

**EXPLORATION DANS LE DOMAINE NON-LINEAIRE DES
RELATIONS ENTRE L'ENVIRONNEMENT ET LA DYNAMIQUE
DES POPULATIONS MARINES**

Philippe Cury ^a Claude Roy ^b

I - INTRODUCTION

Des déclinés précipités ou des accroissements drastiques de populations ont été observés dans la plupart des pêcheries pélagiques mondiales, fussent-elles importantes ou bien de petites tailles. Cette instabilité apparaît comme étant liée aux fluctuations du recrutement. Des variations importantes des recrutements sont le résultat d'une exploitation trop intense des adultes conduisant à la déplétion du stock et/ou de taux de mortalités des premiers stades qui sont reconnus comme étant particulièrement sensibles aux fluctuations environnementales (Lasker 1975, Lasker 1985, Smith 1985, Berverton 1990). Cependant les mécanismes généraux de la régulation des populations sont peut-être aussi parfois dus à des événements intervenants lors de la croissance des juvéniles (Peterman et al. 1988), la prédation peut, par exemple, jouer un rôle prépondérant pour le recrutement (Sissenwine 1984). Les facteurs responsables sont donc multiples et la nature des relations environnement-dynamique des populations indéfinie.

Des séries temporelles environnementales et écologiques sont maintenant disponibles dans la plupart des écosystèmes depuis plusieurs décennies. Si des relations existent entre les fluctuations environnementales et la dynamique des populations il est bon de se questionner sur nos capacités à pouvoir en identifier la nature. L'analyse des relations entre deux ou plusieurs variables a, la plupart du temps, été conduite en utilisant des méthodes statistiques dans le domaine linéaire (Tyler 1992) ou en utilisant des transformations a priori des variables, comme par exemple des transformations logarithmiques (Parrish and MacCall 1978). Cependant des données éparpillées qui ne révèlent pas de relations linéaires ne signifient pas obligatoirement l'absence de liens forts

^a- ORSTOM-HEA (Institut Français de Recherche Scientifique pour le Développement en Coopération), 911 av. Agropolis, BP 5045, 34032 Montpellier Cedex 1, France, tél : 67 41 94 10, fax 67 41 94 30, e-mail : cury @ orstom, orstom.fr

^b- ORSTOM Brest, BP 70, 29280 Plouzané, Tél : 98 22 45 13, fax 98 22 45 14 e-mail : croy@orstom, orstom.fr

(Kareiva 1990). L'existence de non-linéarités est familière aux écologistes. Cependant les méthodes statistiques rigoureuses permettant de les traiter sont par contre relativement nouvelles (Hastie and Tibshirani 1990). Aussi les méthodes statistiques récemment développées fournissent des outils particulièrement utiles pour explorer les relations pouvant exister entre différents jeux de données (Breiman and Friedman, 1985, Buja et al. 1989, Hastie and Tibshirani 1990, Gifi 1990). L'application de ces techniques d'analyse est envisagée ici en prenant l'exemple de l'abondance des larves d'anchois de Californie et ses relations avec les fluctuations de l'upwelling et de la biomasse parentale.

II - DONNEES ET METHODES

L'abondance moyenne annuelle de l'anchois du nord Californien anchovy (*Engraulis mordax*) a été calculée dans la principale zone de reproduction (32°N-34°N, 117.5°W-119°W) en moyennant les diverses stations d'échantillonnage réalisées entre 1951 et 1990 (cf Cury et al. 1995). En combinant les données de pêche, les résultats des campagnes de télédétection ainsi que les estimations faites sur les campagnes de production d'oeufs (Methot 1989), Jacobson and Lo (1991) ont produit des estimations de la biomasse totale d'anchois qui sont utilisées dans notre analyse. Une estimation de l'intensité de l'upwelling est donnée par la composante du large du transport d'Ekman (Bakun 1973). Cet indice d'upwelling traduit la variabilité des principales caractéristiques de l'upwelling: la dérive vers le large, l'enrichissement côtier dû à des apports en nutriments d'origine profonde et la turbulence de la couche superficielle par le vent. Les valeurs de cet indice d'upwelling sont calculées dans la zone de reproduction.

