Caractérisation des populations planctoniques par acoustique multifréquence

Anne Lebourges-Dhaussy

ORSTOM — Centre de Brest BP 70 29280 Plouzané lebourge@orstom.fr

Mots-clés : acoustique, multifréquence, plancton, caractérisation, moindres carrés

Résumé

Au sein de l'acoustique sous-marine et même de l'acoustique des pêches, le plancton est souvent vu comme une gêne à une bonne détection du signal « utile ». Cependant dans certains programmes qui visent à comprendre des écosystèmes dans leur globalité, l'étude fine du plancton en tant que tel constitue une étape primordiale dans la connaissance du milieu. Dans un cas comme dans l'autre, la reconnaissance de ce qui est plancton de ce qui ne l'est pas est un préalable indispensable ; dans le second cas, avoir un moyen de caractériser la composition de la population autre que l'échantillonnage biologique au filet, qui est toujours imparfait et prend beaucoup de temps, est d'un grand intérêt pour les scientifiques. Cet exposé présente le plancton du point de vue de l'acousticien, ainsi que les méthodes employées actuellement pour tenter de le reconnaître par l'acoustique.

Multifrequency acoustics to characterize planktonic populations

Keywords: acoustics, multifrequency, plankton, characterization, least squares

Abstract

Within underwater acoustics in general, and fisheries acoustics in particular, plankton is often viewed as "interference" or "noise", masking detection of "useful" signals. However, in programs that attempt to understand entire ecosystems, a precise examination of the plankton itself is a major step towards complete knowledge of the environment. In both acoustics and ecology, distinguishing plankton from nonplankton is an essential first step; and it is of great interest to ecologists to be able to further characterize the components of the planktonic populations. Biological sampling by nets is time-consuming, and is always imperfect. In this paper, characteristics of zooplankton are presented from the viewpoint of the acoustician, including attempts to identify or categorize the plankton by current acoustic techniques.

1. Introduction

Depuis que l'on utilise des sondeurs pour localiser les bancs de poissons, on détecte aussi des couches diffusantes, qui peuvent parfois constituer de nuit l'essentiel de la détection.

Selon le problème que l'on se pose, ces couches sont soit considérées comme du « bruit », soit comme un signal à part entière.

Lorsque l'on cherche à localiser, et plus encore à évaluer une quantité de poissons, ces couches sont des perturbations à éliminer, et le problème devient majeur de nuit si les couches sont denses et le poisson dispersé. De jour, en général, la structuration de la population en bancs permet d'élever le seuil d'acquisition et ainsi d'éliminer les petites détections. Cependant, parmi ces petits échos peuvent se trouver des échos de poissons dispersés qui seront donc également éliminés. Par ailleurs, différents biais sont inhérents à l'estimation de biomasse de jour, lorsque la population est en bancs, comme l'évitement latéral face au bateau, (FRÉON et al., 1993) ou l'évitement par plongée qui elle-même provoque une importante modification de l'intensité des échos provenant des poissons, variable selon leur inclinaison. L'incertitude sur la répartition spatiale des bancs de poissons dans le volume d'eau prospecté est aussi un facteur de variabilité important (MARCHAL & PETITGAS, 1993). La dispersion des poissons pendant la nuit est un phénomène courant, entraînant une répartition homogène de la biomasse ; par contre les espèces sont plus mêlées et il est plus difficile de relier une intensité d'écho à une espèce. Mais on peut également se trouver en face d'une structuration en agrégations de nuit comme cela a été observé par exemple en mer Catalane (FRÉON et al., 1996); les bancs sont plus petits, moins denses et moins structurés que ceux observés de jour, une partie de la population est aussi dispersée ; dans un cas comme celui-ci, l'élévation du seuil d'acquisition comporte donc des risques d'élimination du signal utile. Compte-tenu des différences de comportement des poissons entre le jour et la nuit, une double estimation, diurne et nocturne, peut aider à évaluer sa variabilité.

Par ailleurs, l'étude du zooplancton, maillon fondamental de la chaîne trophique et indicateur potentiel des modifications du milieu, entre dans de nombreux programmes. Ainsi, les programmes GLOBEC américains (GLOBal ocean Ecosystems dynamics and Climate change) s'intéressent à l'évolution des densités en zooplancton en tant qu'indicateur de transformations plus en amont dans le système (chlorophylle, salinité, température, courants marins) (GLOBEC, 1991). Les mouvements des masses planctoniques peuvent également être un facteur expliquant les migrations de stocks de poissons. C'est un paramètre pris en compte dans plusieurs programmes ORSTOM, concernant le suivi de populations de thons, en Atlantique Équatorial (programme faisant partie de GLOBEC-France) et en Polynésie, mais également dans l'étude globale de l'écosystème du lagon de Nouvelle-Calédonie où l'on analyse toutes les étapes allant de l'environnement physique à l'halieutique.

Les deux groupes les plus étudiés sont les Euphausiacés et les Copépodes, qui sont quantitativement les plus importants dans l'océan mondial.

La reconnaissance acoustique du plancton est donc un préalable nécessaire, qu'il soit vu comme un bruit ou comme le signal étudié. Dans le premier cas, on peut se contenter de faire la différence entre ce qui est et ce qui n'est pas du plancton ; dans le second, la caractérisation des tailles des organismes permet d'accéder à l'évaluation de leurs biovolumes et de leurs abondances.

Mais on a pu constater que toutes les fréquences ne donnent pas les mêmes détections sur ces couches, en termes de niveau et même de répartition spatiale (planche 1). L'emploi, qui se généralise actuellement, de sondeurs bifréquences (38/120 kHz par exemple), permet de confirmer cette observation et de constater aussi que, selon les sites, le rapport des intensités reçues à l'une et l'autre fréquence n'est systématiquement à l'avantage ni de l'une ni de l'autre.

