



HAL
open science

Modélisations de la dynamique trophique d'un écosystème Méditerranéen exploité: le Golfe de Gabès (Tunisie)

Ghassen Halouani

► **To cite this version:**

Ghassen Halouani. Modélisations de la dynamique trophique d'un écosystème Méditerranéen exploité: le Golfe de Gabès (Tunisie). Sciences agricoles. Université de Bretagne occidentale - Brest; Institut national agronomique de Tunisie, 2016. Français. NNT: 2016BRES0076 . tel-01544041

HAL Id: tel-01544041

<https://theses.hal.science/tel-01544041v1>

Submitted on 21 Jun 2017

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

UBO

université de bretagne
occidentale



UNIVERSITE
BRETAGNE
LOIRE

THÈSE en cotutelle entre

L'UNIVERSITÉ DE BRETAGNE OCCIDENTALE

sous le sceau de l'Université Bretagne Loire

&

L'INSTITUT NATIONAL AGRONOMIQUE DE TUNISIE

pour obtenir le titre de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE BRETAGNE OCCIDENTALE

Mention : Biologie Marine

École Doctorale des Sciences de la Mer

DOCTEUR DE L'INSTITUT NATIONAL AGRONOMIQUE DE TUNISIE

Mention : Sciences Halieutiques

Sciences et Techniques de l'Agronomie et de l'Environnement

présentée par

Ghassen Halouani

Préparée à

l'UMR 6539 CNRS/UBO/IRD/IFREMER
Laboratoire des Sciences de l'Environnement Marin -
Institut Universitaire Européen de la Mer
Plouzané, France

&

l'UR 03AGRO1 Ecosystèmes et Ressources
Aquatiques
Institut National Agronomique de Tunisie, 43 Avenue
Charles Nicolle, 1082 Tunis, Tunisie

Modélisations de la dynamique trophique d'un écosystème Méditerranéen exploité : le Golfe de Gabès (Tunisie)

Thèse soutenue le 5 décembre 2016

devant le jury composé de :

Nathalie NIQUIL

Directrice de recherche, CNRS, rapporteur

Hechmi MISSAOUI

Directeur de recherche, INSTM, rapporteur

Morgane TRAVERS TROLET

Cadre de recherche, IFREMER, examinatrice

Sadok BEN MERIEM

Directeur de recherche, INSTM, examinateur

Yves MARIE PAULET

Professeur, UBO, président

Frida BEN RAIS LASRAM

Maître de conférences, INAT & ULCO, co-directrice de thèse

François LE LOC'H

Ingénieur de recherche, IRD, co-directeur de thèse

Mohamed SALAH ROMDHANE

Professeur, INAT, co-directeur de thèse



Université de Bretagne Occidentale

UNIVERSITÉ DE BRETAGNE
OCCIDENTALE

**DOCTEUR DE
L'UNIVERSITÉ DE
BRETAGNE OCCIDENTALE**

Mention :
Biologie Marine

Ecole doctorale des sciences de
la mer



UNIVERSITÉ DE CARTHAGE
INSTITUT NATIONAL
AGRONOMIQUE DE TUNISIE

**DOCTEUR DE L'INSTITUT
NATIONAL AGRONOMIQUE
DE TUNISIE**

Mention :
Sciences Halieutiques
Sciences et Techniques de
l'Agronomie et de
l'Environnement

THÈSE EN COTUTELLE
pour obtenir le titre

&

Présentée et soutenue
publiquement par

Ghassen Halouani

A Brest le 5 décembre 2016

**Modélisations de la dynamique trophique d'un écosystème
Méditerranéen exploité : le Golfe de Gabès (Tunisie)**

Jury

Mme Nathalie Niquil, CNRS, Directrice de recherche
M. Hechmi Missaoui, INSTM, Directeur de recherche
Mme. Morgane Travers Trolet, IFREMER, Cadre de recherche
M. Sadok Ben Meriem, INSTM, Directeur de recherche
M. Yves Marie Paulet, UBO, Professeur
M. François le Loc'h, IRD, Ingénieur de recherche
M. Mohamed Salah Romdhane, INAT, Professeur
Mme. Frida Ben Rais Lasram, INAT & ULCO, Maître de conférences

Rapporteur
Rapporteur
Examinatrice
Examineur
Président
Co-Directeur de thèse
Co-Directeur de thèse
Co-Directrice de thèse



Résumé

La pêche fait partie des pressions anthropiques ayant un impact direct sur les ressources exploitées, elle peut aussi avoir des incidences sur les espèces non cibles et conduire à des changements dans le fonctionnement de l'écosystème. Afin de tenir compte de la complexité des interactions trophiques et des dynamiques spatiales et temporelles, il est nécessaire d'étudier l'écosystème dans son ensemble. A travers une démarche de modélisation écosystémique, l'objectif de cette thèse est d'améliorer la compréhension du fonctionnement et de la structure trophique d'un écosystème méditerranéen exploité. Situé au Sud de la Tunisie, l'écosystème du golfe de Gabès est sujet à une forte pression de pêche. Afin de concilier exigences écologiques et exploitation des ressources marines, différents modèles écosystémiques basés sur un ensemble d'hypothèses parcimonieuses ont été développés pour étudier sa dynamique trophique et contribuer à la réflexion sur la mise en place de plans de gestion. Ce travail de thèse vise à analyser les effets de la pêche sur plusieurs niveaux d'organisation biologique, de l'individu à la population, dans le cadre d'une approche écosystémique des pêches.