Les connaissances actuelles des liens pouvant exister entre le nombre de larves d'anchois, la biomasse totale d'anchois et les conditions environnementales ne sont pas suffisantes pour définir a priori de relations théoriques. Cependant il est intéressant d'explorer les formes empiriques que peuvent avoir de telles fonctions à l'aide de méthodes statistiques. Des algorithmes itératifs ont été récemment développés qui généralisent les régressions multiples linéaires aux modèles additifs généralisés (Hastie and Tibshirani 1990). Ces méthodes permettent d'explorer la forme des relations entre la variable prédictrice (le recrutement) et un ensemble de variables explicatives (l'intensité de l'upwelling et la biomasse totale d'anchois) sans

faire d'a priori sur la forme des transformées si ce n'est sur les critères de lissage. L'identification empirique et objective de relations dans le domaine non linéaire est ainsi rendu possible. Dans le principe ces techniques sont simples. Le modèle linéaire multivarié pour une variable prédictrice Y en fonction de p variables explicatives X_i , où $i=1, \dots, p$, et pour n observations, où $j=1, \dots, n$, est donné par la formule classique:

$$Y(j) = \sum_{i=1}^p b_i X_i(j) + e(j)$$

$$S(Y(j)) = \sum_{i=1}^p b_i T_i(X_i(j)) + w(j)$$

Le modèle de régression non-linéaire (modèle additif généralisé est donné par:

$$S(Y(j)) = \sum_{i=1}^p b_i T_i(X_i(j)) + w(j)$$

où les fonctions $S(Y)$ et $T_i(X)$ sont inconnues et doivent être estimées de façon non-paramétrique à partir des données. Plusieurs algorithmes existent qui font différentes hypothèses concernant le critère d'optimisation et la façon de calculer les lissages, citons parmi les plus utilisés: alternating conditional expectations (ACE) (Breiman and Friedman 1985); additivity and variance stabilization (AVAS) (Tibshirani 1988) and generalized additive interactive modelling (GAIM) (Hastie and Tibshirani 1990). L'approche du problème est commune à chacun des algorithmes itératifs où à chaque itération, et étant donné les estimations $S()$ et de $T_i()$, $i=k$ (où i, k est égal à 1 à p), le résidu partiel

$$S(Y(j)) = \sum_{i=1}^p b_i T_i(X_i(j)) + w(j)$$

est calculé, et la transformation $T_k()$ est calculée comme l'espérance conditionnée du résidu partiel sachant X_k . Cette espérance conditionnée est estimée à partir des données en utilisant des lisseurs. Comme les b_i sont simplement des facteurs d'échelle, ACE and AVAS introduisent ces b_i dans la fonction $T_i()$, alors que GAIM estime les b_i afin de calculer des tests de calculs de variance sur les paramètres. Les algorithmes convergent vers des

solutions optimales étant donné le critère retenu (comme le coefficient de corrélation maximum entre la variable à prédire et les variables prédictrices dans le cas de ACE). Chacun de ces algorithmes possède ses propres méthodes de lissage et ses propres critères de convergence. Il y a un véritable compromis entre biais et variance qui peut-être gouverné en ajustant les paramètres de lissage. Une faible valeur du paramètre de lissage produit un ajustement presque parfait mais fortement biaisé. Inversement une forte valeur du paramètre de lissage produit un ajustement très lissé qui est non biaisé mais qui possède une forte variance.

Ainsi les résultats d'un ou de l'autre des algorithmes doivent être considérés avec précaution. Comme avec l'utilisation de toute méthode statistique, l'interprétation doit tenir compte des biais potentiels liés à l'utilisation des techniques. Une façon de procéder est d'utiliser différentes techniques sur un même jeu de données afin de tester la robustesse des résultats. Lorsque chacun des algorithmes produit des résultats similaires on peut alors accorder plus de poids aux analyses. Ce qui n'empêche bien évidemment pas de valider les résultats obtenus à l'aide d'une connaissance écologique fine et théorique.

III - RESULTATS

La relation entre le nombre de larves, l'intensité de l'upwelling et la biomasse parentale d'anchois mesurés entre 1951 et 1990 est exploré à l'aide de ACE, AVAS et GAIM. Les transformées correspondant à la variable prédictrice (le nombre de larves) et les variables explicatives (upwelling et biomasse parentale) figurent respectivement sur les figures 1A et 1B/C.). Elles permettent d'expliquer 84% de la variabilité inter-annuelle tandis qu'une analyse en terme de régression linéaire classique ne permet d'expliquer que 37% de cette variance et rejette l'effet de l'environnement. La transformée du nombre de larves (A) indique qu'une transformation logarithmique est souhaitable, celle de l'indice d'upwelling (B) qu'une relation en forme de dôme relie le nombre de larves et l'upwelling, celle de la biomasse parentale (C) que le nombre de larves s'accroît avec la biomasse parentale jusqu'à une valeur de 0.5 millions de tonnes pour être indépendant pour des valeurs plus élevées.