2. « Comportement acoustique » du plancton

Bien que les organismes planctoniques qui nous intéressent puissent être de petite taille par rapport à la longueur de l'onde émise, et rester indécelables individuellement, l'addition des réflexions provenant d'une grande densité d'organismes peut produire un signal aussi élevé que celui d'un poisson. D'un point de vue individuel, la réponse d'un organisme planctonique à une sollicitation acoustique de fréquence donnée dépend de sa forme, de son impédance acoustique (produit de la densité et de la célérité du son) et de sa taille.

Les caractéristiques acoustiques sont données en fonction du paramètre composé ka, qui prend en compte le rapport de la taille de l'individu à la longueur d'onde λ de la fréquence transmise v. $k = 2\pi/\lambda = 2\pi v/c$ est appelé nombre d'onde ; a est le rayon d'une sphère de volume équivalent à celui de l'organisme. a est lié à la longueur L de l'organisme par une expression qui dépend de l'espèce, comme par exemple a = 0,095 + 0,134 L pour les euphausiacés (PIE-PER & HOLLIDAY, 1984). Les caractéristiques acoustiques sont exprimées en terme d'index de réflexion ou *Target Strength* (TS), comme pour les poissons. Le TS est l'équivalent logarithmique de la section de rétrodiffusion σ : TS = 10 log σ .

Pour de petites tailles et des fréquences basses (grandes longueurs d'onde), la cible est vue comme un point diffusant : les détails de sa forme n'ont pas d'importance. Lorsqu'au contraire la taille est très grande par rapport à la longueur d'onde, la fréquence n'a plus guère d'importance, l'écho dépend essentiellement de l'impédance acoustique du réflecteur et de l'incidence (*cf.* MACLENNAN & SIMMONDS, 1992).

Mais entre les deux, on peut rencontrer des réponses complexes, avec des lobes successifs, où une faible variation de fréquence peut avoir d'énormes conséquences sur le niveau du retour, en raison de la combinaison différente des interférences (figure 1).

L'évolution du TS en fonction de ka se caractérise donc par trois phases :



Planche 1. Campagne au large de Los Angeles en décembre 1995, sur le N.O. Sproul. Données d'un TAPS (Tracor Acoustic Profiling System) à 6 fréquences : 265, 420 et 700 kHz, 1,1, 1,85 et 3 MHz. Coupes de R_V sur un trajet côte/large. — Cruise off Los Angeles during December 1995, on the R/V Sproul. Six-frequency TAPS (Tracor Acoustic Profiling System) data: 265, 420 and 700 kHz, 1.1, 1.85 and 3 MHz.Volume scattering (S_v) profiles along an in-shore/off-shore transect.



Figure 1. a — Mécanismes dominants de la diffusion acoustique, pour trois groupes anatomiques de zooplancton : pseudo-fluide (Euphausiacés), à coquille dure élastique (Gastéropodes), contenant un gaz (Siphonophores). (Extrait de STANTON *et al.*, 1996) b — Modèles théoriques simplifiés de la diffusion acoustique chez ces trois groupes. (Extrait de MARTIN *et al.*, 1996).

a — Dominant scattering mechanisms for three anatomical groups of zooplankton : fluidlike Euphausiid), hard-shelled elastic (Gastropod) and gas-containing (Siphonophore). (From STANTON et al., 1996)

b- Simplified theoretical models describing acoustic scattering in these 3 groups. (From MARTIN et al., 1996)



Figure 2. Premiers modèles théoriques de comportement acoustique du zooplancton. (Extrait de GREENLAW, 1977). — First theoretical models describing the acoustic behaviour of zooplankton. (From GREENLAW, 1977).

• $ka \ll 1$: une zone de linéarité (zone de diffusion de Rayleigh) avec une très forte croissance de TS en fonction de la taille (puissance quatrième) pour une fréquence donnée ; sur la figure 2 on voit que cette zone peut aller jusqu'à une valeur de ka de l'ordre de 0,5 ;

• ka >> 1: la diffusion est dite géométrique. On considère que c'est le cas à partir d'une valeur de ka de l'ordre de 10. Selon les modèles, cela peut correspondre à une croissance du TS proportionnelle au carré de la taille, mais aussi comme dans le modèle de Johnson, à une zone à partir de laquelle le TS reste constant.

• Entre les deux, c'est la zone de transition : l'organisme se comporte en fait comme un réseau de points diffusants dont les interférences des échos sont fonction de l'incidence de l'onde et de la courbure de l'organisme ; l'espacement de ces « points diffusants » étant directement lié à la longueur d'onde, une faible variation de fréquence change tout.

Pour extraire des informations biologiques quantitatives à partir des mesures acoustiques, il faut passer par des modèles de comportement acoustique des organismes. Le premier, un modèle de sphère fluide, a été écrit en 1950 par ANDERSON. Il a été simplifié par JOHNSON & GREENLAW par une approximation à la limite supérieure, donnant en 1977 le « modèle de sphère fluide passe-haut » (figure 2) (GREENLAW, 1977), corrigé ensuite par GREENLAW en 1979, l'article de 1977 présentant des erreurs typographiques. L'expression du modèle de sphère fluide passe-haut est la suivante :

$$\sigma/\pi a^2 = \left[4\left[((1-gh^2)/(3gh^2)) + ((1-g)/(1+2g))\right]^2\right] \left[2(ka)^4/(2+3(ka)^4)\right]$$

g est le rapport de la densité de la sphère à la densité de son milieu environnant.

h est le rapport des célérités du son dans ces deux milieux.