Un modèle trophique d'équilibre de masse spatialisé « Ecospace » a été construit afin d'évaluer les conséquences écosystémiques de différentes mesures de gestion en se basant sur des scénarios dérivés de la réglementation en vigueur. Les résultats des simulations ont permis d'explorer les interactions entre la pêche côtière et la pêche au chalut benthique et d'identifier des zones où les mesures de gestion sont effectives. Un modèle end-to-end a également été appliqué à l'écosystème du golfe de Gabès pour expliciter la dynamique des espèces considérées, depuis le forçage climatique jusqu'à la pêche en intégrant des processus physiques, biogéochimiques et biologiques. Cette approche de modélisation consiste à forcer le modèle trophique individu-centré « OSMOSE » ciblant les hauts niveaux trophiques par un modèle biogéochimique « Eco3M-Med » représentant la dynamique du plancton. Ce modèle a permis d'établir une représentation cohérente du réseau trophique et de simuler des scénarios de gestion théoriques de mise en réserve. Ces simulations ont montré des changements non intuitifs dans l'équilibre de l'écosystème en raison de la complexité des interactions trophiques. Le modèle end-to-end a également été utilisé pour étudier la sensibilité d'un ensemble d'indicateurs écologiques à la pression de pêche. Suite à la simulation de différents niveaux d'effort sous plusieurs stratégies de pêche, les indicateurs de taille se sont révélés les plus pertinents pour réaliser le suivi de l'impact de la pêche dans le golfe de Gabès. Au final, une approche comparative entre plusieurs écosystèmes méditerranéens exploités a été mise en place avec le modèle EcoTroph pour comparer leurs structures trophiques et explorer les effets de plusieurs niveaux d'exploitation par l'analyse de leurs spectres trophiques. En replaçant le golfe de Gabès dans son contexte régional, cette étude a permis de souligner certaines de ses particularités par rapport aux autres écosystèmes méditerranéens à savoir sa relative résilience à la pression de pêche et l'importance du flux de biomasse qui transite à travers les niveaux trophiques.

Le travail présenté dans cette thèse est une première étape pour établir le lien entre scientifiques et gestionnaires pour une meilleure compréhension de la réponse de l'écosystème aux mesures de gestion de la pêche.

Mots clés

Approche Ecosystémique des Pêches, gestion de la pêche, Golfe de Gabès, impacts de la pêche, Mer Méditerranée, modélisation écosystémique, modélisation end-to-end, niveau trophique, réseau trophique, spectre trophique

Abstract

Fishing pressure is an anthropogenic disturbance that impacts directly exploited resources and can affect non-target species which eventually leads to changes in the ecosystem functioning. Thus, there is a need to consider the whole ecosystem to take into account spatial and temporal dynamics and the complexity of trophic interactions. By modelling the ecosystem, the objective of this thesis is to improve the understanding of trophic structure and functioning of an exploited Mediterranean ecosystem. Located southern Tunisia, the ecosystem of the gulf of Gabes is subject to high fishing pressure. In order to reconcile environmental concerns and exploitation of marine resources, different ecosystem models have been developed to study the trophic dynamics and contribute to the discussion on the implementation of management plans. As part of an ecosystem approach to fisheries, this thesis aims to analyze the effects of fishing on several levels of biological organization, from the individual to the population.

A spatial and temporal dynamic model "Ecospace" was built to evaluate the ecosystem consequences of different management measures based on scenarios derived from the current regulation. The results of simulations allowed to investigate the interactions between coastal and benthic trawl fishing and to identify areas where management measures are effective. An end-to-end model has been applied to the gulf of Gabes ecosystem to represent the dynamics of 11 high trophic level species, from climate forcing to fishing, by integrating physical, biogeochemical and biological processes. This modelling approach consists in forcing the individual-based model "OSMOSE" targeting high trophic levels by a biogeochemical model "ECO3M-Med" representing plankton dynamics. This model allowed to establish a coherent representation of the food web and simulate theoretical management scenarios of spatial fishing closure. These simulations showed non-intuitive changes in the ecosystem balance due to the complexity of trophic interactions. The end-to-end model has also been used to study the sensitivity of a set of ecological indicators to fishing pressure. The simulation of different levels of fishing mortality under several fishing strategies showed that size indicators were the most relevant to monitor the impact of fishing in the gulf of Gabes. Finally, a comparative approach between several Mediterranean ecosystems was applied using the EcoTroph model to compare their trophic structures and explore the effects of different levels of fishing pressure through the analysis of their trophic spectra. By replacing the Gulf of Gabes in its regional context, this study highlighted some of its features in comparison to other Mediterranean ecosystems, namely its resilience to fishing pressure and the importance of biomass flow that passes through trophic levels.

The work presented in this thesis is a first step to establish the link between scientists and managers to a better understanding of the response of the ecosystem to fisheries management measures.

Keywords

Ecosystem Approach to Fisheries, ecosystem model, fishing impacts, fishing management, food web, Gulf of Gabes, end-to-end modelling, Mediterranean Sea, trophic level, trophic spectrum

يعتبر الصيد البحري ضمن الضغوطات التي لها تأثير مباشر على الموارد السمكية، كما يستطيع لصيد البحري أن يؤثر بصفة غير مباشرة على الأحياء المائية الغير مستهدفة. هذه الضغوطات يمكن أن تؤدي إلى تغيرات في أداء النظام الايكولوجي. لذلك أصبح من الضروري دراسة النظم البيئية بأكملها لأخذ بالاعتبار مدى تعقيد العلاقات الغذائية وديناميكيتهما على المستويين المكاني والزمني. نهدف عبر هذا العمل إلى تحسين المفاهيم المرتبطة بالهيكلة الغذائية لنظام بيئي في البحر الأبيض المتوسط من خلال النمذجة الايكولوجية. تم اعتبار خليج قابس المتواجد في جنوب تونس كأنموذج لأهمية قطاع الصيد البحري. اعتمدنا خلال هذه الأطروحة على مجموعة من نماذج بيئية مختلفة لدراسة العلاقات الغذائية والمساهمة في النقاش حول خطط إدارة الصيد البحري وذلك من أجل التوفيق بين المتطلبات البيئية وأهداف إستغلال الموارد البحرية. يهدف هذا البحث إلى دراسة تأثيرات الصيد البحري على عدة مستويات من التنظيم البيولوجي وذلك في نطاق نهج النظام الإيكولوجي لمصائد الأسماك.

