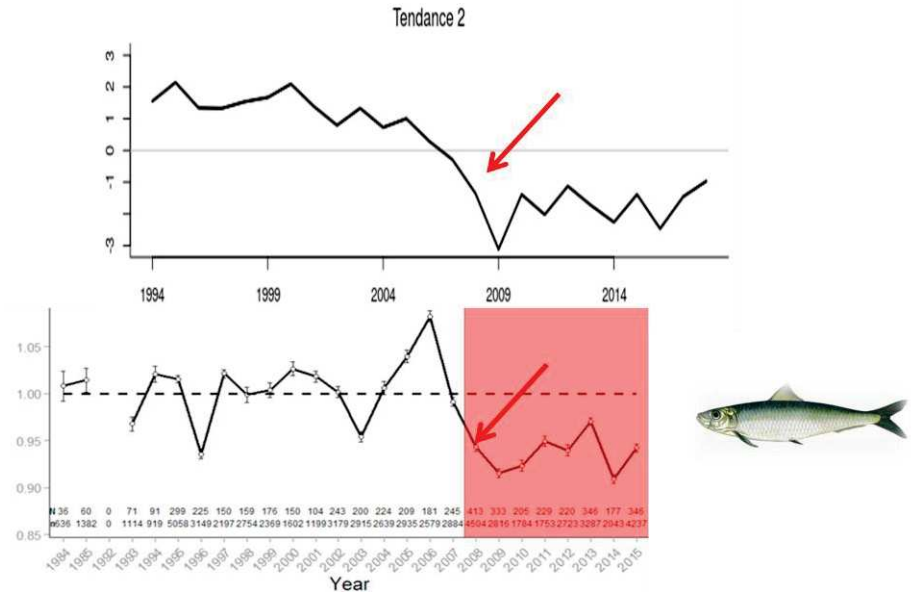


Figure 3-1. *Comparaison entre la condition corporelle de la tendance 2 (en haut) sortie de la DFA et celle de la sardine Sardina pilchardus (en bas) provenant de l'étude de Saraux et al. (2019).*

- **Une tendance à la hausse pour la condition corporelle de quelques stocks de poissons**

Les résultats de la DFA montrent que les poissons du groupe 1 suivant le contraire de la tendance 1 ont une condition corporelle qui augmente depuis environs une dizaine d'années. Ces derniers ont tous eu un changement de régime positif entre 2010 et 2014. Les mécanismes responsables de cette hausse de la condition corporelle restent inconnus. Une hypothèse serait que cette divergence reflète les capacités d'adaptations de chaque espèce. Toutefois, il est difficile de formuler une explication globale à l'ensemble de ces tendances, et des analyses plus poussées sont nécessaires pour comprendre les mécanismes sous-jacents pour chaque stock.

- **La condition corporelle et le sex-ratio n'ont pas d'impact sur la dynamique de population du merlu**

Le dernier objectif de cette étude était de tester si la dynamique d'un stock, et nous avons choisi le merlu comme exemple, pouvait être affectée par les changements de condition corporelle et de sex-ratio de ce stock. Les résultats du MAR(1) indiquent que pour ce stock, la condition corporelle et le sex-ratio de la population n'ont pas d'effet sur la dynamique du stock, à l'inverse des forçages environnementaux qui sont prépondérants. Notamment, les effets antagonistes des températures hivernales et estivales rendent la prédiction du devenir du stock de merlu très incertaine dans le contexte du changement climatique, car il est difficile de savoir si les bénéfices des hivers plus doux seront surpassés par les coûts des étés caniculaires.

- **Relation stock-recrutement**

La dynamique exposée par le modèle dévoile un effet important de l'abondance des adultes sur l'abondance des recrues. Généralement l'abondance du recrutement est indépendante de l'abondance du stock reproducteur (ou susceptible de se reproduire). Le faible taux de survie des recrues n'a rien à avoir avec la pêche, étant donné qu'on considère la mortalité lors d'une phase qui précède l'exploitation. L'effet de la pêche se focalise principalement sur le stock reproducteur et non sur le recrutement. Ce n'est que quand l'effort de pêche est porté au-delà d'un certain seuil que le recrutement est affecté (Pauly, 1984 ; Sparre & Venema 1992). Cette relation stock-recrutement reflète parfaitement l'état du stock de merlu de la GSA 7 (Geographical subareas 7), ce dernier serait en surexploitation selon le rapport de la commission générale pour la pêche en Méditerranée (GFCM, 2018).

- **Effet de la température sur l'abondance du merlu**

Le modèle construit lors de cette étude révèle que le stock des merlus adultes a une dynamique interne très dépendante de la température du milieu, et plus précisément celle de l'hiver et de l'été.

La température estivale contrôle négativement l'abondance des merlus. En effet ces animaux poïkilothermes (à sang froid), subissent directement les différences de température de l'eau. Avec le réchauffement des eaux et les vagues de chaleurs marines, les épisodes de mortalité massive des espèces marines s'accroissent au fil des ans (Harvell *et al.,* 1999; Harley *et al.,* 2006; Garrabou *et al*., 2009). En plus des vagues de chaleur, en été la thermocline se met en place, et la colonne d'eau est structurée en couche empêchant ainsi les sels nutritifs de remonter en surface, ce qui bloque la production primaire rendant cette saison pauvre en nourriture. On pourrait aussi supposer que la baisse d'abondance serait un effet de la pêche en cette saison. En été les conditions météorologiques sont meilleures, permettant ainsi aux pêcheurs de sortir pratiquement tous les jours, et accroitre ainsi l'effort de pêche.

La température hivernale quand à elle contrôle positivement l'abondance des merlus. En effet plus les hivers sont doux et plus les merlus sont abondants. Ce stock a une ponte étalée sur toute l'année avec un pique de ponte à la fin de l'hiver, et contrairement aux stratégies des espèces d'eau froide cette dernière continue à se nourrir durant la période de ponte (Domínguez-Petit & Saborido-Rey, 2010). La saison hivernale est pauvre en nourriture, on peut supposer que si les hivers sont plus chauds il y aura plus de nourriture pour les femelles qui stockeront plus d'énergie leur donnant ainsi un meilleur taux de survie durant cette saison.

- **Effet du WeMOI sur l'abondance des petits et des grands merlus – hypothèses explicatives**

Nos résultats mettent en évidence un lien entre le WeMOI et la dynamique du stock de merlu. En effet le WeMOI hivernal a un impact positif non négligeable sur l'abondance du stock adulte. En hiver le débit du Rhone est important, et la colonne d'eau est déstructurée. Les valeurs du WeMOI en cette saison sont généralement positives avec une dominance des vents

Nord-Ouest (Bonifácio, 2015). Ces vents font remonter de l'eau profonde riche en sels nutritifs (Millot, 1982), et contrairement à ce qu'on pourrait croire ils ne déstructurent pas la colonne d'eau (Bonifácio, 2015) favorisant ainsi la production primaire. Cette dernière par contrôle bottom-up aura un effet sur la survie des merlus en hiver.