Cette dernière version a été utilisée pour modéliser toutes les espèces du zooplancton, jusqu'à ce que HOLLIDAY (1992) écrive une version du modèle de sphère fluide, intermédiaire



Figure 3. Modèle de sphère fluide tronqué, adapté aux copépodes et autres petits organismes. (Extrait de PIEPER & HOLLIDAY, 1984). — Truncated fluid sphere model, useful for copepods and other small organisms. (From PIEPER & HOLLIDAY, 1984).



Figure 4. Divers modèles cylindriques pour une incidence normale au centre du cylindre. (Extrait de STANTON, 1989). — Several cylindrical models for perpendicular incidence upon the center of the cylinder. (From STANTON, 1989).



Figure 5. Modèle de cylindre fluide courbe de longueur finie, adapté à un Euphausiacé. Trait plein : solution modale, calculée à partir des 6 premiers termes. Traits interrompus : modèle « passe-haut » d'un cylindre courbe non-idéal. Pointillés : données de rétrodiffusion d'un euphausiacé conservé (vues dorsale et latérale) d'après GREENLAW (1977) (g = 1,043 et h = 1,052 selon GREENLAW, $\rho_C/L = 0,5$ et L/a = 10,5 ont été déterminés acoustiquement). (Extrait de STANTON 1989). — "Bent, finite-length, fluid cylinder" model, adjusted to a Euphausiid. Solid line: modal solution, derived from the first 6 terms. Dashed line: "high-pass" model of bent non-ideal cylinder. Dotted lines: euphausiid backscatter data (dorsal and side aspect) from a preserved euphausiid (g = 1.043 and h = 1.052 as determined by GREENLAW (1977), $\rho_C/L = 0.5$ and L/a = 10.5 determined acoustically). (From STANTON, 1989)



Figure 6. TS en fonction de la fréquence pour des exemples représentant les trois types de diffusion. Comparaison modèles/mesures et variabilité inter-émissions et inter-animaux. 1^{ère} colonne : les 3 spectres proviennent du même siphonophore (Agalma okeni). 2^e colonne : en haut, mesure sur une crevette décapode (Palaemonetes vulgaris), et pour les spectres du milieu et du bas, mesures sur un euphausiacé (Meganyctiphanes norvegica). 3^e colonne : 2 ptéropodes (Limacina retroversa) ont été mesurés, l'un pour les spectres du haut et du milieu, l'autre pour le spectre du bas. (Extrait de MARTIN et al., 1996). — Target strength (TS) versus frequency for selected examples of the three types of scattering. Model/data comparison, and ping-to-ping and animal-to-animal variabilities are illustrated. left-hand column pings in the gas-containing category are from a single siphonophore (Agalma okeni). Center column fluid-like pings are from a decapod shrimp (Palaemonetes vulgaris) (top), and a euphausiid (Meganyctiphanes norvegica) (middle and bottom). Right-hand column: the hard-shelled, elastic class is represented by two pteropods (Limacina retroversa) (one for top and middle, the other for bottom). (Extracted from MARTIN et al., 1996)





Trajet côte-large (9 stations)

Planche 2. Résultats obtenus suite à l'application de l'algorithme bifréquentiel sur les données de la planche 1. Les deux fréquences gardées sont 265 kHz et 1,85 MHz.

a – R_V(1,85 MHz) – R_V(265 kHz) (dB) b – Rayons sphériques équivalents des diffuseurs dominants (mm)

c – Biovolumes (mm³ \cdot m⁻³)

Results obtained after bifrequency algorithm application to the data from plate 1. The two frequencies retained are 265 kHz and 1.85 MHz.

a — S_V(1.85 MHz) – S_V(265 kHz) (dB) b — Equivalent spherical radius of the main scatterers (mm)

 $c - Biovolumes (mm^3 \cdot m^{-3})$

86 103 120 entre celle d'Anderson (trop complexe sans donner pour autant de résultat parfait) et celle de Johnson (trop simple), connue sous le nom de « modèle de sphère fluide tronqué » (développement jusqu'aux deuxièmes termes seulement, des séries intervenant dans le modèle d'Anderson, les termes suivants représentant une symétrie qui n'existe pas), qui s'est avéré plus satisfaisant pour la modélisation des copépodes et autres petits organismes, que le modèle complet d'Anderson (figure 3).

Pour les plus grands organismes, et surtout ceux de forme allongée, STANTON, en particulier, a travaillé sur de nouveaux modèles représentant mieux qu'une sphère leur forme réelle : cylindres infinis, puis de longueur finie, droits ou courbes, fluides ou rigides (1988a, 1988b, 1989) (figure 4). Dans des conditions de laboratoire, les modèles cylindriques ont donné de meilleurs résultats que les modèles sphériques (CHU *et al.*, 1993). Dans la pratique, il faut trouver un moyen de prendre en compte l'inclinaison des organismes, car c'est un facteur prépondérant dans le résultat de la modélisation (figure 5). Les derniers travaux de l'équipe de Woods Hole, qui distingue trois groupes de zooplancton de forme allongée : ceux à structure fluide (Euphausiacés, Salpes), ceux à coquille dure élastique (Gastéropodes), ceux contenant un gaz (Siphonophores) (STANTON *et al.*, 1996) en sont encore au stade de la validation, compte-tenu de la variabilité rencontrée lors des mesures (figure 6). Cependant à l'heure actuelle ce sont les modèles les plus proches de la réalité, existant actuellement pour ce type d'animaux.

