

MODELISATION DU CYCLE DE VIE DE LA SOLE DU GOLFE DE GASCOGNE

Ovide Arino^a et Constantin Koutsikopoulos^b

I - INTRODUCTION

Dans la présentation du contexte et des interrogations les passages en gras indiquent des processus qui seront intégrés dans le modèle.

Durant la première phase (1985-1992) du projet "sole" dans le cadre du PNDR un effort important a été développé pour l'observation des phénomènes *in situ* et pour la mise au point d'outils dans un cadre expérimental et leur utilisation dans le milieu naturel. Les travaux effectués ont mis en évidence des particularités dans le cycle de vie de l'espèce dans le Golfe de Gascogne. Une grande partie de la recherche a été consacrée à l'analyse des processus spatiaux. Le cycle de vie de la sole dans le Golfe de Gascogne est marqué par deux étapes où les mécanismes de transport jouent un rôle primordial : le déplacement des jeunes stades (oeufs et larves) de la frayère du large aux nourriceries côtières et plus tard, au moment de la maturation de jeunes adultes (en moyenne 2.5 ans plus tard), la migration vers les frayères situées à une distance de 40 à 80 km de la côte. Durant la première étape deux processus fondamentaux rentrent en jeu : **l'advection** (transport net) et **la diffusion** (diffusion turbulente et biodiffusion). Dans le Golfe de Gascogne le transport net est relativement limité et la diffusion devient une composante majeure. Mise à part la robustesse intrinsèque des mécanismes diffusifs ils donnent des caractéristiques particulières aux systèmes concernés. Ils garantissent des échanges entre structures.

En parallèle, les études sur la croissance et la physiologie des jeunes stades (otolithométrie larvaire) ont mis en évidence des phénomènes intéressants qui conditionnent cette étape de transport. D'une part elles fournissent des estimations du **rythme de la croissance des stades larvaires** et de **l'évolution temporelle de la ponte** par rétrocalcul et d'autre part elles ont mis en évidence que **la taille à la métamorphose varie peu**. Considérant que le développement

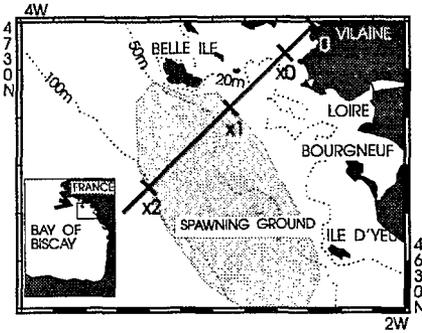
^a - Laboratoire de Mathématiques Appliquées, Université de Pau

^b - Laboratoire d'Ecologie Halieutique, Ifremer, Centre de Nantes

des stades larvaires se fait durant le **réchauffement printanier**, nous constatons que l'âge à la métamorphose varie en fonction de la date de naissance (les individus nés en avril arrivent à la métamorphose plus vite que ceux pondus en février car les températures sont plus élevées). La conséquence de ce phénomène est complexe : si le taux de mortalité est indépendant de la saison la **probabilité de survie** au stade de la métamorphose est plus forte pour les individus nés tardivement mais leur **probabilité d'arrivée à la côte** par un processus diffusif est plus faible car le temps disponible pour effectuer le trajet est plus court. La probabilité p d'une dispersion réussie est égale au produit de la probabilité d'arrivée à la côte pt et de la probabilité de survie ps ($p = pt * ps$). La résultante des interactions citées précédemment mérite une attention particulière. Durant la saison de ponte (janvier à avril), peut-on détecter une période caractérisée par un p plus élevé?

La sole du Golfe de Gascogne a toutes les caractéristiques des "espèces dépendantes des estuaires ou baies abritées". Ainsi la grande majorité des **juvéniles** continue sa **croissance** dans les nourriceries côtières qui sont en général des zones géographiquement bien identifiées. Au moment de la maturité sexuelle (à l'âge de 2-3 ans) les individus quittent le secteur côtier pour **migrer vers les frayères du large**. L'analyse des résultats des marquages de l'opération "SIDON", effectués en 1992 dans les nourriceries de la baie de Vilaine et des Pertuis pour l'étude de la liaison nourricerie-frayère confirme les résultats des années 1980-81. La **migration apparaît en phase avec l'évolution de la température** dans le secteur côtier. Les individus se déplacent vers le large où la température en période hivernale est plus élevée. Il ne semble pas y avoir de direction privilégiée à la sortie des nourriceries vers les frayères. Ceci met en évidence un autre processus diffusif à cette étape du cycle de la vie de l'espèce dans le Golfe de Gascogne (dans ce cas la **dispersion** est due au déplacement actif des individus sur le fond mais les mêmes lois de la diffusion s'appliquent avec comme seul changement le coefficient de diffusion). Durant la **phase adulte** (de 2-3 à +10 ans) la **dispersion** continue et les principaux éléments qui semblent intéressants à considérer en même temps que l'**évolution des effectifs** en fonction de l'âge sont l'**évolution de la fécondité** avec l'âge et un éventuel **processus de concentration** des individus dans les lieux des frayères.