En revanche le WeMOI estival a un effet positif sur les juvéniles mais négatif sur les adultes. En été la colonne d'eau est fortement structurée, et les up-wellings côtiers associées aux forts WeMOI enrichissent essentiellement la couche côtière de surface, bénéficiant principalement aux juvéniles de merlu. L'effet négatif sur les adultes pourrait à l'inverse s'expliquer par des masses d'eau appauvries sur le fond, puisque la productivité l'été reste en surface.

Conclusion

Le réchauffement climatique a un impact majeur sur la biologie et l'écologie des espèces, d'abords à l'échelle individuelle, puis à des niveaux supérieurs. Détecter ces perturbations au niveau individuel est donc la première étape pour anticiper les conséquences de celles-ci au niveau de la population. Nous voulions donc mettre en évidence l'effet du réchauffement climatique sur deux variables : la condition corporelle et le sex-ratio des populations de poissons méditerranéennes. La présente étude s'articule autours de trois grandes questions :

(1) Le changement climatique a eu un effet sur la condition corporelle des petits pélagiques. Est-ce qu'il a le même effet sur les autres organismes ?

(2) En condition expérimentale le changement de température au cours d'une période critique du développement larvaire produit un biais dans le sexe ratio. Dans un contexte de changements climatiques, observe-t'on des changements de sex-ratio chez des populations sauvages de poisson ?

(3) les effets de ces changements sur une dynamique : le merlu…

Afin d'y répondre, nous avons analysé des séries temporelles de condition corporelle et de sex-ratio de différentes espèces pour vérifier l'existence de tendances au court du temps. Puis dans la deuxième partie de cette étude nous avons tenté de modéliser le comportement de certaines d'entre elles au sein d'un modèle autoregressif multivarié d'ordre 1 MAR(1), dans le but d'abords de vérifier si ces variables sont impactés par les changements de conditions environnementales, puis comprendre comment ces mécanismes à l'échelle individuelle sont susceptible d'avoir un effet sur la dynamique du stock de merlu *Merluccius merluccius*.

A l'issue de cette étude, il nous a paru indispensable de rappeler les principaux résultats, avant de présenter les perspectives de recherche qu'il serait intéressant de développer.

D'abord, en ce qui concerne le sex-ratio, l'analyse de la DFA révèle une absence de tendance pour les trois espèces (*Merluccius merluccius, Mullus barbatus barbatus, Mullus surmuletus*). Les résultats du modèle montrent que le sex-ratio n'est pas affecté par les conditions environnementales, et qu'il n'a pas d'effet sur la dynamique du stock. Il se peut que le déterminisme du sexe chez les espèces étudiées soit génotypique et non dépendant de la température du milieu. Lors de cette étude, nous avons rencontré beaucoup de difficultés liées à l'échantillonnage, nous avons tenté de réduire les biais d'estimation du sex-ratio, cependant utiliser une autre technique tel que les marqueurs génétiques sur des juvéniles serait une alternative plus précise et donnant des résultats plus fiables.

Pour la condition corporelle, la DFA dévoile deux résultats majeurs : certains stocks ont un facteur de condition qui augmente au court du temps, d'autres en revanche ont un facteur qui baisse. Les Résultats du modèle montrent que la condition corporelle n'est pas impactée par les conditions environnementales, et qu'elle n'a pas d'effet sur la dynamique de population de

merlu. Il serait intéressant de refaire une analyse ponctuelle en utilisant des poids individuels pour l'extraction de l'indice de condition, et de comparer les résultats avec la présente étude.

Bien que la condition corporelle et le sex-ratio ont été écartés du modèle, l'abondance du merlu elle, reste fortement impactée par les conditions environnementales (SST, WeMOI). Le modèle confirme aussi l'effet de la surexploitation du stock via la relation stock-recrutement. L'application du modèle MAR(1) pour le merlu avait pour but d'évaluer de manière préliminaire notre capacité à prédire les fluctuations d'abondance du merlu dans un contexte de changement global. Ce modèle a quand même des limites. Certain *et al.* (2018) expliquent que le modèle est efficace pour les prédictions à court terme. En revanche pour les prédictions à long terme, ce dernier surestime les coefficients, néanmoins les signes de ceux-là restent raisonnables.

Pour conclure, cette étude est une première application d'un modèle MAR(1) sur une espèce méditerranéenne. A l'issue de cette approche, beaucoup de perspectives sont en vue comme de tester ce modèle sur d'autres espèces exploitées, ou encore d'essayer une version multi-spécifique de ce dernier.

Références bibliographiques

Azuma, T., Takeda, K., Doi, T., Muto, K., Akutsu, M., Sawada, M., Adachi, S., 2004. The influence of temperature on sex determination in sockeye salmon *Oncorhynchus nerka*. *Aquaculture* 234, 461–473. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2003.11.023

Barange, M., Bahri, T., Beveridge, M.C.., Cochrane, K.., Funge-Smith, S., Poulain, F., 2019. *Impacts of climate change on fisheries and aquaculture: Synthesis of current knowledge, adaptation and mitigation options.*, 627th ed. FAO Fisheries an Aquaculture Technical Paper No, Rome.

Baroiller, J.F., D'Cotta, H., Saillant, E., 2009. Environmental effects on fish sex determination and differentiation. *Sex Dev* 3, 118–135. https://doi.org/10.1159/000223077

Bensebaini, C.M., Billet, N., Certain, G., Jadaud, A., Le Roy, E., 2019. *Poissons, céphalopodes et crustacés du Golfe du Lion. Courbes de croissance. Taille et poids. Maturité sexuelle.* Retrieved from https://archimer.ifremer.fr/doc/00505/61688/

Bertrand, J., Spedicato, M.T., 2017. *Medits Handbook version 9 106.*

Bonifácio, P., 2015. *Study of the present state and of recent temporal changes in the benthic macrofauna composition of Gulf of Lions soft-bottoms macrobenthic communities, NW Mediterranean.* Université de Bordeaux, Bordeaux.

Brockwell, P.J., Davis, R.A., 1991. *Time Series: Theory and Methods*, 2nd ed, Springer Series in Statistics. Springer-Verlag, New York.

Brodziak, J., 2012. *Fitting Length-Weight Relationships with Linear Regression Using the Log-Transformed Allometric Model with Bias-Correction* (No. Rep. H-12-03). Pacific Islands Fish. Sci. Cen, Honolulu.

Bruslé, J., Bruslé, S., 1983. La gonadogenèse des Poissons. *Reproduction Nutrition Développement* 23, 453–491.

Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2002. *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*, 2nd ed. ed. Springer, New York.

Carvalho, N., Keatinge, M., Guillen, J., 2016. *The 2016 Annual Economic Report on the EU Fishing Fleet* (STECF 16-11) 17.