3. Méthodes d'estimations quantitatives

Comme on l'a vu, lors d'une détection de plancton au cours d'une campagne de prospection de poissons, on peut élever le niveau du seuil d'acquisition, de façon à supprimer les couches gênantes ; mais si elles sont de forte densité, cette solution n'est pas satisfaisante car on peut aussi supprimer des petits poissons qui donneraient un écho de niveau peu différent. Dans ce cas, il y a vraiment besoin d'une reconnaissance du type de cibles auquel on a affaire.

Les sondeurs ou autres dispositifs acoustiques qui sont utilisés fournissent une information sous forme de niveau de réverbération de volume qui peut être exprimé en décibels, soit l'équivalent pour un volume de diffuseurs du TS pour une cible. Ce paramètre est noté R_{ν} (S_{ν} en anglais pour *volume scattering*). Il faut, comme pour les bancs de poissons, transformer cette information acoustique en information biologique : tailles, espèces présentes, quantités respectives des composants de la population.

3.1 Conditions nécessaires

Outre le choix d'un modèle, pour parvenir à un résultat quantitatif, il faut réunir un certain nombre de conditions (HOLLIDAY & PIEPER, 1995). On se donne comme base une hypothèse de linéarité pour la constitution de l'onde réfléchie : l'écho provenant d'un volume de diffuseurs est considéré être la somme des échos provenant de chaque diffuseur individuel. Mais ceci suppose :

— que la réflexion multiple entre diffuseurs est négligeable, ce qui est acceptable dans le cas du zooplancton ;

- que les effets d'ombre sont également négligeables (absorption de l'onde au fur et à mesure qu'elle traverse la couche) ; là encore dans le cas du zooplancton, ce point n'est pas critique ;

- que la répartition des individus est homogène dans le volume échantillonné ;

- que l'on connaît le rôle d'éventuels autres paramètres.

Partant des conditions ci-dessus, d'un modèle de diffusion individuel, d'un algorithme de résolution du problème inverse (retrouver la source à partir de la mesure) et de pêches stratifiées pour la validation, on peut parvenir à une estimation des abondances par taille et des biovolumes pour les populations étudiées.

La quantité d'informations que l'on peut extraire, et leur qualité, dépendent de l'équipement dont on dispose et de son adéquation aux tailles des organismes que l'on cherche à identifier.

3.2 Système monofréquentiel

Si l'on suppose que la population est faite d'un seul type d'organismes, l'hypothèse de linéarité revient à dire que la mesure r_v est égale à

$$N \cdot \sigma$$
 (1)

où :

 r_{v} est la valeur arithmétique de R_v soit $10^{(Rv/10)}$

N est l'abondance des organismes

 σ est la section de rétrodiffusion d'un organisme individuel pour une taille et une fréquence données.

À partir de la donnée R_v mesurée à 1 fréquence v, on se trouve donc avec deux inconnues : le nombre de diffuseurs N et le niveau de l'écho d'un diffuseur individuel σ . Ce qui fait une inconnue de trop. Si d'après l'échantillonnage au filet à plancton, on fixe la taille dominante de la population, l'application du modèle pour cette taille fournit la seconde inconnue σ ; alors le calcul de l'abondance des organismes de cette taille est immédiat. On voit qu'avec un dispositif monofréquentiel, on ne peut déterminer qu'une abondance pour une taille unique prédéterminée. En fait, si l'échantillon n'est ni monospécifique ni unimodal, on peut en tenir compte en calculant un σ moyen (noté $\bar{\sigma}$) dépendant des fractions F_i d'organismes aux diverses tailles a_i :

on a alors $r_v = \mathbf{N} \cdot \sum \mathbf{F}_i \sigma(v, a_i) = \mathbf{N} \cdot \bar{\sigma}$

Cependant l'inconvénient majeur de cette méthode est qu'elle impose de se baser complètement sur des données de traits de filets à plancton, qui ne sont pas parfaitement représentatifs de la population.

3.3 Système bifréquentiel

Si l'on dispose de deux fréquences, on a 2 équations disponibles :

$$r_{\nu}(\nu_{1}) = \mathbf{N} \cdot \boldsymbol{\sigma} (a, \nu_{1})$$
$$r_{\nu}(\nu_{2}) = \mathbf{N} \cdot \boldsymbol{\sigma} (a, \nu_{2})$$

ce qui permet de calculer 2 inconnues. σ , et donc la taille, n'est plus fixée *a priori*, mais résulte de la résolution du problème. La résolution ne fournira cependant qu'une seule taille, il faut donc se trouver dans une situation la plus proche possible de la présence d'une classe de taille dominante, en ne traitant que des petits volumes à la fois par exemple. Pour trouver la taille dominante, on part du rapport des deux équations ci-dessus :

$$r_{\nu}(v_1) / r_{\nu}(v_2) = \sigma(a, v_1) / \sigma(a, v_2)$$

Puis introduisant un modèle, les σ se développent en fonction de *a* et des fréquences, qui sont connues. Les r_v étant également connus, l'équation se transforme en ne laissant pour seule inconnue que la taille *a*. Avec le modèle de sphère fluide « passe-haut », par exemple, qui est le plus simple à exprimer, cette équation se réduit à :

$$(\bar{k}a)^4 = \frac{2}{3} \left[\frac{r^4 - R}{r^2 \cdot (R - 1)} \right]$$

où $\bar{k} = \frac{2\pi\bar{v}}{c}$ est le nombre d'onde moyen correspondant à $\bar{v} = \sqrt{v_1 v_2}$, moyenne géométrique des deux fréquences.La condition de validité de cette équation : $(\bar{k}a)^4 > 0$ fixe les limites des

$$r = \frac{v_1}{v_2}$$
 et R = $\frac{r_v(v_1)}{r_v(v_2)}$

valeurs plausibles de R dans l'intervalle : $1 < R < r^4$.