لقد تم إستعمال النموذج الغذائي "Ecospace" القائم على توازن الكتل لتقييم التأثيرات البيئية لتدابير إدارة مصائد الأسماك من خلال تطبيق سيناريوهات مشتقة من قانون الصيد البحري بخليج قابس. ابرزت نتائج المحاكاة نوعية العلاقات الموجودة بين نشاط الصيد بالجر القاعي ونشاط الصيد الساحلي ومكنت من تحديد المناطق حيث تدابير إدارة مصائد الأسماك أكثر فاعلية. من ثم قمنا بتطبيق نموذج شمولي "end-to-end" في خليج قابس لدراسة الأحياء المائية بإعتبار المناخ ونشاط الصيد البحري عبر دمج مفاهيم فيزيائية وكيميائية وبيولوجية. خلال هذا العمل، قمنا بالتحديد بقرن أنموذج "OSMOSE" المرتكز على ديناميكية الفرد والذي يستهدف أساسا الأسماك والأحياء المائية العليا بالأنموذج البيوجيوكيميائي "Eco3M-MED" الذي يحاكي ديناميكية العوالق. مكنت هذه دراسة من التحصل على شبكة غذائية قريبة من الواقع ومن محاكاة عدة سيناريوهات غلق وقتي لمصائد الأسماك. ولقد اظهرت هذه المحاكاة تغييرات غير بديهية لتوازن البيئي بسبب تعقيد العلاقات الغذائية. استعمل الأنموذج الشمولي أيضا لدراسة مدى حساسية مجموعة من المؤشرات البيئية لمستوى ضغط الصيد البحري. وقد اثبتت نتائج هذا البحث أن مؤشرات الحجم هي الأكثر ملاءمة لرصد تأثير الصيد البحري في خليج قابس. وأخيرا تمت مقارنة عدة نظم إيكولوجية بالبحر الأبيض المتوسط بإستعمال أنموذج "EcoTroph" لمعرفة مدى تأثير نشاط الصيد البحري على الأطياف الغذائية. مكنت دراسة خليج قابس في سياقه الإقليمي من إبراز بعض خصائصه المتمثلة في مرونة نظامه الايكولوجي بالنسبة لضغط الصيد البحري وأهمية تدفق الكتلة الحيوية عبر المستويات الغذائية بالمقارنة مع نظم البحر الأبيض المتوسط الأخرى.

تعتبر هذه الأطروحة خطوة أولى لفهم إستجابة النظام البيئي لخليج قابس لتدابير إدارة الأسماك.

كلمات البحث

نهج النظم الإيكولوجية في مصائد الأسماك، خليج قابس، النمذجة الشمولية "end-to-end"، الطيف الغذائي، الشبكات الغذائية، إدارة مصائد الأسماك، البحر الأبيض المتوسط، المستوى الغذائي، تأثيرات مصائد الأسماك

Remerciements

C'est avec plaisir que je remercie ceux et celles qui, de près ou de loin, m'ont aidé à mener à bien cette thèse pour leurs conseils, critiques et soutien.

En premier lieu, je tiens à exprimer mes plus vifs remerciements et ma gratitude à Mme Frida Ben Rais Lasram et M. François Le Loc'h qui ont dirigé cette thèse pour leur encadrement tout simplement parfait. Vos apports dans la thèse ont toujours été très enrichissants et complémentaires. Je vous remercie pour tous ces moments d'échange si riches, vos conseils avisés et votre enthousiasme qui m'ont permis de réaliser cette thèse dans les meilleures conditions. Au-delà de l'aspect scientifique, je vous suis profondément reconnaissant pour vos qualités humaines. Merci pour tout ce que vous m'avez apporté, votre générosité, votre amitié et tous les agréables moments partagés. Frida, merci encore une fois de m'avoir initié à l'univers fort passionnant de la modélisation écologique, de m'avoir accompagné tout au long de mon cursus universitaire et ouvert tant d'horizons. Ton énergie, ta confiance et ton soutien ont été des éléments moteurs pour moi. François, tu étais un directeur de thèse attentif et disponible, malgré tes nombreuses charges. Tes capacités d'analyse, ta rigueur intellectuelle et ta clairvoyance m'ont toujours impressionné, inspiré et permis de progresser. Frida et François, c'était un plaisir de découvrir le monde de la recherche avec vous et je suis sûr que dans l'avenir nous allons continuer à travailler et interagir ensemble.

J'exprime tous mes remerciements à l'ensemble des membres de mon jury de thèse qui ont bien voulu consacrer de leur temps pour évaluer mon travail et pour les suggestions et les remarques judicieuses qu'ils m'ont indiquées: Mme Nathalie Niquil et M. Hechmi Missaoui pour leur participation en qualité de rapporteurs, Mme Morgane Travers Trolet et M. Sadok Ben Meriem d'avoir accepté d'examiner cette thèse et M. Yves Marie Paulet pour l'intérêt qu'il a manifesté en participant en qualité de président de jury.

Je tiens aussi à remercier M. Mohammed Salah Romdhane notre «Patriarche» de m'avoir prodigué maints conseils lors de l'élaboration de ce travail. Sa riche

expérience, sa lucidité et sa bienveillance m'ont énormément aidé au cours de mon cursus à l'INAT.

Merci à l'Institut de Recherche pour le Développement et la Fondation Total de m'avoir soutenu financièrement.

La recherche est loin d'être un travail solitaire, je souhaite donc exprimer ma profonde reconnaissance à toutes les personnes qui ont contribué à ce travail, je pense en particulier à Yunne Shin, Laure Velez, Philippe Verley, Ricardo Oliveros-Ramos, Didier Gascuel, Rafik Nouaili, Frédéric Ménard, Frédéric Diaz et Othman Jarboui.

Tarek Hattab, je te remercie sincèrement pour ta générosité, ta franche camaraderie et tous ces moments de discussion et d'échange si riches qu'on a pu partager. A tes côtés, j'ai appris énormément sur R. Tu étais un ami et un « mentor » exceptionnel, l'exemple à suivre. Avec toi, il n'y a pas de limites, tout est possible, il suffit d'avoir l'idée.

Je tiens également à remercier Khaled Abdou pour tous les moments agréables que nous avons passés au labo mais aussi dans différents congrès en Tunisie, en France et en Corée. C'est un plaisir de travailler avec toi. Merci Khaled pour ta gentillesse et pour le coup de main la semaine de la soutenance.

Cette thèse doit également beaucoup à toutes les personnes formidables que j'ai rencontrées à l'IUEM et à l'IFREMER, je pense particulièrement à Aurélien Boyé, Emilien Pousse, Margaux Mathieu Eguser, Louise Cominassi, Clémence Gourtay, Thibault Androuin, Sonia Gasmi, Maïté Jackot, William Handal, Valérie Coquillé, Marc Long, Awal Kaimuddin, Claudia Zea, Romain Lopez, Gaël Le Croizier, Carole Perron et la fameuse team ping pong. Merci pour votre support, vos encouragements, la bonne ambiance de travail mais également pour les nombreux bons moments passés ensemble à Brest en dehors du boulot!

Mes remerciements vont aussi à Alain Le Mercier, Sonia Goasguen, Anne-Marie Ouertani, Elisabeth Bondu et Geneviève Cohat pour m'avoir facilité à chaque fois de longues tâches administratives et aux IRDiens Eric Dabbas, Daniel Corre, Luis Tito De Morais et Jean-Marie Munaron que j'ai côtoyé à Brest.