Certain, G., Barraquand, F., Gårdmark, A., 2018. How do MAR(1) models cope with hidden nonlinearities in ecological dynamics? *Methods in Ecology and Evolution* 9, 1975–1995. https://doi.org/10.1111/2041-210X.13021

Chatfield, C., 2003. *The Analysis of Time Series : An Introduction*, 6th ed. Chapman and Hall/CRC, New York. https://doi.org/10.4324/9780203491683

Coll, M., Piroddi, C., Steenbeek, J., Kaschner, K., Lasram, F.B.R., Aguzzi, J., Ballesteros, E., Bianchi, C.N., Corbera, J., Dailianis, T., Danovaro, R., Estrada, M., Froglia, C., Galil, B.S., Gasol, J.M., Gertwagen, R., Gil, J., Guilhaumon, F.,

Kesner-Reyes, K., Kitsos, M.-S., Koukouras, A., Lampadariou, N., Laxamana, E., Cuadra, C.M.L.-F. de la, Lotze, H.K., Martin, D., Mouillot, D., Oro, D., Raicevich, S., Rius-Barile, J., Saiz-Salinas, J.I., Vicente, C.S., Somot, S., Templado, J., Turon, X., Vafidis, D., Villanueva, R., Voultsiadou, E., 2010. The Biodiversity of the Mediterranean Sea: Estimates, Patterns, and Threats. *PLOS ONE* 5, e11842. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0011842

Conover, D.O., 1984. Adaptive Significance of Temperature-Dependent Sex Determination in a Fish. *The American Naturalist* 123, 297–313.

Conover, D.O., Heins, S.W., 1987. The Environmental and Genetic Components of Sex Ratio in *Menidia menidia* (Pisces: Atherinidae). *Copeia* 1987, 732–743. https://doi.org/10.2307/1445667

Cottingham, K.L., Schindler, D.E., 2000. Effects of Grazer Community Structure on Phytoplankton Response to Nutrient Pulses. *Ecology* 81, 183–200. https://doi.org/10.2307/177143

Cowpertwait, P.S.P., Metcalfe, A.V., 2009. *Introductory time series with R, Use R!* Springer, Dordrecht ; New York.

Cren, E.D.L., 1951. The Length-Weight Relationship and Seasonal Cycle in Gonad Weight and Condition in the Perch (*Perca fluviatilis*). *The Journal of Animal Ecology* 20, 201. https://doi.org/10.2307/1540

Darmaraki, S., Somot, S., Sevault, F., Nabat, P., Cabos Narvaez, W.D., Cavicchia, L., Djurdjevic, V., Li, L., Sannino, G., Sein, D.V., 2019. Future evolution of Marine Heatwaves in the Mediterranean Sea. *Clim Dyn 53, 1371-1392.* https://doi.org/10.1007/s00382-019-04661-z

Desjardins, J.K., Fernald, R.D., 2009. Fish Sex: Why so diverse? *Curr Opin Neurobiol* 19, 648. https://doi.org/10.1016/j.conb.2009.09.015

Devlin, R., Nagahama, Y., 2002. Review article Sex determination and sex differentiation in fish: an overview of genetic, physiological, and environmental influences. *Aquaculture* 208, 191–364. https://doi.org/10.1016/S0044-8486(02)00057-1

Domínguez-Petit, R., Saborido-Rey, F., 2010. New bioenergetic perspective of European hake (*Merluccius merluccius* L.) reproductive ecology. *Fisheries Research* 104, 83–88. https://doi.org/10.1016/j.fishres.2009.09.002

Dulvy, N.K., Rogers, S.I., Jennings, S., Stelzenmller, V., Dye, S.R., Skjoldal, H.R., 2008. Climate change and deepening of the North Sea fish assemblage: a biotic indicator of warming seas. *Journal of Applied Ecology* 45, 1029–1039. https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01488.x

FAO, 2019. *State of mediterranean and black sea fisheries 2018*. General Fisheries Commission for the Mediterranean, Rome.

Ferraton, F., Harmelin-Vivien, M., Mellon-Duval, C., Souplet, A., 2007. Spatio-temporal

variation in diet may affect condition and abundance of juvenile European hake in the Gulf of Lions (NW Mediterranean). *Marine Ecology Progress Series* 337, 197–208. https://doi.org/10.3354/meps337197

Ferre, B., Guizien, K., Durrieu de Madron, X., Palanques, A., Guillen, J., Grémare, A., 2005. Fine-grained sediment dynamics during a strong storm event in the inner-shelf of the Gulf of Lion (NW Mediterranean). *Continental Shelf Research* 25, 2410–2427. https://doi.org/10.1016/j.csr.2005.08.017

Feuilloley, G., Fromentin, J.M., Stemmann, L., Demarcq, H., Saraux, C., 2019. The small pelagic fish crisis in the Northwestern Mediterranean Sea could be environmentally driven/ Manuscrit soumis pour publication.

Free, C., Thorson, J., L. Pinsky, M., Oken, K., Wiedenmann, J., Jensen, O., 2019. Impacts of historical warming on marine fisheries production. *Science* 363, 979–983. https://doi.org/10.1126/science.aau1758

Garrabou, J., Coma, R., Bensoussan, N., Bally, M., Chevaldonné, P., Cigliano, M., Diaz, D., Harmelin, J.G., Gambi, M.C., Kersting, D.K., Ledoux, J.B., Lejeusne, C., Linares, C., Marschal, C., Pérez, T., Ribes, M., Romano, J.C., Serrano, E., Teixido, N., Torrents, O., Zabala, M., Zuberer, F., Cerrano, C., 2009. Mass mortality in Northwestern Mediterranean rocky benthic communities: effects of the 2003 heat wave. *Global Change Biology* 15, 1090–1103. https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01823.x

Geffroy, B., Douhard, M., 2019. The Adaptive Sex in Stressful Environments. *Trends in Ecology & Evolution* 34. https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.02.012

GFCM, 2018. *Working Group on Stock Assessment of Demersal Species (WGSAD).* FAO, Rome.

GFCM, 2016. *Working Group on Stock Assessment of Demersal Species (WGSAD*). FAO, Rome.

Gienapp, P., Teplitsky, C., Alho, J.S., Mills, J.A., Merilä, J., 2008. Climate change and evolution: disentangling environmental and genetic responses. *Mol. Ecol*. 17, 167–178. https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03413.x

Giorgi, F., 2006. Climate change Hot-Spots. *Geophys. Res. Let* 33, 101029/. https://doi.org/10.1029/2006GL025734

Gould, S.J., 1975. Allometry in primates, with emphasis on scaling and the evolution of the brain. *Contrib Primatol* 5, 244–292.

Hamilton, W.D., 1967. Extraordinary Sex Ratios. *Science* 156, 477–488. https://doi.org/10.1126/science.156.3774.477

Harley, C.D.G., Randall Hughes, A., Hultgren, K.M., Miner, B.G., Sorte, C.J.B., Thornber, C.S., Rodriguez, L.F., Tomanek, L., Williams, S.L., 2006. The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecol. Lett.* 9, 228–241.

https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00871.x

Harvell, C.D., Kim, K., Burkholder, J.M., Colwell, R.R., Epstein, P.R., Grimes, D.J., Hofmann, E.E., Lipp, E.K., Osterhaus, A.D.M.E., Overstreet, R.M., Porter, J.W., Smith, G.W., Vasta, G.R., 1999. Emerging Marine Diseases Climate Links and Anthropogenic Factors. *Science* 285, 1505–1510. https://doi.org/10.1126/science.285.5433.1505

Harvey, A.C., 1989. *Forecasting, Structural Time Series Models and the Kalman Filter.* Cambridge University Press.