Cette méthode bifréquentielle est utilisée dans des travaux de discrimination entre différents types d'organismes. Proposée tout d'abord par Greenlaw, elle a été employée récemment par MITSON *et al.* (1996) et HOLLIDAY *et al.* (à paraître).

Dans chaque cellule d'intégration, choisie petite, on teste la condition de validité. Si elle est vérifiée, les organismes sont supposés vérifier le modèle ; si elle ne l'est pas au contraire ce sont des organismes qui sont mal représentés par le modèle. À partir de données à 38/120 kHz et en utilisant le modèle de Johnson, cette méthode peut permettre de faire une séparation entre Euphausiacés et Poissons, comme dans MITSON *et al.*, 1996.

La planche 2 montre un exemple d'application de cette méthode, pour une comparaison des données à 265 kHz et à 1,85 MHz de la planche 1. Le modèle de Johnson est utilisé. Les données sont issues d'un trajet côte-large effectué au large de Los Angeles en décembre 1995, à bord du N.O. *Sproul* de la SCRIPPS. Neuf stations ont été effectuées lors de ce trajet. La différence des R_{ν} est montrée ainsi que les tailles dominantes extraites à l'issue de la résolution, les abondances et les biovolumes auxquels on aboutit. À ces fréquences-là, on en déduit que ce qui ne vérifie pas la condition de validité est constitué par du gros zooplancton.

COCHRANE et al. (1991) et MADUREIRA et al. (1993a et b) ont utilisé des mesures bifréquentielles de façon plus simple (différence des mesures aux deux fréquences) pour séparer deux types d'organismes, sans aller jusqu'à évaluer les tailles.

3.4 Système multifréquentiel

Si l'on veut maintenant aboutir à une réelle caractérisation de la population, la méthode, même bifréquentielle, n'est pas suffisante. L'ajout de fréquences permettant la détermination d'inconnues supplémentaires, la solution est l'emploi d'un système multifréquentiel. Un premier dispositif, le Multifrequency Acoustic Profiler System (MAPS©), conçu par V. Holliday (laboratoire Tracor, San Diego, CA, USA) et décrit par HOLLIDAY *et al.* (1989), disposait de 21 fréquences situées entre 100 kHz et 10 MHz. Des comparaisons ont été faites entre la composition de populations calculée à partir de cet équipement et celle des échantillons biologiques faits à la pompe, et l'ajustement s'est révélé satisfaisant (COSTELLO *et al.*, 1989). Des rai-



Figure 7. Résultat de la résolution du problème inverse par la méthode des moindres carrés non négatifs (NNLS), pour une profondeur donnée. a - 1^{ore} itération : erreur résiduelle r = 0,0867; norme de l'abondance globale a = 4576.

b - 9^e itération : erreur résiduelle r = 0,0072 ; norme de l'abondance globale a = 37393.

c - Comparaison entre les R_V mesurés aux 6 fréquences et les R_V prédits par le modèle de sphère fluide tronqué (petits organismes) pour la composition de population issue de la résolution du problème à la neuvième itération.

Results of the Non Negative Least Square (NNLS) inversion, for a given depth.

a - 1st itération: residual error r = 0.0867; overall abundance norm a = 4576

b - 2nd itération: residual error r = 0.0072; overall abundance norm a = 37393

c - Comparison between values of S_V measured at the 6 frequencies with those predicted from the truncated fluid sphere model (small organisms) for the population composed as determined by the 9th iteration of the problem resolution.

sons pratiques ont contraint à l'abandon de ce dispositif lourd pour des travaux en mer, remplacé par des appareils à 6 ou 8 fréquences appelés maintenant *Tracor Acoustic Profiling System* (TAPS©). L'équipe de T. Stanton à Woods Hole emploie toujours une batterie de l'ordre d'une dizaine de fréquences pour les besoins de la modélisation, mais pour des travaux de laboratoire uniquement.

La méthode d'inversion, développée pour la caractérisation des populations planctoniques au moyen de dispositifs multifréquentiels par HOLLIDAY (1977) et GREENLAW (1979), et qui repose sur l'algorithme des moindres carrés non négatifs (*Non Negative Least Squares*), est encore actuellement la seule utilisée dans ce domaine, y compris par d'autres que ses concepteurs (voir par exemple GUERIN-ANCEY & DAVID, 1993). À vrai dire la communauté concernée reste encore très restreinte dans la mesure où il faut disposer d'un équipement spécifique et coûteux et l'acquisition des données ne se fait souvent pas en continu, comme pour l'échointégration, mais en station.

Mathématiquement le problème se pose comme un système d'équations, identiques à l'équation (1) ci-dessus :

$$r_{\nu}(\mathbf{v}_{i}) = \sum_{j} N_{j} \cdot \sigma (a_{j}, \mathbf{v}_{i})$$

pour *i* allant de 1 jusqu'au nombre de fréquences de mesure,

et j nombre de tailles sur lequel se fait la résolution du problème

Ou encore sous forme matricielle : $r_v = N\Sigma$

 r_{ν} est donné par les mesures, Σ par le modèle, à condition de fixer à l'avance un vecteur de tailles sur lequel se fera la résolution du système, les inconnues sont les abondances. La solution est celle qui minimise l'erreur entre la mesure et la prédiction, c'est-à-dire la norme $||r_{\nu} - N\Sigma||$ (GREENLAW & JOHNSON, 1983). Cette première étape peut être réitérée un certain nombre de fois, choisi par l'utilisateur, de façon à effectuer la résolution pour différents vecteurs de tailles. Ces dernières sont sélectionnées en fonction de l'abondance obtenue pour chacune d'elles à l'itération précédente, et celles qui présentent les plus fortes abondances sont gardées. Les autres tailles à choisir sont réparties dans l'environnement de ces tailles « utiles », ce qui permet une plus grande résolution autour de celles-ci. On parvient ainsi la plupart du temps à faire décroître l'erreur résiduelle (figure 7).

