

Arima en pratique avec L<sup>A</sup>T<sub>E</sub>X

## Influence des conditions tropicales sur le recrutement des larves d'anchois.

### Approche IBM

Vamara Koné<sup>1</sup> – Christophe Lett<sup>2</sup> – Pierre Fréon<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Département d'Environnement  
Centre de Recherches Océanologiques (CRO), Abidjan, Côte d'Ivoire  
kvamara@hotmail.com

<sup>2</sup>Institut de Recherche pour le Développement - UMR 212 EME/UMI 209 UMMISCO  
Centre de Recherche Halieutique Méditerranéenne et Tropicale  
Avenue Jean Monnet - BP 171- 34203, Sète Cedex, France  
christophe.lett@ird.fr, pierre.freon@ird.fr



**RÉSUMÉ.** Les anchois ont adapté leur stratégie de reproduction à l'écosystème du Benguela sud en frayant sur le banc des Aiguilles (zone peu productive) mais située en amont du courant dominant. Les œufs et larves sont ensuite transportés vers la zone de nourricerie sur la côte Ouest où a lieu le recrutement. Afin de mieux comprendre la dynamique de recrutement des juvéniles d'anchois, nous avons utilisé un modèle IBM (Individual-based Models) forcé par un modèle couplé hydrodynamique-biogéochimique (ROMS: Regional Ocean Modeling System). Les résultats de la présente étude montrent l'importance de la dynamique des diatomées sur le succès de recrutement, et confirment également l'importance de la zone, période, et profondeur de ponte sur le succès du recrutement des larves d'anchois.

**ABSTRACT.** The anchovies have adapted their reproductive strategies to the southern Benguela system by spawning over the Agulhas Bank (an area with little productivity) but located upstream the predominant current. Eggs and larvae are then advected toward the west coast where the recruitment process is taking place. In order to characterize the recruitment dynamics of the juvenile anchovies, we used an IBM model forced by a coupled hydrodynamical-biogeochemical model (ROMS: Regional Ocean Modeling Systems). The results of the present study show the importance of diatoms dynamic on the recruitment succes, and also confirm the importance of the spawning area, timing and depth on the recruitment success of the anchovy larvae.

**MOTS-CLÉS :** Modélisation 3-D, Ecosystème pélagique, Benguela Sud, IBM, Anchois, Recrutement

**KEYWORDS :** 3-D Modelling, Pelagic ecosystem, South Benguela, IBM, Anchovy, Recruitment



---

## 1. Introduction

La connaissance de la dynamique des petits poissons pélagiques présente un intérêt particulier tant pour le fonctionnement des écosystèmes marins que pour des raisons économiques. Les différentes approches de gestion des stocks développées pour des conditions stables et sur des hypothèses simples (milieu spatialement homogène, pas de variabilité inter-individuelle) ne peuvent pas être utilisées pour appréhender la dynamique de ces petits pélagiques du fait de leur durée de vie très courte et des fortes fluctuations de leur abondance. C'est dans ce sens que l'utilisation d'un modèle couplé hydrodynamique-biogéochimique avec des modèles IBM (Individual-based models, modèle individu-centrés) prend toute son importance puisque cette utilisation intègre l'hétérogénéité de l'environnement dans lequel évoluent les individus et les variabilités inter-individuelles.

Nous avons utilisé une telle approche pour mieux caractériser la dynamique de l'anchois dont la stratégie de reproduction semble adaptée aux facteurs environnementaux dans l'écosystème du Benguela sud situé le long de la côte sud-ouest de l'Afrique. Le lien entre la zone de ponte sur le banc des Aiguilles et la zone de nurserie sur la côte ouest est assuré par le jet côtier. Pendant leur transport, les oeufs et les larves sont soumis aux fluctuations des champs physiques (courant, température, salinité) et biologiques (abondance des proies) qui influencent largement le succès du transport.

Afin de mieux comprendre l'influence de ces facteurs environnementaux sur la dynamique de recrutement des larves d'anchois, nous nous intéresserons à l'influence des conditions trophiques sur le succès du transport. Les résultats sont discutés à la lumière des données collectées dans l'écosystème du Benguela sud au cours de plusieurs décennies de campagnes.