Hayashi, Y., Kobira, H., Yamaguchi, T., Shiraishi, E., Yazawa, T., Hirai, T., Kamei, Y., Kitano, T., 2010. High temperature causes masculinization of genetically female medaka by elevation of cortisol. *Molecular Reproduction and Development* 77, 679–686. https://doi.org/10.1002/mrd.21203

Holmes, E.E., Ward, E.J., Scheuerell, M.D., 2018. *Analysis of multivariate time- series using the MARSS package.*

Holt, R.D., 1977. Predation, apparent competition, and the structure of prey communities. *Theor Popul Biol* 12, 197–129.

Honeycutt, J.L., Deck, C.A., Miller, S.C., Severance, M.E., Atkins, E.B., Luckenbach, J.A., Buckel, J.A., Daniels, H.V., Rice, J.A., Borski, R.J., Godwin, J., 2019. Warmer waters masculinize wild populations of a fish with temperature-dependent sex determination. *Scientific Reports* 9. https://doi.org/10.1038/s41598-019-42944-x

IPCC, 2014. *Climate Change 2014: Synthesis Report.* Intergovernmental Panel on Climate Change, Geneva, Switzerland.

Ives, A.R., 1995. Measuring Resilience in Stochastic Systems. *Ecological Monographs* 65, 217–233. https://doi.org/10.2307/2937138

Ives, A.R., Dennis, B., Cottingham, K.L., Carpenter, S.R., 2003. Estimating community stability and ecological interactions from time-series data. *Ecological Monographs* 73, 301–330. https://doi.org/10.1890/0012-9615(2003)073[0301:ECSAEI]2.0.CO;2

Jakob, E.M., Marshall, S.D., Uetz, G.W., 1996. Estimating Fitness: A Comparison of Body Condition Indices. *Oikos* 77, 61–67. https://doi.org/10.2307/3545585

Jensen, M.P., Allen, C.D., Eguchi, T., Bell, I.P., LaCasella, E.L., Hilton, W.A., Hof, C.A.M., Dutton, P.H., 2018. Environmental Warming and Feminization of One of the Largest Sea Turtle Populations in the World. *Current Biology* 28, 154-159.e4. https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.11.057

Jørgensen, T., 1992. Long-term changes in growth of North-east Arctic cod (*Gadus morhua*) and some environmental influences. *ICES J Mar Sci* 49, 263–278. https://doi.org/10.1093/icesjms/49.3.263

Killick, R., Eckley, I.A., 2014. changepoint: An R Package for Changepoint Analysis. *Journal of Statistical Software* 58. https://doi.org/10.18637/jss.v058.i03

Lejeusne, C., Chevaldonné, P., Pergent-Martini, C., Boudouresque, C.F., Pérez, T., 2010. Climate change effects on a miniature ocean: the highly diverse, highly impacted Mediterranean Sea. *Trends in Ecology & Evolution* 25, 250–260. https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.10.009

Lloret, J., Gil de Sola, L., Souplet, A., Galzin, R., 2002. Effects of large-scale habitat variability on condition of demersal exploited fish in the north-western Mediterranean. *ICES J Mar Sci* 59, 1215–1227. https://doi.org/10.1006/jmsc.2002.1294

Lloret, J., Shulman, G., Love, R.M., 2014. *Condition and Health Indicators of Exploited Marine Fishes.*Wiley-Blackwell. https://doi.org/10.1002/9781118752777

Louca, S., Doebeli, M., 2015. Detecting cyclicity in ecological time series. *Ecology* 96, 1724–1732. https://doi.org/10.1890/14-0126.1

Luckenbach, J.A., Borski, R.J., Daniels, H.V., Godwin, J., 2009. Sex determination in flatfishes: Mechanisms and environmental influences. *Seminars in Cell & Developmental Biology* 20, 256–263. https://doi.org/10.1016/j.semcdb.2008.12.002

Mahon, E.F., Hoar, W.S., 1956. The early development of the chum salmon, *Oncorhynchus keta* (Walbaum). *Journal of Morphology* 98, 1–47. https://doi.org/10.1002/jmor.1050980102

Martín, P., Sabatés, A., Lloret, J., Martin-Vide, J., 2012. Climate modulation of fish populations: the role of the Western Mediterranean Oscillation (WeMO) in sardine (*Sardina pilchardus*) and anchovy (*Engraulis encrasicolus*) production in the north-western Mediterranean. *Climatic Change* 110, 925–939. https://doi.org/10.1007/s10584-011-0091-z

Martin-Vide, J., Lopez-Bustins, J.-A., 2006. The Western Mediterranean Oscillation and rainfall in the Iberian Peninsula. *Int. J. Climatol*. 26, 1455–1475. https://doi.org/10.1002/joc.1388

May,R.M., 1974. *Staility and complexity in model ecosystems*., 2. ed. Princeton University Press, Princeton,New Jersey, USA.

McQuarrie, A.D.R., Tsai, C.-L., 1998. *Regression and Time Series Model Selection*. World scientific. https://doi.org/10.1142/3573

Mellon-Duval, C., Harmelin-Vivien, M., Métral, L., Loizeau, V., Mortreux, S., Roos, D., Fromentin, J.M., 2017. Trophic ecology of the European hake in the Gulf of Lions, northwestern Mediterranean Sea. *Scientia Marina* 81, 7–18. https://doi.org/10.3989/scimar.04356.01A

Micheli, F., Halpern, B.S., Walbridge, S., Ciriaco, S., Ferretti, F., Fraschetti, S., Lewison, R., Nykjaer, L., Rosenberg, A.A., 2013. Cumulative Human Impacts on Mediterranean and Black Sea Marine Ecosystems: Assessing Current Pressures and Opportunities. *PLOS ONE* 8, e79889. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0079889

Millot, C., 1982. Analysis of Upwelling in the Gulf of Lions, in: Nihoul, J.C.J. (Ed.), Elsevier

Oceanography Series, Hydrodynamics of Semi-Enclosed Seas. *Elsevier*, pp. 143–153. https://doi.org/10.1016/S0422-9894(08)71241-8

Ospina-Álvarez, N., Piferrer, F., 2008. Temperature-Dependent Sex Determination in Fish Revisited: Prevalence, a Single Sex Ratio Response Pattern, and Possible Effects of Climate Change. *PLoS ONE* 3, e2837. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0002837

Paine, R.T., 1980. Food Webs: Linkage, Interaction Strength and Community Infrastructure. *Journal of Animal Ecology* 49, 667–685. https://doi.org/10.2307/4220

Pauly, D., 1984. *Fish population dynamics in tropical waters: a manual for use with programmable calculators.* ICLARM Studies and Reviews.