II - LA BASE DU MODELE



Il s'agit d'une description de la structure du modèle avec ses compartiments et les fonctions caractérisant les processus considérés. C'est une première approche qui permettra d'évaluer l'importance relative des différentes composantes. Elle est volontairement simplifiée pour aider le dialogue entre disciplines et pour faciliter une analyse qui est nécessaire pour les étapes ultérieures. Dans cette première tentative nous avons décidé de traiter le

problème à une seule dimension : le gradient côte-large. L'espace est donc modélisé par une demi-droite, avec la côte en $x=0$, la nurricerie située dans l'intervalle $[0,x_0]$, les frayères dans l'intervalle $[x_1,x_2]$, $x_1 > x_0$

A - Les fonctions d'état

$B(t,x)$: oeufs produits par unité de temps et d'espace à l'instant t à la position x .

$\int_{t_1}^{t_2} \int_{x_1}^{x_2} B(t,x) dx dt$: nombre d'oeufs produits dans l'intervalle $[x_1,x_2]$ au cours de la période $[t_1,t_2]$.

$L(a,t,x)$: larves par unité d'âge et d'espace, à l'instant t , d'âge a , à la position x .

$\int_{a_1}^{a_2} \int_{x_1}^{x_2} L(a,t,x) dx da$: nombre de larves qui, à l'instant t ont un âge entre a_1 et a_2 et sont situées dans la zone $[x_1,x_2]$

$J(a,t)$: juvéniles par unité d'âge, d'âge a , à l'instant t . Par définition tous les juvéniles se trouvent à l'intérieur de la zone $[0,x_0]$ (la nurricerie).

$\int_{a_1}^{a_2} J(a,t) da$: nombre de juvéniles ayant à l'instant t un âge compris entre a_1 et a_2 .

$M(a,t,x)$: adultes par unité d'âge (a) et d'espace (x), à l'instant t , d'âge a , à la

position x . $\int_{a_1}^{a_2} \int_{x_1}^{x_2} M(a,t,x) dx da$: nombre d'adultes qui, à l'instant t , ont un âge entre a_1 et a_2 et sont situés dans la zone $[x_1,x_2]$

L'âge des larves est l'âge depuis la naissance. L'âge des juvéniles est l'âge depuis l'entrée dans le stade juvénile. L'âge des adultes est l'âge depuis l'entrée dans le stade adulte. Les larves entrent dans le stade juvénile quand elles atteignent une taille seuil l^* . La taille à la métamorphose varie peu et par conséquent le temps nécessaire pour atteindre cette taille change en fonction de la

saison (croissance en environnement changeant). La croissance en taille des larves suit la loi : $dl/dt = f(t)$ ce qui donne: $l(a, t) = \int_{t-a}^t f(t)dt$.

L'équation : $l(a,t)=l^*$ donne $a=a^*(t)$

Interprétation : les larves devenant juvéniles à t sont nées à l'instant $t-a^*(t)$.

B - Les équations

1) Production des oeufs

$$B(t, x) = \int_0^{\infty} \beta(a, t, x) w(a) M(a, t, x) da \quad (B)$$

$\beta(a,t,x)$: proportion par unité de temps, d'adultes d'âge a , à la position x , qui sont en phase de ponte à l'instant t . $w(a)$: nombre d'oeufs "viabiles" pondus par adulte d'âge a .

2) Dynamique des larves (survie et migration)

$$\frac{\partial L}{\partial a} + \frac{\partial L}{\partial t} = k \frac{\partial^2 L}{\partial x^2} - u \frac{\partial L}{\partial x} - \mu_L(a)L \quad (L)_1$$

Le coefficient d'advection u est la résultante de l'interaction entre la composante S2 de la marée et les migrations verticales de larves.

$$L(0,t,x) = B(t,x) \quad (L)_2$$

$$L(a,0,x) = 0 \quad (L)_3$$

$$L(a,t,0) = 0 \quad (L)_4$$

k est le coefficient de diffusion océanique. $\mu_L(a)$ est la mortalité des larves d'âge a . L'équation (L)₃ traduit le fait qu'à l'instant $t=0$, début de l'année 0, il n'y a pas de larves "viabiles". L'équation (L)₄ traduit le fait qu'il n'y a pas de vie marine sur la côte.