---

## 2. Approches et méthodes de modélisation

### 2.1. Modèle couplé hydrodynamique-biogéochimique

Le modèle hydrodynamique est basé sur le modèle ROMS adapté au système d'upwelling du Benguela Sud dans sa configuration PLUME par Penven [9]. Le modèle biogéochimique utilisé dans cette étude reproduit la dynamique des communautés planctoniques de l'écosystème du Benguela sud. Les processus représentés (croissance et mortalité du plancton, excrétion du zooplancton, nitrification, reminéralisation et sédimentation des détritiques) ainsi que la valeur des paramètres utilisés dans ce modèle sont détaillés dans Koné [5].

## 2.2. Modèle Individu-centré (IBM)

Le modèle IBM utilisé dans le cadre de cette étude est basé sur le modèle développé par Mullon *et al.* [7]. Les formulations mathématiques des processus (croissance et mortalité) et les valeurs des paramètres qui leur sont associés sont basées pour la plupart sur les travaux de Mullon *et al.* [7] et de Parada [8], et sur les données et les observations au laboratoire de King *et al.* [6], Brownell [2] et Thomas [10]. L'originalité de cette étude par rapport aux études antérieures est la prise en compte de l'influence des conditions trophiques sur le recrutement des anchois.

### 2.2.1. Le stade œuf

Le modèle IBM comprend initialement 5 000 particules (œufs) relâchées aléatoirement dans les cinq différentes zones de ponte sur le banc des Aiguilles [7] :

- La région ouest du banc des Aiguilles (Western Agulhas Bank - WAB)
- La région centrale du banc des Aiguilles (Central Agulhas Bank inshore - CABin)
- Au large de la région centrale du banc des Aiguilles (Central Agulhas Bank offshore - CABoff)
- La région est du banc des Aiguilles (Eastern Agulhas Bank inshore - EABin)
- Au large de la région est du banc des Aiguilles (Eastern Agulhas Bank offshore - EABoff)

Les œufs sont relâchés à différentes profondeurs (0-25 m, 25-50 m, 50-75 m) et transportés passivement. Le modèle de croissance des œufs est basé sur la formulation de Gompertz qui prend en compte l'effet de la température. La formulation originale de Gompertz est donnée par :

$$L_t = L_0 \exp[k(1 - e^{\alpha_T t})] \quad \text{avec} \quad \alpha_T = \alpha_0 e^{m(1 - e^{-\beta T})} \quad [1]$$

où  $t$  représente l'âge (j) et  $T$  la température ( $^{\circ}\text{C}$ ). Pour simplifier, l'expression de  $\alpha_T$  a été remplacée par  $\alpha_T = (nT - c)$  [7, 8]. Les paramètres  $L_0$  (taille initiale),  $k$  (constante),  $n$  (pente du taux de croissance) et  $c$  (constante) ont été déterminés à partir des données expérimentales de King *et al.* [6].  $L_0$  est de 0.025 mm et  $k$  est de 5.1493 [8]. Les paramètres  $n$  et  $c$  sont respectivement de 0.2041 et de 2.0833 avec un coefficient de détermination de  $R^2 = 0.95$ . Le passage du stade œuf au stade larvaire avec sac vitellin se produit lorsque la taille des individus (œufs) est supérieure ou égale 2.8 mm (qui correspond à la taille moyenne à l'éclosion de l'anchois du Cap [6]).

### 2.2.2. Stade larvaire avec sac vitellin

La croissance des larves pourvues de sac vitellin est donnée par l'expression linéaire suivante :

$$L(t) = gt + b \quad \text{avec} \quad g = a_1 + a_2 T \quad [2]$$

où  $g$  est le taux de croissance ( $j^{-1}$ ),  $t$  le temps ( $j$ ), et la constante  $b$  la taille à l'éclosion des œufs. Pour simplifier, nous avons choisi de prendre une formulation linéaire pour le taux de croissance dépendant de la température où  $a_1=0.02$  ( $j^{-1}$ ),  $a_2=0.03$  ( $j^{-1} \text{ } ^\circ\text{C}^{-1}$ ),  $T$  est la température en  $^\circ\text{C}$ . Les paramètres  $a_1$  et  $a_2$  ont été déterminés de manière à trouver le meilleur compromis possible entre le taux de croissance simulé et les estimations de Brownell [2] et de Thomas [10]. Nous faisons l'hypothèse que le passage du stade larvaire pourvu de sac vitellin au stade larvaire sans sac vitellin se fait à la taille critique de 4.3 mm [8].