Penny, W., Harrison, L., 2006. Chapter 40: Multivariate autoregressive models, In*: Statistical Parametric Mapping*. pp. 534–540.

Petrenko, A., Leredde, Y., Marsaleix, P., 2005. Circulation in a stratified and wind-forced Gulf of Lions, NW Mediterranean Sea: in situ and modeling data. *Continental Shelf Research* 25, 7–27. https://doi.org/10.1016/j.csr.2004.09.004

Pimm, S.L., 1984. The complexity and stability of ecosystems. *Nature* 307, 321–326. https://doi.org/10.1038/307321a0

Planque, B., Arneberg, P., 2018. Principal component analyses for integrated ecosystem assessments may primarily reflect methodological artefacts. *ICES J Mar Sci* 75, 1021–1028. https://doi.org/10.1093/icesjms/fsx223

Quignard, P.J.-P., 2011. *Biodiversité: la Méditerranée, évolution de sa xénodiversité ichtyique, les poissons lessepsiens et herculéens.* Presented at the Biodiversité en Méditerranée, Académie des Sciences et Lettres de Montpellier.

Raftery, A.E., Zimmer, A., Frierson, D.M.W., Startz, R., Liu, P., 2017. Less than 2 °C warming by 2100 unlikely. *Nature Climate Change* 7, 637–641. https://doi.org/10.1038/nclimate3352

Ramsey, M., Crews, D., 2009. Steroid signaling and temperature-dependent sex determination—Reviewing the evidence for early action of estrogen during ovarian determination in turtles. *Seminars in Cell & Developmental Biology, Environmental Regulation of Sex Dtermination in Vertebrates* 20, 283–292. https://doi.org/10.1016/j.semcdb.2008.10.004

Santos Pinto, J. dos, Andreu, B., 1956. Algunos aspectos del desarrollo inicial del ovario de sarina (Sardina pilchardus Walb.). *Inv. Pesq*. 5, 3–12.

Saraux, C., Van Beveren, E., Brosset, P., Queiros, Q., Bourdeix, J.-H., Dutto, G., Gasset, E., Jac, C., Bonhommeau, S., Fromentin, J.-M., 2019. Small pelagic fish dynamics: A review of mechanisms in the Gulf of Lions. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 159, 52–61.

Satoh, N., Egami, N., 1973. *Preliminary Report on Sex Differentiation in Germ Cells of Normal and Transplanted Gonads in the Fish, Oryzias latipes*, in: Schröder, J.H.

(Ed.), Genetics and Mutagenesis of Fish. Springer Berlin Heidelberg, pp. 29–32.

Schulte-Hostedde, A.I., Millar, J.S., Hickling, G.J., 2001. Evaluating body condition in small mammals. *Can. J. Zool.* 79, 1021–1029. https://doi.org/10.1139/z01-073

Sicre, M.-A., Jalali, B., Martrat, B., Schmidt, S., Bassetti, M.-A., Kallel, N., 2016. Sea surface temperature variability in the North Western Mediterranean Sea (Gulf of Lion) during the Common Era. *Earth and Planetary Science Letters* 456, 124–133. https://doi.org/10.1016/j.epsl.2016.09.032

Sivel, E., 2018. *How does the functional trait intra-specific variability impact the functional diversity measure?* (Master 2). Université de Rennes 1.

Sparre, P., Venema, S.C., 1992. *Introduction to tropical fish stock assessment.* FAO, Rome.

Steinman, A.D., Mulholland, P.J., Palumbo, A.V., Deangelis, D.L., Flum, T.E., 1992. Lotic ecosystem response to a chlorine disturbance. *Ecological Aplications* 2, 341–355.

Thiébault, S., Moatti, J.-P., Ducrocq, V., Gaume, E., Dulac, F., Hamonou, E., Shin, Y.-J., Guiot, J., Cramer, W., Boulet, G., Guégan, J.-F., Barouki, R., Annesi-Maesano, I., Marty, P., Torquebiau, E., Soussana, J.F., Aumeeruddy-Thomas, Y., Chotte, J.-L., Lacroix, D., 2016. *The Mediterranean region under climate change : a scientific update : abridged English/French version = La Méditerranée face au changement climatique : état des lieux de la recherche : version abrégée bilingue (anglais/français).* IRD, Marseille.

Valdivia, K., Jouanno, E., Volff, J.-N., Galiana-Arnoux, D., Guyomard, R., Helary, L., Mourot, B., Fostier, A., Quillet, E., Guiguen, Y., 2014. High Temperature Increases the Masculinization Rate of the All-Female (XX) Rainbow Trout "Mal" Population. *PLOS ONE* 9, e113355. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0113355

Van Beveren, E., Bonhommeau, S., Fromentin, J.-M., Bigot, J.-L., Bourdeix, J.-H., Brosset, P., Roos, D., Saraux, C., 2014. Rapid changes in growth, condition, size and age of small pelagic fish in the Mediterranean. *Mar Biol* 161, 1809–1822. https://doi.org/10.1007/s00227-014-2463-1

Warner, D.A., Shine, R., 2008. The adaptive significance of temperature-dependent sex determination in a reptile. *Nature* 451, 566–568. https://doi.org/10.1038/nature06519

Zuur, A.F., Tuck, I.D., Bailey, N., 2003. Dynamic factor analysis to estimate common trends in fisheries time series. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 60, 542–552. https://doi.org/10.1139/f03-030

Annexes

Annexe I

Les protocoles d'échantillonnage des campagnes d'estimation d'abondance tel que MEDTIS incluent généralement les mesures de la taille individuelle des poissons. Le poids individuel lui n'est pas mesuré pour des raisons de pratique et de gain de temps. Cependant, il est possible d'estimer une relation taille-poids à partir des classes de taille et de la biomasse totale d'un échantillon donné. En présence de poids individuel, la relation taille-poids s'écrit de la sorte :

$w_i = a\ l_i^b$ où w_i et l_i sont respectivement le poids et la taille individuels.

On sait que pour une espèce donnée, le poids d'un trait de chalut (ou la biomasse B_C) est égal à la somme des n poids individuels (w_i) contenus dans ce trait.

$$B_C = \sum_{i=1}^{n} w_i$$

Les classes de taille sont mesurées pour chaque individu, on a donc le nombre de classes de taille L qui est égal aux nombre d'individus n, on peut donc écrire :

$$B_C = \sum_{i=1}^{L} w_i$$

Si on remplace w_i dans cette dernière équation, on obtient :

$$B_C = \sum_{i=1}^{L} a\ l_{i\,c}^b$$

On peut donc écrire : $B_C = a\ \sum_{i=1}^{L} l_{ic}^b$

Où $l_{i\,c}$ est la valeur de la classe de taille i et du trait de chalut c.