Je ne peux oublier mes collègues à Tunis de l'unité de recherche Écosystèmes et Ressources Aquatiques pour leurs soutiens et nos moments de détente, entre autres Chiheb Fassatoui, Moez Shaiek, Sameh Hatira, Khaled Gharbi, Intissar Thabet, Cyrine Boujemaa...

Je souhaite encore remercier tous mes amis à Tunis : Amine Sellaouti, Amal Zhioua, Sonia Garziz, Sinda Garziz, Mohamed Rjaibi, Dali Fekih, Malèk Belgacem, Sarra Kchouk, Yosr Komiha, Imèn Maaroufi, Lyna Ben Jannet, Sameh Daâbek, Khouloud Belfayez, Omar Chelbi, Moheddine Bouallègue, Esma Bounouh... pour les bons moments passés ensemble. J'en oublie certainement encore et je m'en excuse.

Enfin, mes derniers remerciements, les plus chaleureux, vont à ma famille, notamment mes parents et mon frère Adonis pour leur soutien indéfectible et leur appui inconditionnel tout au long de mes études.

Ce travail est aussi un peu le leur.

Un grand MERCI à mes parents.

Table des matières

Résumé	i
Abstract	ii
ملخص	iii
Liste des abréviations	x
Liste des figures	xi
Liste des tableaux.....	xvi
Introduction générale	1
1. Les ressources marines : un bien commun qui a besoin d'une gestion raisonnée	1
2. Les modèles écosystémiques, un outil pour explorer la gestion des pêcheries multispécifiques	6
3. Exploitation halieutique du Golfe de Gabès: historique, problématique et état actuel.....	8
4. Aperçu historique sur l'exploitation du golfe de Gabès	11
5. Objectifs de la thèse.....	13
Simulations de plans de gestion écosystémique de la pêche dans le Golfe de Gabès	16
1. Introduction	16
2. Modélisation du fonctionnement trophique de l'écosystème du Golfe de Gabès	18
2.1. Ecopath with Ecosim	18
2.2. Ecospace.....	23
3. Simulation de plans de gestion de la pêche	26
4. Réponses des groupes exploités aux scénarios de gestion de la pêche	29
5. Réponse de l'écosystème aux scénarios de gestion de la pêche	35
6. La modélisation écosystémique : un outil d'aide à la décision	38
7. Conclusion	41
Développement d'un modèle end-to-end et analyse de la réponse de l'écosystème du Golfe de Gabès à la pression de pêche	42
1. Emergence de la modélisation End-to-End.....	42
2. Construction d'un modèle end-to-end pour le Golfe de Gabès	45
2.1. La distribution spatiale des hauts niveaux trophiques	47
2.2. Modélisation de la dynamique du plancton : Eco3M-Med	48
2.3. Modélisation des hauts niveaux trophiques : OSMOSE	50
2.4. Couplage des modèles.....	51
3. Développement du modèle end-to-end golfe de Gabès.....	53

3.1.	Paramétrisation du modèle OSMOSE pour le golfe de Gabès	53
3.2.	Calibration du modèle end-to-end golfe de Gabès	60
3.2.1.	Une approche séquentielle de calibration : l'algorithme évolutionnaire.	60
3.2.2.	Résultats de la calibration	62
3.3.	Validation du modèle end-to-end golfe de Gabès.....	65
3.3.1.	Validation basée sur les régimes alimentaires : échelle individuelle	65
3.3.2.	Validation basée sur les tailles : échelle de la population	67
3.3.3.	Validation basée sur les niveaux trophiques : échelle de la communauté 68	
3.4.	Représentation du réseau trophique d'OSMOSE-Eco3M-Med	69
4.	Analyse de scénarios spatialisés de gestion de la pêche	72
4.1.	Choix des Aires Marines Protégées	73
4.2.	Simulation des AMPs dans OSMOSE	75
4.3.	Résultats et discussion des simulations	76
4.4.	Renseignements tirés de la simulation d'AMPs.....	85
5.	Evaluer l'impact de la pêche dans le Golfe de Gabès : quels indicateurs choisir ? 87	
5.1.	Choix des indicateurs	88
5.2.	Plan de simulation	89
5.3.	Analyse de la performance des indicateurs.....	91
5.4.	Quel indicateur pour le golfe de Gabès ?	97
6.	Conclusion	98
Analyse des effets de la pêche entre différents écosystèmes marins		
Méditerranéens : le modèle EcoTroph.....		
1.	Introduction	100
2.	Construction des modèles EcoTroph dans les différents écosystèmes Méditerranéens.....	102
2.1.	Les modèles Ecopath déjà existants	102
2.2.	Le principe du modèle EcoTroph.....	103
2.3.	Paramétrisation des modèles EcoTroph.....	108
2.4.	Simulation de différents niveaux d'effort de pêche	109
3.	Comparaison des résultats des simulations des modèles EcoTroph	110
3.1.	Réponse des écosystèmes méditerranéens à l'état de référence	110
3.1.1.	Spectres trophiques des biomasses et des captures.....	110

3.1.2. Spectres trophiques de la mortalité par pêche et du taux de perte par pêche	112
3.2. Réponses des écosystèmes méditerranéens à différents niveaux d'exploitation	114
3.2.1. Impacts de la pression de pêche sur les spectres trophiques de biomasse	114
3.2.2. Impacts de la pression de pêche sur les spectres trophiques des captures	116
4. Contrôle top-down et stabilité de l'écosystème	119
5. Analyse de sensibilité du modèle EcoTroph	121
6. Conclusion	123
Conclusion générale	125
1. Synthèse des principaux résultats	125
2. Les limites des modèles trophiques	131
2.1. Limites du modèle d'équilibre de masse	131
2.2. Limites du modèle end-to-end	132
3. Perspectives d'amélioration des modèles écosystémiques	135
Références bibliographiques	141
Les Annexes	155
Liste des publications	169