L'algorithme des NNLS présente l'avantage d'autoriser un certain degré de sous-détermination du problème. Par exemple avec un dispositif à 6 fréquences, on peut se permettre de faire une recherche d'abondance sur 12 tailles, voire plus ; le facteur entre le nombre de données et le nombre d'inconnues dépend en réalité des données que l'on a et en particulier de leur rapport signal sur bruit. C'est donc à l'utilisateur de juger de ce qu'il peut se permettre. Mathématiquement, l'algorithme utilise un paramètre, le facteur de Levenberg-Marquadt, pour se donner un critère de choix au sein de l'infinité de solutions qui existent. Selon la valeur affectée à ce facteur, la solution gardée privilégiera soit une erreur minimale, soit une solution de norme minimale, et si l'on donne à ce facteur la valeur 10⁻⁶, l'erreur et la norme de la solution seront toutes deux minimisées (LAWSON & HANSON, 1974). On retient habituellement cette valeur. Mais en fait ce facteur a une influence sur les abondances obtenues beaucoup plus que sur le choix effectif des tailles.

Finalement pour chaque itération à chaque profondeur, on obtient un histogramme d'abondances pour le vecteur de tailles traité, et l'on compare les mesures de R_v avec la courbe



Figure 8. Profils de biovolume total et d'erreur résiduelle, obtenus à l'issue de la résolution du problème pour toutes les profondeurs. — Profiles of total biovolume and residual error, obtained after solving the problem for all the depths.

prédite d'après le modèle et la composition de la population issue de la résolution du problème (figure 7). Après avoir traité toutes les profondeurs, on a un profil de biovolumes ainsi qu'un profil des erreurs subsistant pour le vecteur de tailles jugé optimal (figure 8).

Concrètement, la résolution de l'équation matricielle ci-dessus nécessite l'inversion de la matrice Σ , ce qui n'est possible que sous certaines conditions : il faut en particulier que les éléments de la matrice soient indépendants les uns des autres. Ce qui veut dire que le choix du vecteur de tailles, compte-tenu des fréquences que l'on a, doit permettre d'éviter que les grandeurs ka soient disposées sur la partie linéaire de la courbe de TS (ka > 0.8). Dans le cas contraire, si le TS est proportionnel à a^4 par exemple, on ne peut pas savoir si la valeur obtenue provient d'une cible de rayon $2a_0$ ou de 16 cibles de rayon a_0 . Donc le choix d'une série de fréquences influe clairement sur les tailles d'organismes que l'on peut espérer reconnaître (figure 9). On voit que lorsque les points sont tous situés pratiquement sur des droites, ils ne sont pas indépendants, et la solution que fournit l'algorithme a des chances d'être complètement fausse. En (b) au contraire, les points sont indépendants, et la qualité de la solution sera 1,8, car au-delà, l'inclinaison des organismes et le choix du modèle ont plus d'importance. Cependant il n'y a pas le même risque que dans la zone de linéarité d'avoir un résultat aberrant, car les points de la matrice Σ sont indépendants ; on a simplement une incertitude plus grande, due au modèle et au comportement de l'organisme. Aux fréquences du TAPS, 265, 420 et 700 kHz, 1,1, 1,85 et 3 MHz, les tailles extrêmes de cette zone optimale 0.8 < ka < 1.8



Figure 9. Condition d'indépendance des éléments de la matrice Σ . Répartition des valeurs de Σ en fonction de ka sur le modèle de sphère fluide tronqué, pour les 6 fréquences. Deux exemples d'intervalles de tailles :

a — de 0,05 à 0,6 mm : les éléments de la matrice sont linéairement liés.

b — de 0,826 à 3,671 mm : les éléments de la matrice sont indépendants.

Independence condition for the Σ matrix components. Distribution of the ' Σ vs. ka' points for the truncated fluid sphere model and for the 6 frequencies. Two size-range examples:

a — 0.05 to 0.6 mm: the matrix components are linearly linked.

b — 0.826 to 3.671 mm: the matrix components are independent.

seraient de 0,064 mm à 1,62 mm. Pour les organismes plus petits que 0,064 mm, la fréquence maximale est en effet trop basse et les résultats fournis par le calcul doivent être pris avec beaucoup de précaution. Mais l'utilisation de fréquences plus élevées est limitée en mer par leur rapide absorption. Pour les plus grands organismes, on s'autorise des calculs pour des tailles allant jusqu'à 4 mm.

Les simulations qui ont été faites à partir d'une population connue fictive, ont montré que d'une façon générale on peut avoir parfois des reconnaissances de tailles erronées, surtout dans les très petites tailles, entraînant des estimations d'abondances erronées également, mais cela n'empêche pas une estimation globale du biovolume tout-à-fait satisfaisante (tableau 1). Le biovolume est une grandeur robuste par rapport aux autres grandeurs qui peu-

RSE (mm)	Abondance (m ⁻³)	Biovolume (mm ³ ⋅ m ⁻³)
0,05	10000	5,24
0,246	6467	403,27
2,69	54	4402,9

Population simulée avec le modèle des copépodes :

Biovolume total = $4811.4 \text{ mm}^3 \cdot \text{m}^{-3}$

Résolution du problème sur 12 tailles inconnues :