Annexe II

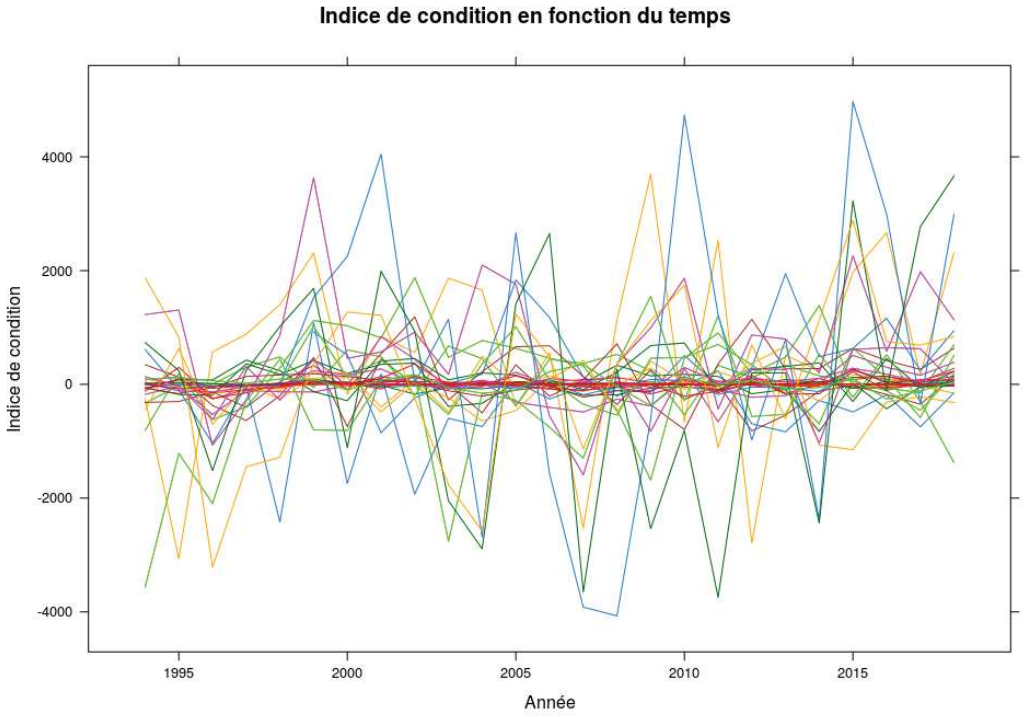


Figure- I . *Indice de condition en fonction du temps, les différentes couleurs représentent les différentes espèces étudiées.*

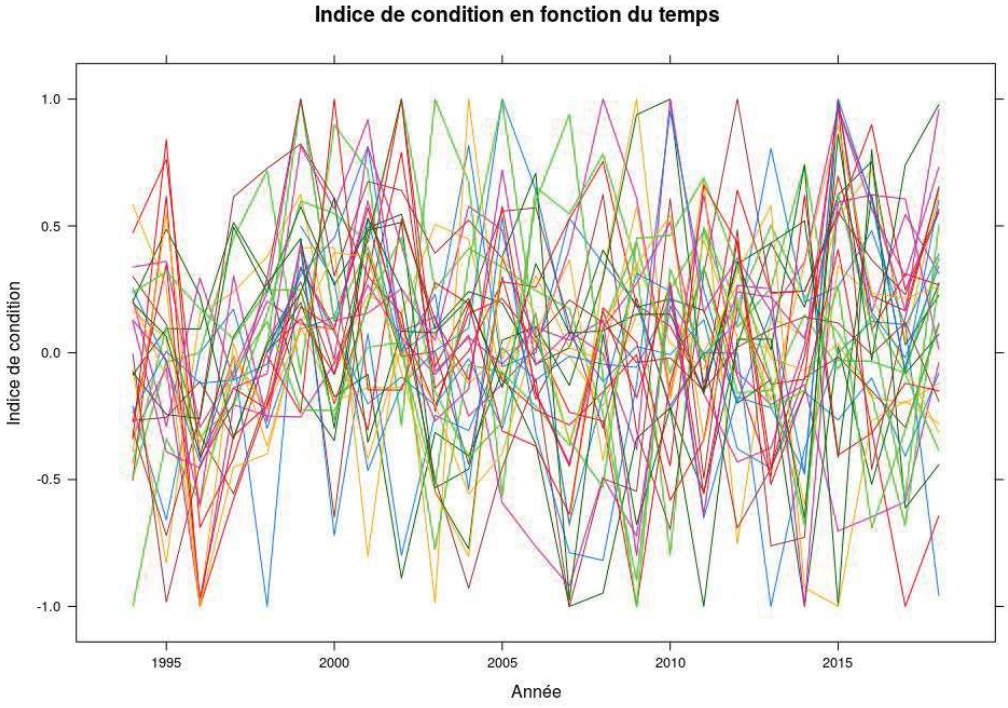


Figure- II. *Indice de condition en fonction du temps après réduction d'échelle (-1 et 1), les différentes couleurs présentent les différentes espèces.*

Annexe III

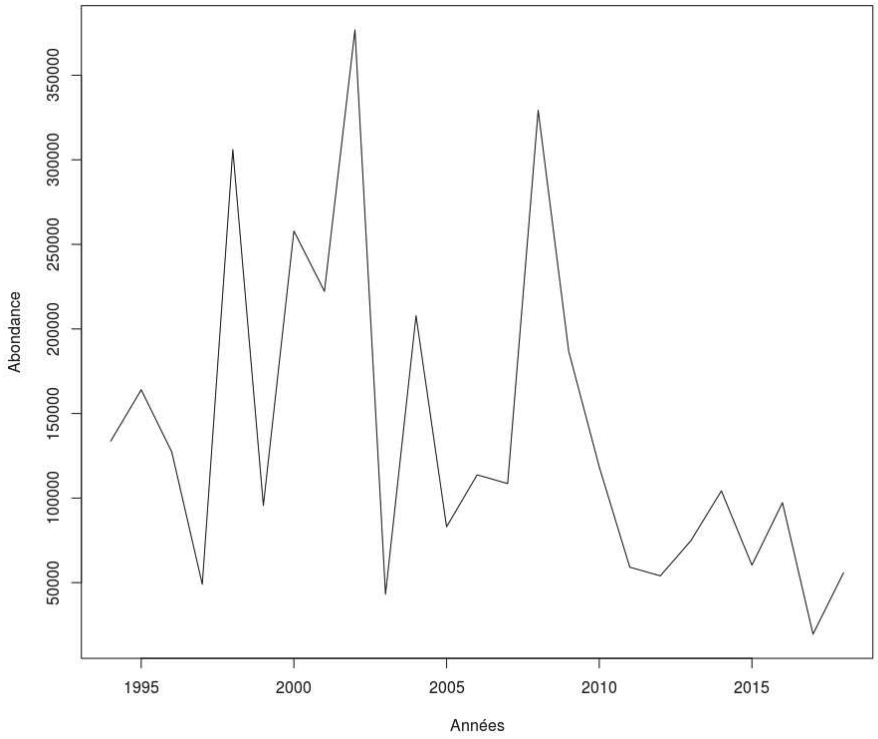


Figure- III. *Abondance des recrues de merlus Merluccius merluccius en fonction du temps.*