Liste des abréviations

AEP (Approche Ecosystémique des Pêches)
AIC (Akaike information criterion)
AMP (Aire Marine Protégée)
BEMs (Bioclimatic Envelope Models)
DGPA (Direction Générale de la Pêche et de l'Aquaculture)
EE (Efficience Ecotrophique)
FAO (Food and Agriculture Organization)
FMPL (Finn's mean path length)
GBIF (Global Biodiversity Information Facility)
HDI (Human development Index)
IndiSeas (Indicators for the Seas)
INSTM (Institut National des Sciences et Technologies de la Mer)
IRI (Index of Relative Importance)
LFI (Large Fish Indicator)
mE (Fishing mortality multipliers)
MSE (Management Strategy Evaluation (MSE))
MS-SDM (Multi-Scale Species Distribution Modelling)
MSVPA (Multispecies Virtual Population Analysis)
MSY (Maximum Sustainable Yield)
NPZD (Nitrogen Phytoplankton Zooplankton Detritus)
OBIS (Ocean Biogeographic Information System)
OSMOSE (Object-oriented Simulator of Marine ecOSystems Exploitation)
POM (Pattern-Oriented Modelling)
SST (Sea Surface Temperature)
TL (Trophic Level)
TSS (True Skill Statistic)
TST (Total System Throughput)
VGPM (Vertically Generalized Production Model)
ZIRAs (Zones d'Immersion de Récifs Artificiels)

Liste des figures

Figure 1 : Empreinte écologique per capita mesurée par pays et par région du monde en fonction de l'indice du développement humain (HDI) pour l'année 2012. La Biocapacité mondiale correspond à « la capacité des écosystèmes à produire de la matière biologique utile et à absorber les déchets générés par les sociétés humaines, compte-tenu des systèmes de gestion et des techniques d'extraction actuels ». (Source : © 2016 Global Footprint Network. National Footprint Accounts, 2016 Edition.)	3
Figure 2 : Empreinte écologique et biocapacité de la Tunisie sur la période 1961 - 2012. (Source : © 2016 Global Footprint Network. National Footprint Accounts, 2016 Edition.)	4
Figure 3 : Organigramme résumant la classification des différents modèles écosystémiques (Plagányi et al., 2007).....	8
Figure 4 : Situation géographique du golfe de Gabès en Méditerranée centrale.....	10
Figure 5 : Evolution de la production totale dans le golfe de Gabès au cours de la période 1950 – 2011 (Halouani et al., 2015) (Données collectées à partir des rapports statistiques de Institut National des Statistiques et de la Direction Générale de la pêche et de l'Aquaculture).....	12
Figure 6 : Diagramme représentant la position des modèles trophiques dans l'étude de la réponse de l'écosystème à des scénarios de gestion de la pêche	14
Figure 7 : Situation géographique du golfe de Gabès, la partie grisée représente l'étendue de la zone d'étude (gamme de profondeur 20 – 200 m).....	20
Figure 8 : Comparaison entre les captures prédites par le modèle Ecosim du golfe de Gabès (lignes) et les statistiques officielles de débarquements de la DGPA (points) pour la période 1995-2008.	23
Figure 9 : Comparaison des séries temporelles de débarquements (statistiques officielles de la Direction Générale de la Pêche et de l'Aquaculture) (ligne) et les captures prédites par le scénario de référence du modèle Ecospace (pointillé) pour la période 1997 – 2008.....	28
Figure 10 : Comparaison entre les captures relatives au chalutage benthique (à gauche) et de la pêche côtière (à droite) par groupe fonctionnel et par scénario de gestion. La couleur bleue correspond à une augmentation des captures par rapport au scénario de référence alors que la couleur rouge correspond à une baisse des captures par rapport au scénario de référence.....	30

Figure 11 : Co-réponse des captures du chalutage benthique et de la pêche côtière par groupe trophique et par scénario de gestion. La couleur des carrés indique les directions des deux réponses (rouge : les captures des deux activités de pêche évoluent dans la même direction, bleu : les captures des deux activités de pêche évoluent dans des directions opposées). La taille des carrés correspond à l'intensité de la co-réponse.....	32
Figure 12 : Variance spatiale de la biomasse des groupes trophiques exploités dans le golfe de Gabès, à travers les 14 scénarios simulés illustrant les zones effectives de gestion (colorées en rouge).....	34
Figure 13 : Comparaison du niveau trophique moyen de l'écosystème entre les scénarios de gestion et le scénario de référence. La couleur rouge correspond à une augmentation du niveau trophique moyen par rapport au scénario de référence et la couleur bleue indique une baisse du niveau trophique moyen par rapport au scénario de référence. L'échelle est différente au niveau des scénarios Sc13 et Sc14 étant donné qu'il n'y a pas eu de baisse de niveau trophique.	36
Figure 14 : Niveau trophique moyen de l'écosystème (sans les producteurs primaires) et biomasse des hauts niveaux trophiques par scénario (A), les niveaux trophiques des captures et les captures totales par scénario (B).....	38
Figure 15 : Le modèle conceptuel du couplage one-way entre OSMOSE et Eco-3M-MED. Les espèces du modèle OSMOSE peuvent s'alimenter sur les compartiments du plancton et les hauts niveaux trophiques suivant la disponibilité de la proie et l'adéquation du ratio de taille prédateur/proie.....	46
Figure 16 : Situation géographique du golfe de Gabès et grille du modèle OSMOSE-GoG (en bleu la zone d'étude).	53
Figure 17 : Les espèces modélisées par OSMOSE-GoG.....	54
Figure 18 : Convergence de l'algorithme de calibration pendant les 3 phases de calibration en fonction du nombre de générations.....	62
Figure 19 : Evolution moyenne des captures et des biomasses simulées des 11 espèces du modèle durant 50 années de simulation (lignes bleues), les barres d'erreur représentent l'intervalle de confiance obtenu à partir de 10 simulations. Les bandes colorées indiquent l'intervalle de référence (le maximum et le minimum des biomasses et des captures dans le golfe de Gabès sur la période 1998-2008) ...	64
Figure 20 : (Droite) Les régimes alimentaires simulés par OSMOSE-GoG exprimés en pourcentage de biomasse de proies. (Gauche) La composition des régimes	