RSE (mm)	Abondance (m ⁻³)	Biovolume (mm ³ · m ^{−3})
0,05	8,82	0,005
0,074	37,04	0,064
0,111	0	0
0,165	0	0
0,246	6583,24	410
0,366	0	0
0,546	0	0
0,813	0,45	1
1,211	6,47	48
1,803	1,82	45
2,686	50,01	4100
4	0,86	230

Biovolume total = 4834,1 mm³ · m⁻³

 1^{ere} itération, norme de l'erreur résiduelle = $2 \cdot 10^{-8}$

Tableau 1. Résolution du problème inverse pour une population simulée contenant de très petites tailles. — Resolution of the inverse problem for a simulated population containing very small sizes.

vent être issues de la résolution du problème. Une erreur sous-estimant la taille a généralement pour conséquence une erreur surestimant l'abondance ; le biovolume lui, qui se calcule par : $N \cdot ({}^{4}/_{3} \pi a^{3})$, ne subit pas de grande modification. Comme le montre le tableau 1, la valeur de l'erreur résiduelle est représentative de la qualité de la solution en termes de biovolume.

4. Exemple d'application

La campagne dont il a été question au § 3.3, s'inscrit dans le cadre du programme GLOBEC. Trois trajets côte/large sont en réalité effectués, deux de part et d'autre d'un mouillage instru-





Coupes de température et fluorescence. Coupes de biovolumes pour les « Copépodes » : a ≤ 0,75 mm, et les « Euphausiacés » : 0,75 < a ≤ 3,25 mm. Results obtained after multifrequency algorithm application to the data from plate 1. Two-D sections of temperature and fluorescence. Two-D of biovolume slices for "Copepods": a ≤ 0.75 mm and "Euphausiids": 0.75 < a ≤ 3.25 mm menté, qui se trouve au centre du trajet, et le troisième au milieu passe tout près du mouillage. La bouée est implantée à la rupture du plateau continental au large de Los Angeles depuis 1992. Elle est instrumentée de 6 capteurs bifréquentiels (165/1140 kHz) espacés verticalement (HOLLIDAY & PIEPER, 1995). Il y a enregistrement des données toutes les demi-heures, et tous les jours ces données sont envoyées à l'aide d'un modem à un ordinateur situé à San Pedro, sur la côte californienne proche. Ce site a été choisi car il est particulièrement dynamique et productif. Il bénéficie épisodiquement d'un upwelling et de plus présente un taux de particules en suspension très faible, ce qui permet de relier les mesures de fluorescence directement à des quantités de phytoplancton - chlorophylle *a*. Régulièrement des campagnes sont faites pour étudier la répartition spatiale du plancton et valider les mesures du mouillage par d'autres faites autour de celui-ci, acoustiques mais aussi d'environnement : température, salinité, fluorescence.

Ces données ont cette fois été traitées par l'algorithme multifréquentiel, exploitant les six fréquences. On peut voir sur la planche 3 le type d'informations auxquelles on peut accéder, après avoir fait sur une succession de stations verticales, les traitements qui viennent d'être exposés. Après estimation des compositions en tailles sur les profils du trajet, les résultats ont été synthétisés par grandes classes de tailles correspondant aux principaux organismes recherchés, tout en sachant qu'au sein de ces classes de tailles sont également inclus d'autres petits crustacés, et d'autres familles. On appelle « Copépodes » ce qui a un rayon inférieur à 0,75 mm, « Euphausiacés » ce qui présente un rayon compris entre 0,75 mm et 3,25 mm et « petits poissons » ce qui présente un rayon supérieur à 3,25 mm. On obtient ainsi en particulier les coupes de la planche 3.

On a trouvé peu de micronecton, distribué principalement au large et en profondeur, dans de l'eau froide et plus salée. Pour les deux autres groupes, si l'on compare leurs répartitions spatiales aux coupes de température et de fluorescence, on voit que les Copépodes et les Euphausiacés ont une disposition pratiquement inversée par rapport à la thermocline, pour ce qui concerne leurs plus fortes densités, excepté dans la couche proche de la surface. Les Euphausiacés apparaissent à la limite supérieure de la thermocline et leurs plus fortes concentrations se rencontrent dans la zone de transition ; elles correspondent également aux zones de maximum de chlorophylle a; les Copépodes, eux, se concentrent plutôt dans la couche homogène. Le micronecton se trouve plutôt là où se trouvent les Euphausiacés que les Copépodes.

La confrontation des compositions en tailles obtenues par filet à plancton et par acoustique, dans les plages de tailles concomitantes, était cohérente pour l'essentiel. Si l'on recherche précisément la composition spécifique, le filet à plancton reste indispensable, car plusieurs espèces peuvent appartenir à la même classe de tailles, ainsi dans notre cas l'intervalle 0,2-0,4 mm de rayon sphérique équivalent recouvrait les *Acartia danae* femelles, les stades immatures de *Metridia pacifica* et les Copépodes *Clausocalanus* spp. femelles. Mais l'acoustique donne une estimation de profils de biovolumes, que ne fournit pas le filet avec autant de précision.

Retournons à la figure donnant les rayons sphériques équivalents des diffuseurs dominants de la planche 2 ; il s'agit des mêmes données que celles qui ont été traitées par l'algorithme multifréquentiel. On peut constater qu'en n'utilisant que 2 des 6 fréquences disponibles, on trouve aussi que les petits organismes se concentrent plutôt au-dessus de la thermocline et les plus gros plus en profondeur. Ce travail, qui n'allait pas plus en amont que l'étude du zooplancton, mais pour lequel l'environnement a également été quantifié (température, salinité, chlorophylle) permet d'avoir une bonne description du milieu. Ce même type d'étude, dans un autre contexte et allié à une estimation du stock de poissons, permet de prendre en compte les divers éléments d'un écosystème.