### 2.2.3. Stade larvaire sans sac vitellin

La formulation de la croissance des larves dépourvues de sac vitellin est similaire à celle des larves pourvues de sac vitellin, à la différence qu'en plus de la limitation par la température, il y a une limitation par la nourriture. A chaque pas de temps  $\Delta t$ , la taille des individus augmente de  $\Delta L = gf\Delta t$ , où  $f$  est le terme de limitation de la croissance par la nourriture. Cette limitation est une fonction de type de Michaelis Menten  $f = Food/(ks + Food)$ .  $Food$  est la concentration ( $\text{mmolN m}^{-3}$ ) des proies,  $ks$  est la constante de demi-saturation dont la valeur est de 0.5.

Nous faisons l'hypothèse que les individus dont la taille est supérieure ou égale à 14 mm et qui atteignent la zone de nourricerie au bout de 60 jours sont considérés comme recrutés.

---

## 3. Résultats

Nous présentons ici les résultats de deux simulations : une simulation dite de référence qui ne prend pas en compte la limitation de la croissance des larves par la nourriture, et une simulation dite simulation diatomées qui intègre l'influence de la dynamique des diatomées sur le succès du transport.

La zone de ponte apparaît déterminante dans le succès du transport qui montre une variabilité spatiale très prononcée aussi bien dans la simulation de référence que dans la simulation diatomées (Figure 1a,b). Dans la simulation de référence, l'indice maximum du succès du transport est simulé dans la zone WAB avec 14% des individus relâchés dans cette zone qui atteignent la zone de nourricerie. Lorsque cette simulation est perturbée par la dynamique des diatomées, nous observons un changement et dans l'amplitude de l'indice et dans la zone du maximum (CABoff au lieu de WAB). A mesure que l'on s'éloigne de la WAB, le succès du transport diminue progressivement pour atteindre des valeurs très faibles dans EABin et EABoff.

L'évolution temporelle du succès du transport montre une variabilité assez marquée avec ou sans limitation par la nourriture (Figure 1c,d). Dans la simulation de référence, le succès du transport est maximum en été austral (janvier), et minimum en automne (mai).

Dans la simulation diatomées, le minimum a lieu en juillet au lieu de mai, et le maximum au printemps (octobre, décembre) et non plus en été.

Dans la simulation de référence, le succès du transport augmente avec la profondeur (Figure 1e). Cette tendance change dans la simulation diatomées où la profondeur optimale pour le succès de transport est la couche de subsurface 25-50 m (Figure 1f). Le minimum est toujours de surface (0-25 m) comme dans la simulation de référence.

La distribution des classes de taille des individus recrutés dans la simulation de référence montre que plus la ponte a eu lieu loin de la zone de nurserie, plus les individus recrutés sont de grande taille (Figure 2a,c,e,g,i). En effet, dans la zone côtière EABin, le mode de distribution des classes de taille est à 36 mm, dans la EABoff il est à 34 mm. Plus l'on approche de la côte ouest, plus ce mode est situé vers des petites tailles. Dans la simulation diatomées, la distribution des classes de taille des individus recrutés est très différente de celle de la simulation de référence (Figure 2b,d,f,h,j). Les classes d'individus de petite taille dominent les recrutés contrairement à la simulation de référence. Les individus recrutés ne dépassent pas 21 mm quelle que soit la zone de ponte.

---

#### 4. Discussion

Nos simulations montrent que le succès du transport dépend largement de la localisation géographique de la zone de ponte. Les plus importants succès du transport sont simulés pour les individus issus de la zone WAB dans la simulation de référence. En outre, la dynamique des diatomées apparaît également influencer la variabilité spatiale du succès du recrutement, la zone de ponte pour laquelle le succès du transport est optimal étant la zone CABoff dans la simulation diatomées. Des données récentes de la distribution des œufs d'anchois sur le banc des Aiguilles ont montré que la région CABoff était la première zone de ponte des anchois [11], contrairement aux données antérieures. Nos simulations montrent cette même tendance, ce qui suggère l'importance de ce type de proie dans l'alimentation des larves et dans la variabilité spatiale du succès de recrutement. Malgré des biomasses de proies relativement élevées dans la partie orientale du banc des Aiguilles, le succès du recrutement pour les individus issus de ces zones est faible. Cela pourrait s'expliquer par le fait que ces individus sont, soit, pris dans le courant des Aiguilles puis sa rétroflexion et entraînés vers l'Océan Indien, soit advectés vers le large dans l'Atlantique sud. Dans les deux cas, ils n'atteignent pas la côte ouest et ne sont pas recrutés.