alimentaires d'Ecopath-GoG issue de l'analyse des contenus stomacaux. Les espèces avec (*) i.e. <i>Octopus vulgaris</i> , <i>Diplodus annularis</i> , <i>Mustelus mustelus</i> , <i>Merluccius merluccius</i> , <i>Pagellus erythrinus</i> correspondent respectivement aux groupes fonctionnels suivants dans Ecopath-GoG : Céphalopodes benthiques, Sparidés, Requins, poissons pélagiques moyens et poissons carnivores 1.....	66
Figure 21 : Comparaison entre les tailles moyennes des captures prédites par OSMOSE-GoG et celles observées dans le golfe de Gabès durant les années 2000. Les barres verticales correspondent à l'écart-type entre les simulations répliquées.....	67
Figure 22 : Comparaison des niveaux trophiques moyens par espèce entre OSMOSE-GoG et Ecopath-GoG (Hattab et al., 2013). Les barres verticales correspondent à l'écart type entre les simulations répliquées.	69
Figure 23 : Représentation du réseau trophique du golfe de Gabès simulé par OSMOSE-GoG. Les sphères représentent les compartiments de l'écosystème (hauts et bas niveaux trophiques). Le volume des sphères des hauts niveaux trophiques est proportionnel à la biomasse des espèces modélisées dans OSMOSE. Pour les bas niveaux trophiques modélisés dans Eco3M-MED, la taille des sphères n'est pas proportionnelle à la biomasse de chaque groupe (incompatibilité d'échelle). Les flèches représentent les liens trophiques entre les proies et leurs prédateurs. L'épaisseur des flèches correspond à la proportion des proies dans le régime alimentaire des prédateurs. Les boucles indiquent une relation de cannibalisme. Les liens trophiques entre le phytoplancton et les différents groupes zooplancton ne sont pas représentés.	71
Figure 24 : L'étendue géographique de quatre scénarios de mise en réserve (le 1 ^{er} scénario, non représenté pour des raisons de lisibilité de la carte, s'agit d'une fermeture totale du golfe de Gabès).....	75
Figure 25: Les résultats des indicateurs : biomasse (graphique A), captures totales (graphique B), taille moyenne (graphique C) et niveau trophique (graphique D) par espèce. Les résultats de chaque scénario sont comparés au scénario de référence. Chaque sous-figure est divisée en trois parties égales : avant AMP (à gauche), pendant AMP (milieu), après AMP (à droite).....	83
Figure 26 : Résultats de l'indicateur niveau trophique moyen, avant, pendant et après mise en place de l'AMP calculés à l'échelle de tout le golfe de Gabès	84

Figure 27 : Résultats de l'indicateur t taille moyenne des captures par espèce, avant, pendant et après mise en place de l'AMP calculés à l'échelle de tout le golfe de Gabès.....	85
Figure 28 : Simulation de la courbe des captures en fonction de la mortalité par pêche F pour estimer la valeur F_{MSY} des différentes espèces du modèle OSMOSE-GoG.	90
Figure 29 : La réponse de l'ensemble des indicateurs simulés par OSMOSE-GoG en fonction du multiplicateur de F_{MSY} et pour chaque stratégie de pêche. Les valeurs de tous les indicateurs ont été centrées et réduites pour faciliter la comparaison. 92	92
Figure 30 : Réponses des indicateurs par stratégie de pêche par rapport à chaque paradigme : la direction de la réponse (graphique « A »), la linéarité de la réponse (graphique « B ») et la conformité de la réponse entre les différentes stratégies de pêche (graphique « C »). Dans les zones grisées, l'indicateur n'a pas été calculé du fait que pour certaines simulations, il arrive qu'une espèce ne se maintienne plus dans l'écosystème à cause d'une forte augmentation de la mortalité par pêche..	96
Figure 31 : Pourcentage des différents types d'indicateurs (taille, biomasse, captures, niveau trophique et abondance) qui correspondent aux critères des trois paradigmes : la direction de la réponse, la linéarité de la réponse et la conformité de la réponse entre les différentes stratégies de pêche.	98
Figure 32 : Localisation géographique des cinq modèles Ecopath des écosystèmes étudiés.....	102
Figure 33 : Diagramme du fonctionnement de l'écosystème : la distribution théorique de la biomasse par niveau trophique et les processus du transfert trophique. (Gascuel et Pauly, 2009).....	104
Figure 34 : Spectres trophiques de biomasse (en haut) et des captures (en bas) des cinq écosystèmes Méditerranéens étudiés. Les niveaux trophiques 1 et 2 n'ont pas été affichés pour améliorer la représentation graphique des spectres trophiques.	112
Figure 35 : Spectres trophiques de la mortalité par pêche (haut) et du taux de perte par pêche (bas) des cinq écosystèmes Méditerranéens étudiés.....	114
Figure 36: Spectres trophiques des biomasses simulées par multiplicateur de mortalité par pêche mE (mE variant de 0 à 5) et par écosystème.	115
Figure 37 : Spectres trophiques des captures simulées par multiplicateur de mortalité par pêche mE (mE variant de 0 à 5) et par écosystème.	117

Figure 38 : Captures relatives simulées (captures simulées/captures à l'état de référence) par multiplicateurs de mortalité par pêche (mE) et par écosystème..	118
Figure 39 : Biomasses relatives simulées (biomasses simulées/biomasses à l'état de référence) par multiplicateur de mortalité par pêche (mE) et par écosystème. ..	120
Figure 40 : Analyse de sensibilité de la biomasse totale de l'écosystème à l'intensité du recyclage de biomasse (β) dans les écosystèmes méditerranéens étudiés.	122
Figure 41: Analyse de sensibilité de la biomasse totale de l'écosystème à l'intensité du contrôle top-down (α) dans les écosystèmes méditerranéens étudiés.	122
Figure 42 : Diagramme représentant l'utilisation des modèles trophiques dans le cadre de cette thèse et les différentes perspectives d'amélioration pour assurer une meilleure gestion de l'écosystème.....	139

Liste des tableaux

Tableau 1 : Les différents scénarios de gestion de la pêche simulés par le modèle Ecospace dans le golfe de Gabès (les modifications par rapport au scénario de référence sont en gras).	27
Tableau 2 : Réponses des plans de gestion de la pêche à un ensemble d'objectifs d'exploitation et de conservation.	40
Tableau 3 : Les paramètres des groupes planctoniques du modèle des bas niveaux trophiques Eco3-MED et du groupe Benthos utilisés pour forcer le modèle OSMOSE des hauts niveaux trophiques.....	49
Tableau 4 : Les paramètres d'entrée d'OSMOSE-GoG pour chacune des 11 espèces modélisées. K , L_{∞} et t_0 : les paramètres de croissance de von Bertalanffy; b : coefficient d'allométrie (exposant de la relation allométrique taille-poids); c : constante de proportionnalité de la relation allométrique taille-poids; s_{mat} : taille à la maturité; φ : fécondité relative; a_{max} : longévité; M_s : taux de mortalité due à la prédation des espèces non explicitement représentées dans le modèle; F : taux de mortalité par pêche annuel; s_{rec} : taille au recrutement. Voir Annexe F pour la liste des références et l'Annexe G pour les autres paramètres du modèle.....	55
Tableau 5 : Equations décrivant les processus du modèle OSMOSE	58
Tableau 6 : Liste des indicateurs évalués par OSMOSE-GoG	89
Tableau 7 : Détails clés des modèles Ecopath développés dans chaque écosystème	103
Tableau 8 : Récapitulatif des caractéristiques des trois modèles trophiques mis en place dans le golfe de Gabès	129