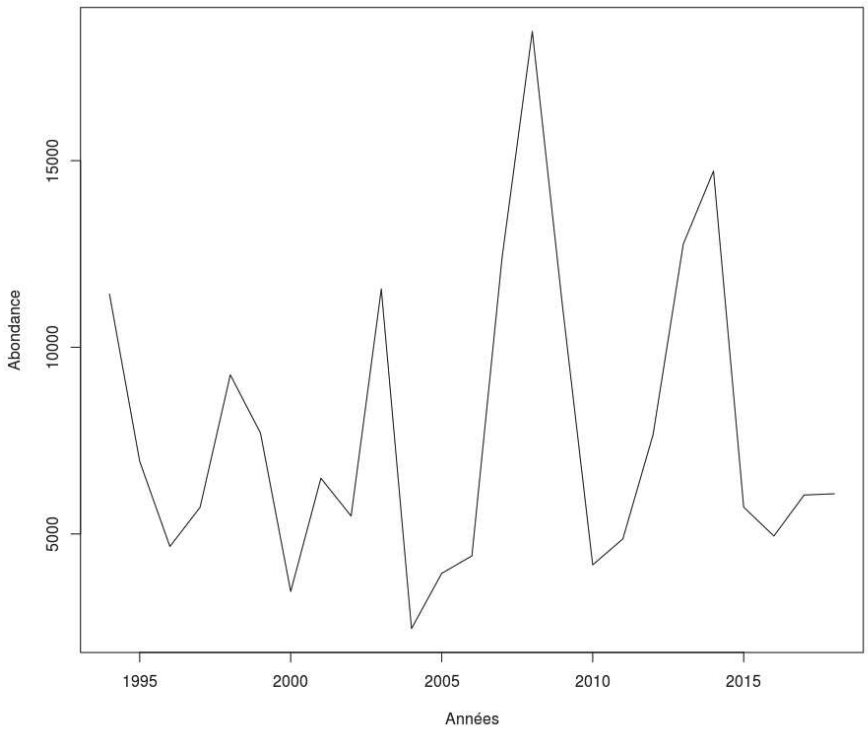


Figure- IV. *Abondance des grands merlus Merluccius merluccius en fonction du temps.*