Des résultats similaires sont produits avec l'algorithme AVAS (figures non présentées). Des transformations empiriques optimales sont obtenues avec GAIM en utilisant le log du nombre de larves (GAIM ne permet pas de transformer les Y). Le coefficient de corrélation est égal à 74%. Les transformations de la biomasse d'anchois sont proches de celles obtenues

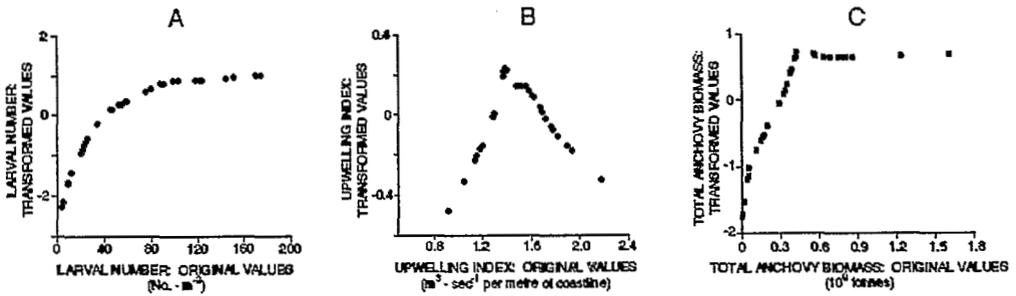


Figure 1 : Relation entre le nombre de larves avec l'intensité de l'upwelling et la biomasse d'anchois entre 1951 et 1990 dans le courant de Californie (Cury et al. 1995).

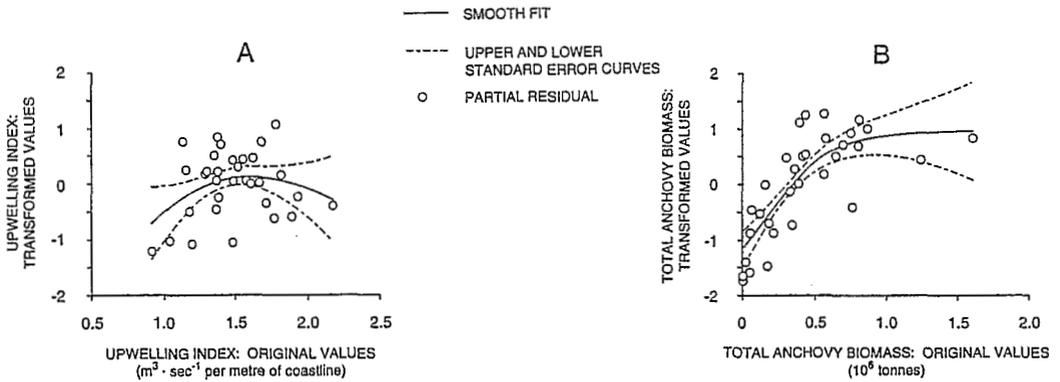


Figure 2 : Lissage, intervalle de confiance et résidus partiels pour les valeurs d'indices d'upwelling et de la biomasse totale d'anchois obtenus à l'aide de l'algorithme. GAIM (tiré de Cury et al. 1995).

IV - DISCUSSION

On se reportera à Cury et al. 1995 pour une interprétation écologique de ces résultats qui suggèrent que le nombre de larves d'anchois a une relation en forme de dôme avec l'upwelling et une relation asymptotique avec la biomasse parentale. Ces résultats confirment que l'upwelling peut avoir tantôt un effet positif ou négatif sur le recrutement, selon son intensité (Parrish et al. 1981; Lasker 1975; Peterman and Bradford 1987; Wroblewski and Richman 1987, Cushing 1990). Les effets densito-dépendants peuvent être mis en évidence, par exemple des effets seuils (Mendelssohn and Cury 1987; Cury et Roy, 1989).

De nouvelles méthodes statistiques permettent l'exploration de relations non-linéaires pouvant exister entre les fluctuations environnementales et les réponses des populations. En écologie ces nouveaux outils (Efron and Tibshirani 1991) prodiguent de nouveaux regards sur les données et renouvellent nos visions en dynamique des populations (Mendelssohn and Cury 1987; Cury and Roy 1989, 1991). Cependant la détection d'effets environnementaux non linéaires en dynamique des populations se heurtent à différentes limitations:

(1) Plusieurs décennies de données sont nécessaires et sont souvent à considérer à une échelle de temps annuelle, ne permettant ainsi que le traitement de quelques points. Ceci est une limitation certaine notamment pour explorer d'éventuelles relations non linéaires qui requièrent toujours plus de données qu'une exploration dans le domaine linéaire.

(2) La récolte de données environnementales et écologiques au niveau d'un écosystème durant plusieurs décennies est laborieuse et pénible. Obtenir des financements sur le long terme est toujours délicat.

(3) L'homogénéité des séries temporelles sur une longue période est souvent remise en cause: des changements qualitatifs et quantitatifs affectent leur qualité.

(4) L'absence d'une profonde compréhension des mécanismes causaux entraîne un choix empirique de variables; ce choix peut ou ne peut pas être judicieux en terme de dynamique des populations.