Chapitre 1

Introduction générale

1. Les ressources marines : un bien commun qui a besoin d'une gestion raisonnée

Lorsqu'une ressource en libre accès est partagée entre plusieurs acteurs en concurrence, sa gestion devient complexe. Ceci est d'autant plus vrai quand il s'agit des ressources naturelles. La gestion des ressources naturelles telles que l'eau d'un bassin versant, la capacité de l'atmosphère à absorber du CO₂ ou encore les stocks halieutiques est susceptible de mener à des conflits entre intérêt individuel et intérêt commun se traduisant par la surexploitation de la ressource en question et finalement son épuisement. Ce phénomène correspond à la « Tragédie des biens communs », un concept décrit par (Hardin, 1968) pour évoquer les conséquences d'un accès libre à des ressources communes, limitées et gratuites. Ce concept s'applique aux ressources partagées auxquelles il est difficile d'attribuer un droit de propriété et ayant le caractère de bien rival, c'est-à-dire lorsque la ressource est consommée par un agent, elle ne sera plus disponible pour les autres agents.

L'exploitation des ressources marines est l'exemple typique qui illustre la tragédie des biens communs de Garret Hardin. D'après l'article 2 de la convention de Genève de 1958 sur la haute mer, la liberté de la pêche est garantie à toutes les nations, un principe formulé depuis le XVII^{ème} par Hugo Grotius dans son livre *Mare Liberum*. Ainsi, dans une situation de compétition pour l'accès aux ressources d'une pêcherie, si l'ajout d'une unité de pêche rapporte plus de gain pour un exploitant, la logique individuelle fait que chaque exploitant aura tendance à maximiser le nombre de ses unités. Pour l'exploitant, l'intérêt de s'accaparer les ressources aux dépens de ses concurrents dépasse toujours les coûts d'exploitation. Toutefois, cette logique est biaisée parce que les exploitants ne réalisent pas toujours que l'épuisement de la ressource a un coût d'exploitation et que ce coût est partagé entre les différents opérateurs.

Par ailleurs, même dans la situation où les exploitants sont conscients de l'impact de leurs activités, la compétition fait que chaque opérateur fait de son mieux pour que ses concurrents ne prennent pas avantage sur lui. Le résultat de cette compétition conduit à une surenchère de la productivité, basée sur l'optimisation des facteurs de production (e.g. augmentation de la puissance et de la capacité des bateaux de pêche). Bien qu'une telle stratégie d'exploitation semble aboutir à un résultat perdant-perdant, la raréfaction des ressources marines et l'accroissement de la demande fait augmenter les prix ce qui rend possible de générer encore des profits même en situation de surexploitation.

Aujourd'hui, face à l'augmentation constante de la population mondiale et donc de la demande en ressources naturelles, l'impact de l'homme sur son environnement est de plus en plus problématique. Dans leur rapport « The Limits To Growth » sur les limites de la croissance, (Meadows et al., 1972) démontrent sur la base de simulations informatiques par leur modèle « World3 » comment une croissance économique et démographique exponentielle dans un monde fini a des conséquences néfastes sur le plan écologique. Ce constat est d'autant plus alarmant que l'augmentation de la consommation des ressources per capita est plus forte que le taux d'accroissement de la population humaine (Wackernagel et Rees, 1998).

C'est dans ce contexte qu'a émergé le concept d'empreinte écologique proposé une première fois par (Rees, 1992) pendant le sommet de la Terre de Rio de Janeiro en 1992. Ce concept a été développé par William E. Rees et Mathis Wackernagel pour évaluer la pression de l'homme sur l'environnement et répondre à la question : les ressources naturelles mobilisées par les activités humaines sont-elles dans les limites de productivité de la Terre ? D'après William E. Rees, la notion d'empreinte écologique a été définie comme « la surface correspondante de la terre productive et des écosystèmes aquatiques nécessaires à produire les ressources utilisées et à assimiler les déchets produits par une population définie à un niveau de la vie matériel spécifié, là où cette terre se trouve sur la planète ».

Ce concept a été mis en application par l'organisation Global Footprint Network (<http://www.footprintnetwork.org>) pour calculer l'empreinte écologique par pays et pour différents type de ressources. La figure 1 donne une idée sur la durabilité du développement par pays et par région du monde en présentant l'indice du développement humain (HDI index) du Programme des Nations Unis pour le Développement (UNDP,

2015) en fonction de l’empreinte écologique per capita. En plus de la diminution de la Biocapacité mondiale entre 1961 et 2001, les pays ayant un indice de développement humain élevé en Europe, Amérique du Nord et Moyen-Orient (pays du Golfe) ont l’empreinte écologique la plus élevée à l’opposé de la plupart des pays africains. Cependant, il n’y a aucun pays dans le quadrant du développement durable global, d’où la question : est-ce que le bien être humain implique forcément la dégradation des biens et services écosystémiques ?