Annexe IV

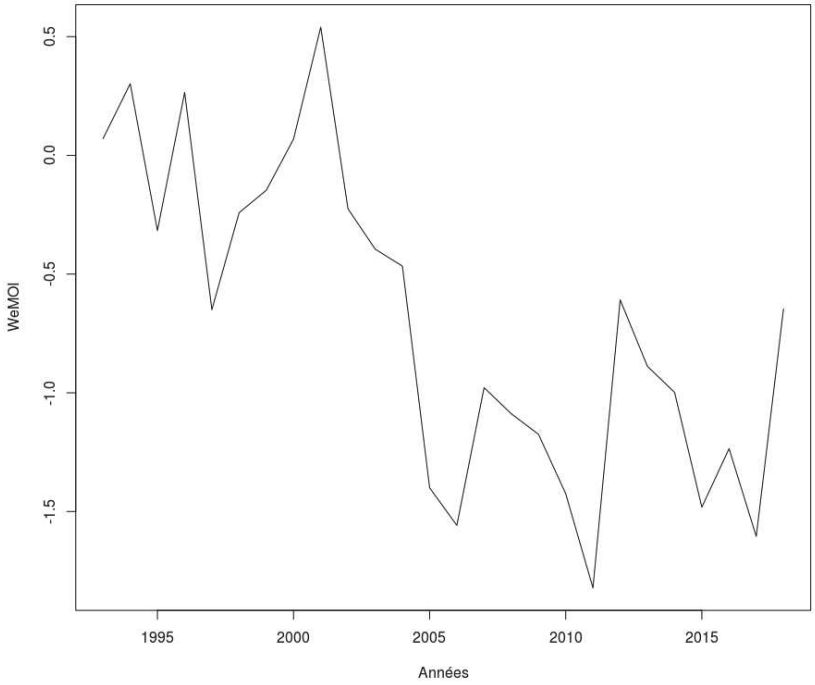


Figure- V. *Série temporelle de l'indice WeMOI estival.*

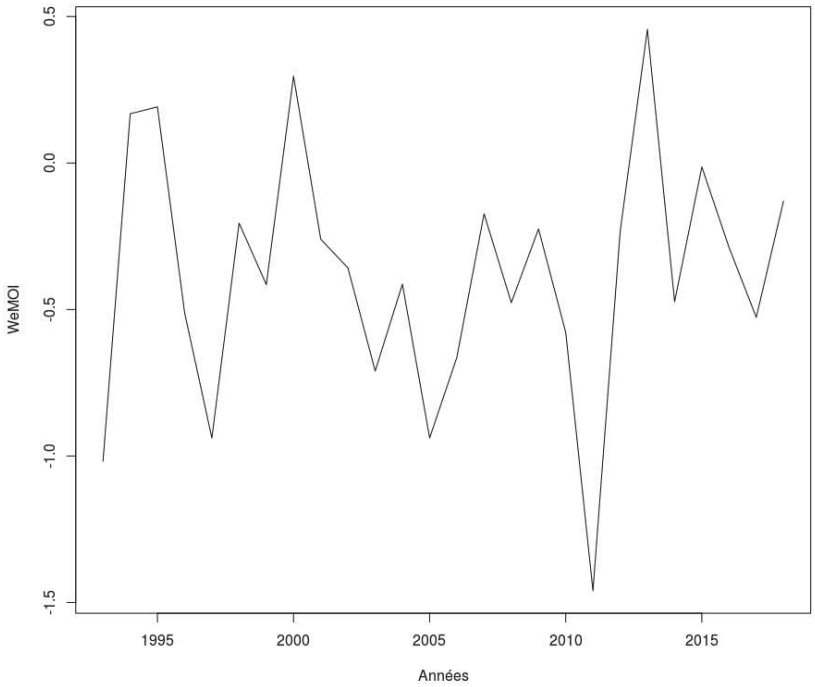


Figure- VI. *Série temporelle de l'indice WeMOI hivernal.*

Annexe V

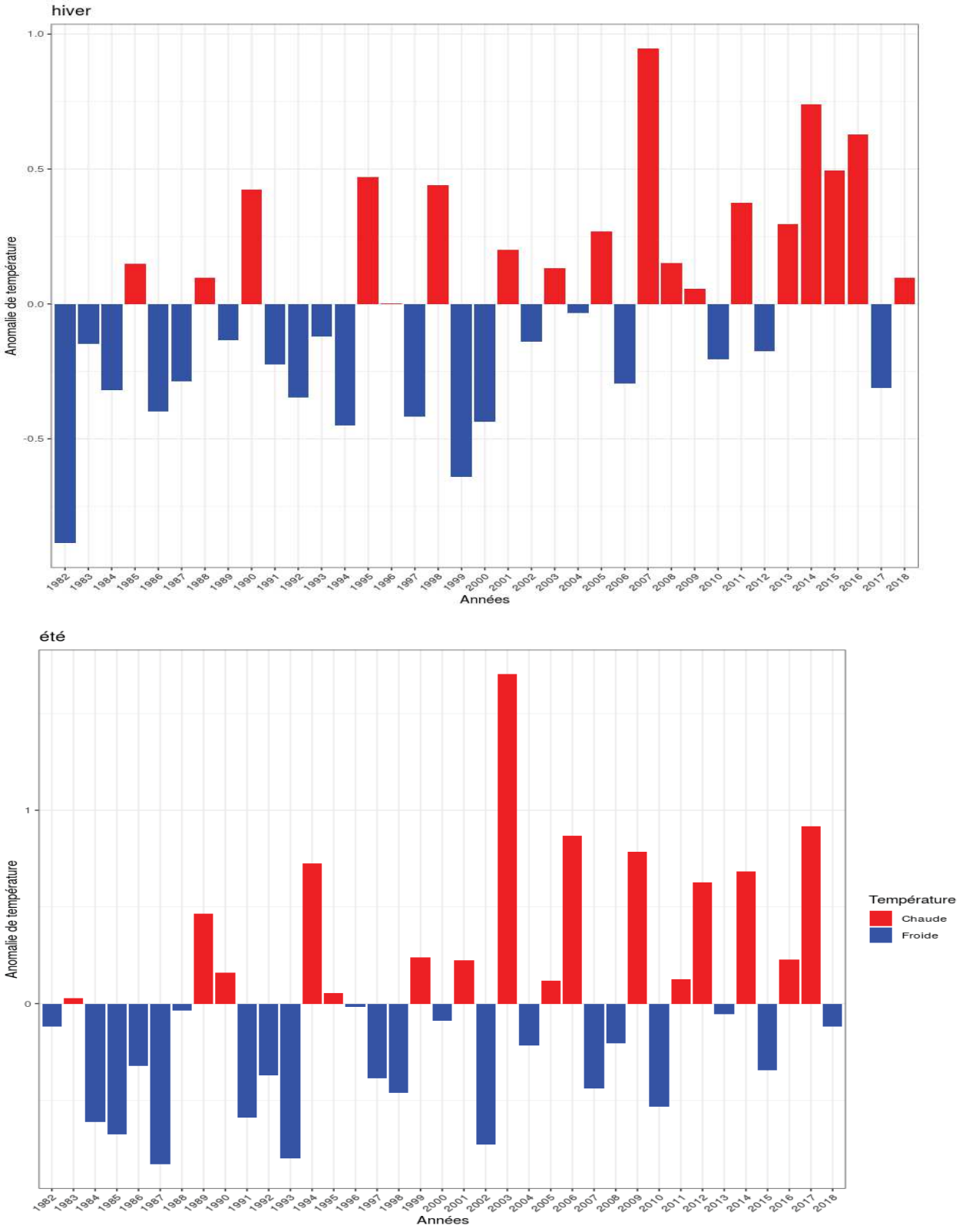


Figure- VII. *Série temporelle des anomalies de température de surface (SST).*

Annexe VI

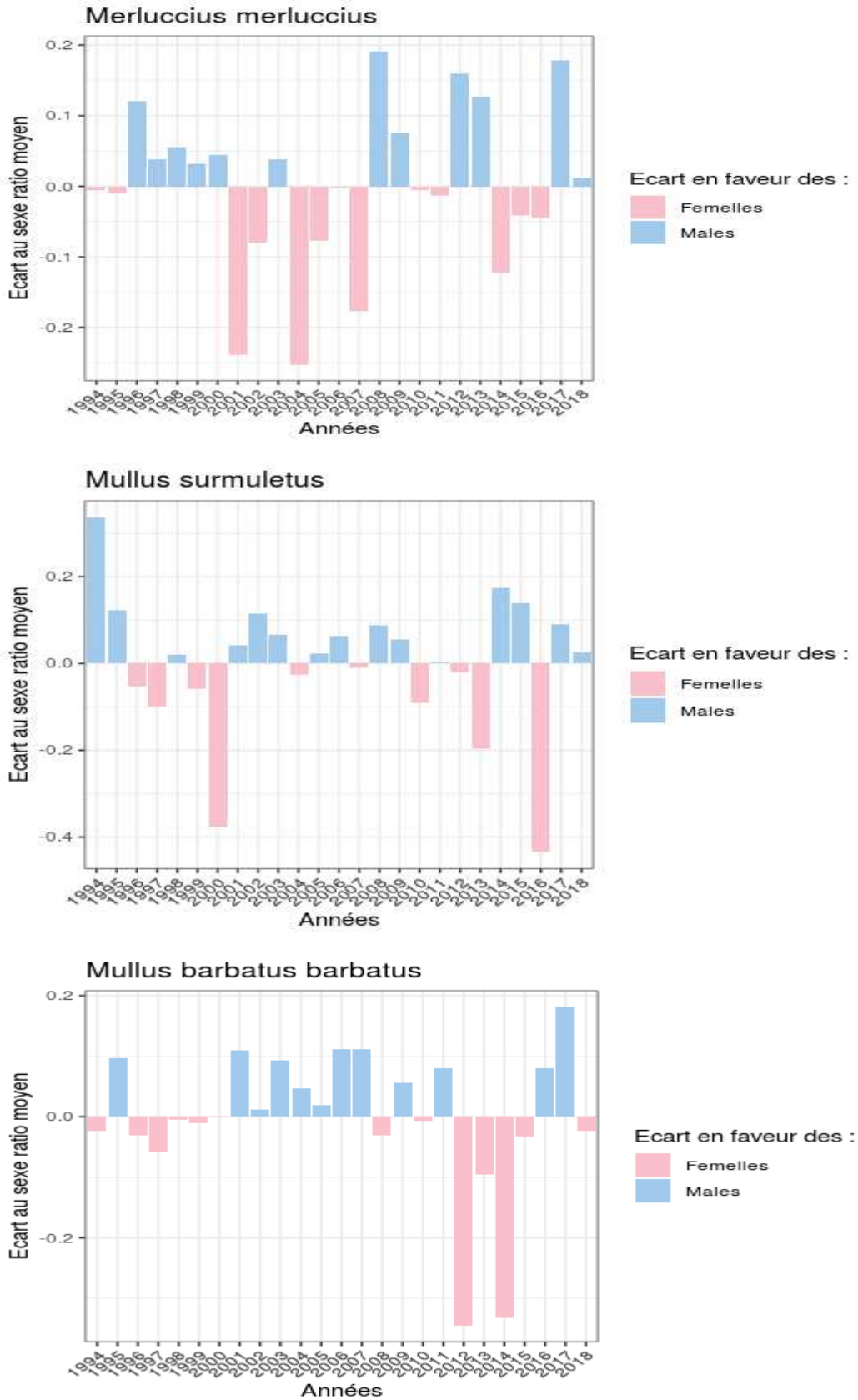


Figure- VIII. *Séries temporelle de l'écart aux sex-ratio moyen pour les trois espèces étudiées.*