Références bibliographiques

ANDERSON V.C., 1950. Sound scattering from a fluid sphere. J. Acoust. Soc. Am., 22, 4, July, 426-431.

- CHU D., FOOTE K.G. & STANTON T.K., 1993. Further analysis of target strength measurements of Antarctic krill at 38 and 120 kHz : comparison with deformed cylinder model and inference of orientation distribution. J. Acoust. Soc. Am., 93, 2855-2988.
- COCHRANE N.A., SAMEOTO D., HERMAN A.W. & NEILSON J., 1991. Multiple-frequency acoustic backscattering and zooplankton aggregations in the inner Scotian shelf basins. Can. J. Aquat. Fish. Sci., 48.
- COSTELLO J.H., PIEPER R.E. & HOLLIDAY D.V., 1989. Comparison of acoustic and pump sampling techniques for the analysis of zooplankton distributions. J. Plankton Res., 11, 703-9.
- FRÉON P., SORIA M, MULLON C. & GERLOTTO F., 1993. Diurnal variation in fish density estimate during acoustic surveys in relation to spatial distribution and avoidance reaction. Aquat. Living Resour., 6, 221-234.
- FRÉON P., GERLOTTO F. & SORIA M., 1996. Diel variability of school structure with special reference to transition periods. ICES J. Mar. Sci., 53, 459-464.
- GLOBEC, 1991. Workshop on Acoustical Technology and the Integration of Acoustical and Optical Sampling Methods. In : Global Ocean Ecosystem Dynamics. Report Number 4, September. Joint Oceanographic Institutions Incorporated, NW, Washington DC
- GREENLAW C.F., 1977. Backscattering spectra of preserved zooplankton. J. Acoust. Soc. Am., Vol. 62, 1, July, 44-52.
- GREENLAW C.F., 1979. Acoustical estimation of zooplankton populations. Limnol. Oceanogr., 24(2), 226-242.
- GREENLAW C.F. & JOHNSON R.K., 1983. Multiple-frequency acoustical estimation. Biol. Oceanogr., 2 (2-3-4), 227-251.
- GUERIN-ANCEY O. & DAVID P.M., 1993. Use of multibeam-multifrequency sounder to study the distribution of small zooplankton. Deep-Sea Res., I, 40 (1), 119-128.
- HOLLIDAY D.V., 1977. Extracting biophysical information from acoustic signatures of marine organisms. In : Oceanic sound scattering prediction, 619-624. N.R. Andersen & B.J. Zahuranec eds. Plenum Press, NY, 859 p.
- HOLLIDAY D.V., 1992. Zooplankton acoustics. In : Oceanography of the Indian Ocean, 733-740, B.N. Desai ed. Oxford-IBH, New Delhi, 772 p.
- HOLLIDAY D.V. & PIEPER R.E., 1995. Bioacoustical oceanography at high frequencies. ICES J. Mar. Sci., 52, 279-296.
- HOLLIDAY D.V., PIEPER R.E. & KLEPPEL G.S., 1989. Determination of zooplankton size and distribution with multifrequency acoustic technology. J. Conseil, International Council for the Exploration of the Sea, 46, 52-61
- HOLLIDAY D.V., PIEPER R.E., GREENLAW C.F. & DAWSON J.K., (en préparation). Acoustical sensing of small scale vertical structures in zooplankton.
- LAWSON C.L. & HANSON R.J., 1974. Solving least squares problems. Prentice Hall, New Jersey, 340 p.
- MACLENNAN D.N. & SIMMONDS E.J., 1992. Fisheries Acoustics. Chapmann & Hall, Londres, 30-31.
- MADUREIRA L.S.P., EVERSON I. & MURPHY E.J., 1993a. Interpretation of acoustic data at two frequencies to discriminate between Antarctic krill (*Euphausia superba* Dana) and other scatterers. *Journal Plankton* Res., 15 (7), 787-802.
- MADUREIRA L.S.P., WARD P. & ATKINSON A., 1993b. Differences in backscattering strength determined at 120 and 38 kHz for three species of Antarctic macroplankton. Mar. Ecol. Prog. Ser., 93, 17-24.

- MARCHAL E. & PETITGAS P., 1993. Precision of acoustic fish abundance estimates : separating the number of schools from the biomass in the schools. Aquat. Living Resour., 6, 211-219.
- MARTIN L.V., STANTON T.K., WIEBE P.H. & LYNCH J.F., 1996. Acoustic classification of zooplankton. ICES J. Mar. Sci., 53, 217-224.
- MITSON R.B., SIMARD Y. & GOSS C., 1996. Use of a two-frequency algorithm to determine size and abundance of plankton in three widely spaced locations. *ICES J. Mar. Sci.*, 5, 209-215.
- PIEPER R.E & HOLLIDAY D.V., 1984. Acoustic measurements of zooplankton distributions in the sea. J. Cons. int. Explor. Mer, 41, 226-238.
- STANTON T.K., 1988a. Sound scattering by cylinders of finite length. I. Fluid cylinders. J. Acoust. Soc. Am., 83(1), January, 55-63.
- STANTON T.K., 1988b. Sound scattering by cylinders of finite length. II. Elastic cylinders. J. Acoust. Soc. Am. 83(1), January, 64-67.
- STANTON T.K., 1989. Sound scattering by cylinders of finite length. III. Deformed cylinders. J. Acoust. Soc. Am. 86(2), August, 691-705.
- STANTON T.K., CHU D. & WIEBE P.H., 1996. Acoustic scattering characteristics of several zooplankton groups. ICES J. Mar. Sci., 53, 289-295.