3) Dynamique des juvéniles

$$\frac{\partial J}{\partial a} + \frac{\partial J}{\partial t} = -\mu_J(a)J(a, t) \quad (J)_1$$

$$J(0, t) = \frac{(1 - a^*(t))}{x_0} \int_0^{x_0} L(a^*(t), t, x) dx \quad (J)_2$$

$$J(a, 0) = J_0(a) \quad (J)_3$$

$\mu_J(a)$ est la mortalité des juvéniles. Le modèle suppose que les juvéniles se répartissent de manière homogène dans la nourricerie $[0, x_0]$. L'équation (J)₂ prend en considération l'hypothèse selon laquelle seules les larves passant au stade juvénile dans la nourricerie sont viabiles. L'équation (J)₃ donne la distribution des juvéniles à l'instant initial ($t=0$). Les juvéniles deviennent adultes à 2 ans (âge à définir avec plus de précision).

4) Dynamique des adultes

$$\frac{\partial}{\partial a} M(a, t, x) + \frac{\partial}{\partial t} M(a, t, x) = \frac{\partial}{\partial x} \left[k_M(x) \frac{\partial}{\partial x} M(a, t, x) \right] - \frac{\partial}{\partial x} [\gamma(t, x) M(a, t, x)] - \mu_M(a) M(a, t, x)$$

(M)₁

$$M(0, t, x) = J(2, t) Y_t(x_0 - x)$$

(M)₂

$$M(a, 0, x) = M_0(a, x)$$

(M)₃

$$M(a, t, 0) = 0$$

(M)₄

$$Y_t(x) = \begin{cases} 1 & \text{si } x > 0 \\ 0 & \text{si } x < 0 \end{cases} \quad (\text{Le passage à l'âge adulte se fait dans les nourriceries}).$$

$M_0(a, x)$ est la distribution des adultes à l'instant $t=0$. $k_M(x)$ est un coefficient de diffusion qui correspond au processus de dispersion des individus à la sortie de la nourricerie (contrairement aux stades larvaires il s'agit là d'une dispersion provoquée par la nage active non ou peu orientée des individus).

$$\gamma(t, x) = (T(t, x) - T_{\max}(t)) \cdot \left(\frac{\partial T}{\partial x}(t, x) \cdot c \right) + (P(x) - P_{\text{opt}}(a)) \cdot \left(\frac{\partial P}{\partial x}(x) \right)$$

Le gradient de température T crée un "champ" qui gouverne la migration des adultes sur l'axe côte-large (le sens du champ va des zones plus froides vers les moins froides). P_{opt} est la profondeur optimale (de préférence) qui dépend de l'âge.

III -INTERROGATIONS, ETAPES FUTURES

A- Au niveau de la biologie et de l'halieutique

En analysant les caractéristiques spatiales d'une population, nous découvrons souvent des structures bien identifiables et persistantes qui jouent un rôle important sur le déterminisme du niveau d'abondance et de la variabilité. Dans le cas de la sole après les étapes de la définition des structures et des processus, des questions se posent sur la fragmentation de la population, le partage des risques, le rôle de l'hétérogénéité environnementale, les conséquences des processus diffusifs dans le système. Les processus diffusifs sont clairement identifiés dans le cycle de vie de la sole du Golfe de Gascogne. Cette constatation, plus **l'isolement relatif des nourriceries** qui semble par ailleurs avoir des **dynamiques spécifiques**, **l'évolution de la ponte qui n'est pas synchrone sur l'ensemble du golfe de Gascogne** et **l'hétérogénéité de l'environnement** posent la question des conséquences de cette organisation sur le fonctionnement et la dynamique de la population. La dispersion des individus à la sortie des nourriceries a-t-elle pour effet de lisser les anomalies locales ? Le décalage temporel de la ponte (entre le Nord et le Sud du golfe) est-il provoqué par l'hétérogénéité de l'environnement et permet-il de diminuer les risques

globalement et/ou de maximiser la survie localement ? Est-il obligatoire de considérer un processus d'attraction et de concentration des individus adultes dans le secteur des frayères pour maintenir la structuration spatiale où le passage obligatoire par des nourriceries géographiquement bien déterminées est suffisant?

B- Au niveau des mathématiques

En résolvant successivement chacune des équations correspondant à un stade de la population, on arrive à une équation d'évolution vérifiée par la fonction représentant la population du premier stade (les oeufs), que l'on peut mettre sous la forme: $B(t,.) = N(t, B(t-r(t),.))$. Il s'agit d'une équation aux différences de type intégral, présentant un phénomène de retard (ou de décalage) qui s'explique par la période de 2 ans séparant la naissance de l'âge adulte. Plusieurs questions se posent, du point de vue des mathématiques, qui rejoignent en fait des questions que l'on peut se poser du point de vue de l'halieutique.