La variabilité temporelle très prononcée simulée par le modèle est en bon accord avec les données et la stratégie de reproduction des anchois. En effet, Barange et al. [1] montrent que les conditions de survie et de recrutement sont plus favorables au printemps (octobre-décembre) qu'en été (janvier-mars). A partir de données collectées de 1965 à 1967 entre 18°E et 21°E dans la WAB, Crawford [3] a montré que la ponte a lieu de

septembre à mars avec un pic en décembre. Les résultats de nos simulations montrent des tendances similaires.

La distribution simulée des classes de taille des individus recrutés suggère la forte limitation de la croissance des larves par la nourriture, ce qui influence largement leur recrutement, à l'exception de la zone WAB où les individus arrivent très tôt dans la zone de nourricerie où les conditions trophiques leur sont favorables.

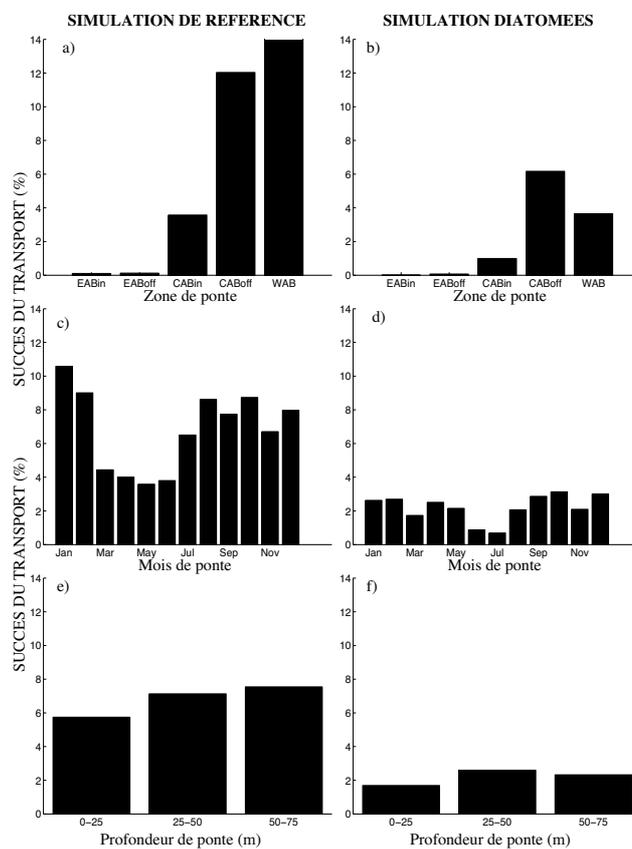
Dans la simulation de référence le succès du transport augmente avec la profondeur. Ceci est en contradiction avec le fait que les anchois pondent plutôt vers la surface [4]. Mais lorsqu'on tient compte de l'influence des conditions trophiques sur la croissance des larves, la couche de sub-surface devient optimale pour le transport, ce qui est davantage en accord avec les données. Ces résultats mettent en relief les effets combinés de la physique et de la biologie dans le processus de transport et du succès de recrutement.