(5) Des corrélations entre la variabilité climatique et les réponses des populations seront plutôt faibles qu'élevées, rendant toute généralisation difficile à établir.

Ainsi, des précautions doivent obligatoirement être prises et il faut modérer tout optimisme lorsque l'on explore les non linéarités en dynamique des populations.

BIBLIOGRAPHIE

- BAKUN (A.), 1973. Coastal upwelling indices, West Coast of North America 1946-71. U.S. Dep. Comm., NOAA Tech. Rep. NMFS SSRF-671. 103p.
- BREIMAN (L.) AND FRIEDMAN.(J.H.) 1985. Estimating optimal transformations for multiple regression and correlation. *J. Am. Stat. Assoc.* 80 (391): 580-619.
- BUJA (A.), HASTIE (T.) AND TIBSHIRANI (R.), 1989. Linear smoothers and additive models (with discussion). *Ann. Statist.* 17 : 453-555.
- CURY (P.) AND ROY.(C.), 1989. Optimal environmental window and pelagic fish recruitment success in upwelling areas. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 46: 670-680.
- CURY (P.) ET ROY (C.), (eds).1991. *Pêcheries ouest-africaines: variabilité, instabilité et changement*. ORSTOM, Paris. 525p.
- CURY (P.), ROY (C.), MENDELSSOHN (R.), BAKUN (A.), USBY (D. M.), AND PARRISHR.(R. H.), 1995. Moderate is better: exploring nonlinear climatic effects on the Californian anchovy (*Engraulis mordax*). In Press in *Can.J. Fish. Aquat. Sci.* 1995.
- CUSHING (D.H.), 1990. Plankton production and year-class strength in fish populations: an update of the match/mismatch hypothesis. *Advances in Marine Biology Academic Press* 26: 249-293.
- EFRON (B.) AND TIBSHIRANI (R.) 1991. *Statistical data analysis in the computer age*. *Science* 253: 390-395.
- GIFI (A.), 1990. *Nonlinear Multivariate Analysis*. John Wiley and Sons, Chichester. 579 p.
- HASTIE (T.) AND TIBSHIRANI (R.) 1990. *Generalized Additive Models*. Chapman and Hall, London. 335p.
- JACOBSON (L.D.) AND (N.C.), LO.1991. Spawning biomass of the northern anchovy in 1991. NMFS, SWFC Admin. Rep. LJ 91-19.

- KAREIVA (P.M.), 1990. Stability from variability. *Nature* 344: 111-112.
between onshore chlorophyll maximum layers and successful first feeding.
Fish. Bull. 73 : 453-462.
- LASKER (R.) (ED.) 1981. *Marine fish larvae. Morphology, ecology and relation to fisheries.* University of Washington Press. 131 p..
- LASKER (R.) 1985. What limits clupeoid production ? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 42 : 31-38.
- MENDELSSOHN (R.) AND CURY.(P.), 1987. FLUCTUATIONS OF A FORTNIGHTLY ABUNDANCE index of the Ivoirian coastal pelagic species and associated environmental conditions. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 44: 408-428.
- METHOT (R.D.), 1989. Synthetic estimates of historical abundance and mortality for Northern anchovy. *American Fisheries Symposium* 6: 66-82.
- PARRISH (R. H.), NELSON (C.S.) AND BAKUN (A.) 1981. Transport mechanisms and reproductive success of fishes in the California current. *Biol. Oceanogr.* 1 (2): 175-203.
- PARRISH (R.H.) AND MACCALL (A.D.) 1978. Climatic Variation and exploitation in the Pacific mackerel fishery. *Fish Bull* 167 : 1-110.
- PETERMAN (M.R.), BRADFORD (M.J.), LO (N.C),. AND METHOT. (R.D.) 1988. Contribution of early life stages to interannual variability in recruitment of northern anchovy (*Engraulis mordax*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* Vol. 45: 8-16.
- SISSENWINE (M. P.), 1984. Why do fish populations vary ? In R.M. May.(ed.).*Exploitation of marine communities*, Dahlem Konferenzen. Springer-Verlag, Life Science Research Report 32: 59-94.
- TIBSHIRANI (R.), 1988. Estimating transformations for regression via additivity and variance stabilization. *J. of the Amer. Stat. Ass.* 83 (402): 394-405.
- TYLER (A. V.), 1992. A context for recruitment correlations : why marine fisheries biologists should still look for them. *Fisheries Oceanography* : 1 (1):97-107.
- WROBLEWSKI (J.S.) AND RICHMAN.(J.G.), 1987. The non-linear response of plankton to wind mixing events - implications for survy of larval northern anchovy. *J. Plankton Res.* 9 (1) : 103-123.