La question centrale est celle de l'existence et la stabilité de l'état d'équilibre (lequel, compte tenu de l'existence de l'effet retard mentionné plus haut, est vraisemblablement une fonction périodique du temps). Du point de vue mathématique, cela pose la question de l'étude spectrale de l'opérateur N . Un opérateur de ce type se rencontre dans un contexte tout à fait différent, celui de la prolifération cellulaire. Des propriétés mathématiques de l'opérateur permettent de ramener le problème à la recherche du rayon spectral de N . Le rayon spectral donne le taux d'accroissement moyen de la population. Si le rayon est > 1 , la population croît de manière géométrique et va vers l'explosion ; si le rayon est < 1 , elle va vers l'extinction. Dans la réalité, le rayon varie probablement autour de 1, avec 1 comme valeur moyenne. Les variations sont dues aux variations des paramètres (température, diffusivité, mortalité, etc.). C'est l'un des objectifs du travail de déterminer l'impact (positif ou négatif) des paramètres sur l'évolution du rayon spectral. Ceci suppose la détermination d'une équation caractéristique ayant le rayon spectral pour racine.

C- Perspectives

- développer un modèle prenant en considération l'hétérogénéité Nord-Sud et le décalage qui en résulte entre les périodes de reproduction et étendre à ce modèle les résultats du modèle à une dimension d'espace.
- étudier le rôle de l'advection provoquée par l'interaction des courants de marée avec le comportement des larves. Les conséquences de ce processus

sont mal estimées. Même si cette advection semble faible, sa prise en considération dans le modèle permettra d'analyser son importance.

- considérer l'hétérogénéité spatiale aussi bien en termes des caractéristiques d'environnement abiotique mais également en termes d'évolution des juvéniles (abondance, croissance) à l'intérieur des différentes nourriceries.

BIBLIOGRAPHIE

Des détails sur les échelles spatiales et temporelles ainsi que sur les processus majeurs du cycle de vie de la sole dans le golfe de Gascogne sont présentés dans :

- BOUHLIC (M.), GALOIS (R.), KOUTSIKOPOULOS (C.), LAGARDERE (F.), PERSON-LE RUYET (J.) 1992 - Etat nutritionnel, croissance et survie des stades pélagiques de la sole, *Solea solea* (L.), du Golfe de Gascogne. *Ann. Inst. océanogr.*, Paris, **68** (1-2) : 107-115.
- CHAMPALBERT (G.), KOUTSIKOPOULOS (C.), 1995. Behaviour, transport and recruitment of Bay of Biscay sole (*Solea solea*): Laboratory and field studies. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **75** : 93-108.
- DOREL (D.), KOUTSIKOPOULOS (C.), DESAUNAY (Y.), MARCHAND (J.), 1991 - Seasonal distribution of young sole (*Solea solea* L.) in the nursery ground of the bay of Vilaine (Northern Bay of Biscay). *Netherlands Journal of Sea Research*, **27** (3/4): 297-306.
- KOUTSIKOPOULOS, (C.), DESAUNAY, (Y.), DOREL, (D.), MARCHAND (J.), 1989 - The role of coastal areas in the life history of sole (*Solea solea* L.) in the Bay of Biscay. Topics in Marine Biology, Ros J. (ed.), *Scient. mar.* **53** (2-3): 567-575.
- KOUTSIKOPOULOS (C.), FORTIER (L.) AND GAGNE (J.A.), 1991 - Cross-shelf dispersion of Dover sole eggs and larvae (*Solea solea*) in Biscay Bay and recruitment to inshore nurseries. *Journal of Plankton Research*, **13**: 923-945.
- KOUTSIKOPOULOS (C.), LACROIX (N.), 1992 - Distribution and abundance of sole (*Solea solea*, L.) eggs and larvae in the Bay of Biscay between 1986 and 1989. *Netherlands Journal of Sea Research*, **29** (1-3): 81-91.

- KOUTSIKOPOULOS (C.), DOREL (D.), DESAUNAY (Y.), LE CANN (B.), FOREST (A.) 1995. Interaction entre processus physiques et comportement individuel : conséquences sur l'organisation et le fonctionnement du stock de sole du Golfe de Gascogne. In : (Gascuel D.), Durand (J.L.) and Fonteneau (A.) (eds), *Les recherches Françaises en évaluation quantitative et modélisation des ressources et des systèmes halieutiques*. Editions ORSTOM, pp 49-74.
- KOUTSIKOPOULOS (C.), DOREL (D.), DESAUNAY (Y.), 1995. Movement of sole (*Solea solea*) in the Bay of Biscay: Coastal environment and spawning migration. *J. mar. biol. Ass. U.K.* **75** : 109-126.
- LE CANN (B.), KOUTSIKOPOULOS (C.), LACROIX (N.), CHAMPALBERT (G.), 1992 - Interactions des processus physiques et biologiques dans la dynamique des stades pélagiques de la sole sur le plateau continental du Golfe de Gascogne, France. *Ann. Inst. océanogr.* , Paris, **68** (1-2) : 117-139.