---

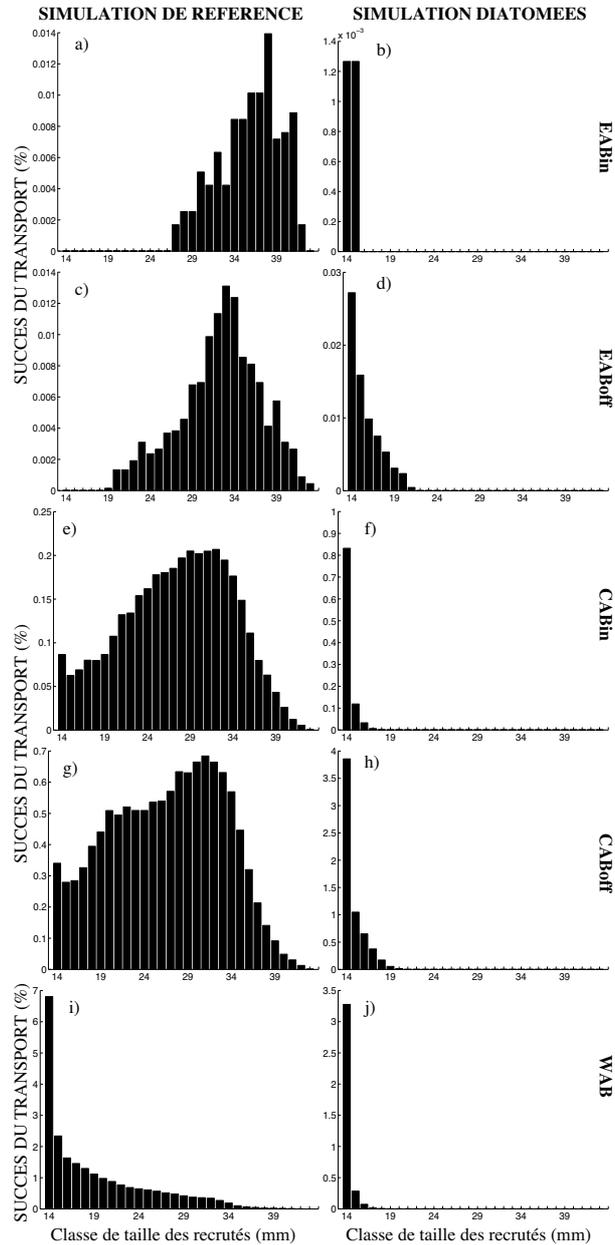
## 5. Bibliographie

- [1] BARANGE M., HAMPTON I., ROEL B., « Trends in the abundance and distribution of anchovy and sardine on the South African continental shelf in the 1990s, deduced from acoustic surveys. » *S. Afr. J. Mar. Sci.*, vol. 21, page 367-391, 1999.
- [2] BROWNELL C., « Laboratory rearing of cape Anchovy *Engraulis capensis* and south African Pilchard *Sardinops ocellata* through metamorphosis. », *S. Afr. J. Mar. Sci.*, vol. 1, page 181-188, 1983.
- [3] CRAWFORD R., « Distribution, availability and movements of anchovy *Engraulis capensis* off South Africa, 1964-1976. » *Fish. Bull. S. Afr.*, vol. 14, page 51-94, 1981.
- [4] DOPOLLO M.T., VAN DER LINGEN C.D., MOLONEY C.L., « Stage-dependent vertical distribution of pelagic fish eggs on the western Agulhas Bank, South Africa. », *Afr. J. Mar. Sci.*, vol. 27, page 249-256, 2005.
- [5] KONÉ V., « Modélisation de la production primaire et secondaire de l'écosystème de Benguela sud. Influence des conditions trophiques sur le recrutement des larves d'anchois. », Thèse de Doctorat, Université Pierre et Marie Curie (Paris VI), France, 2006.
- [6] KING D., ROBERTSON A., SHELTON P., « Laboratory observations on the early development of the anchovy *Engraulis capensis* from the Cape Peninsula. », *Fish. Bull. S. Afr.* vol. 10, page 37-45, 1978.
- [7] MULLON C., FRÉON P., PARADA C., VAN DER LINGEN C, HUGGETT J, « From particles to individuals : modelling the early stages of anchovy in the southern Benguela. » *Fish. Oceanogr.* vol. 12, n° (4-5), page 396-406, 2003.
- [8] PARADA C., « Modeling the effects of environmental and ecological processes on the transport, mortality, growth and distribution of early stages of Cape anchovy (*Engraulis encrasicolus*) in the Benguela system. » Ph. D. thesis, University of Cape Town (UCT), Cape Town, South Africa, 2003.

- [9] PENVEN P., « Etude numérique de la circulation dans le sud Benguela avec une application au recrutement des poissons. » Thèse de Doctorat, Université de Bretagne Occidentale, Brest, France, 2000.
- [10] THOMAS R., « Growth of larval pelagic fish in the South-East Atlantic from daily otolith rings in 1982/83 and 1983/84. », *S. Afr. J. Mar. Sci.*, vol. 4, page 61-77, 1986.
- [11] VAN DER LINGEN C., COETZEE J., HUTCHINGS L., « Temporal shifts in the the spatial distribution of anchovy spawners and their eggs in the southern Benguela : Implications for recruitment. », In C. van der Lingen, C. Roy, P. Fréon, M. Barange, L. Castro, M. Gutierrez, L. Nykjaer, and F. Shillington (Eds.), Report of a GLOBEC-SPACC/IDYLE/ENVIFISH workshop on Spatial Approaches to the Dynamics of Coastal Pelagic Resources and their Environment in Upwelling Areas., *GLOBEC REPORT*, n° 16, page 46-48, 2002.



**Figure 1.** Succès du transport des larves (%) de la zone de ponte vers la zone de nourricerie en fonction de la zone, de la période et de la profondeur de ponte.



**Figure 2.** Succès du transport des larves (%) de la zone de ponte vers la zone de nourricerie en fonction de la distribution de taille des individus recrutés. Noter la différence d'échelle pour l'axe des ordonnées