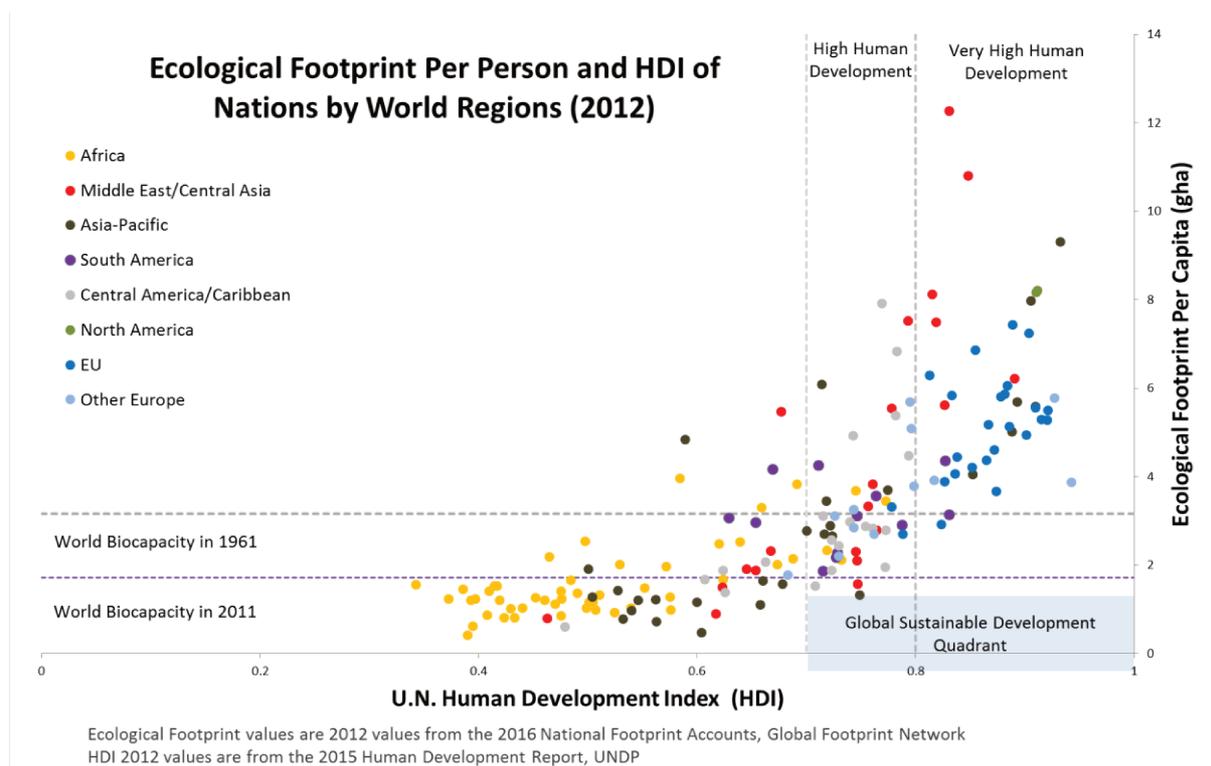


Figure 1 : Empreinte écologique per capita mesurée par pays et par région du monde en fonction de l’indice du développement humain (HDI) pour l’année 2012. La Biocapacité mondiale correspond à « la capacité des écosystèmes à produire de la matière biologique utile et à absorber les déchets générés par les sociétés humaines, compte-tenu des systèmes de gestion et des techniques d’extraction actuels ». (Source : © 2016 Global Footprint Network. National Footprint Accounts, 2016 Edition).

En Tunisie, bien que l’empreinte écologique soit inférieure à la moyenne mondiale, l’espace biologiquement productif (sur terre ou en eaux) ne suffit plus à soutenir le niveau de consommation actuelle et à absorber les déchets produits à partir de la moitié des années 1970 (Fig. 2). En 2012, compte tenu des pratiques de gestion mise en œuvre (e.g. recyclage, valorisation des rejets de la pêche, etc.), cette

empreinte écologique correspond à 2,3 hectare global par personne alors que la biocapacité du pays est de 0,9 hectare global par personne (un hectare global a une productivité égale à la productivité moyenne mondiale des surfaces biologiquement productives (terrestres ou en eaux) pour une année donnée). Au niveau mondial, l'empreinte écologique est à 2,8 hectare global par personne (Global Footprint Network, 2016).

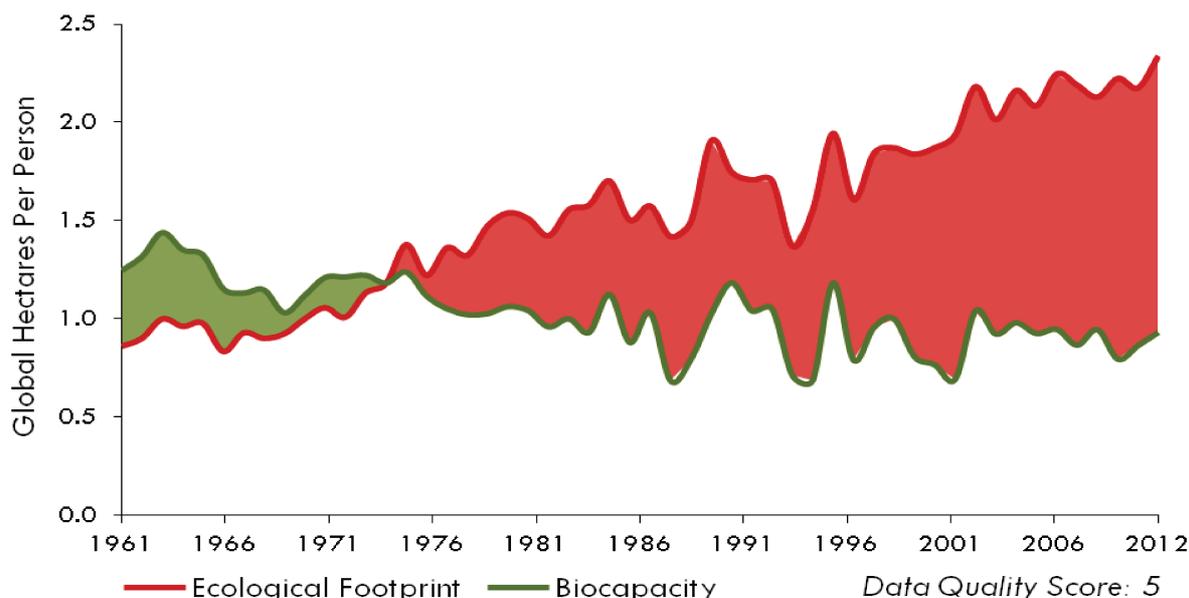


Figure 2 : Empreinte écologique et biocapacité de la Tunisie sur la période 1961 - 2012. (Source : © 2016 Global Footprint Network. National Footprint Accounts, 2016 Edition).

Les tendances de surexploitation constatées dans l'utilisation des ressources naturelles peuvent expliquer en grande partie l'état actuel des pêcheries mondiales. En effet, la dégradation des ressources halieutiques est actuellement un fait avéré et reconnu. Selon la FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations, 2014), la proportion de stocks de poissons de mer exploités à un niveau biologiquement viable à long terme a baissé, passant de 90 % en 1974 à 71,2 % en 2011 (FAO, 2014). Les 28,8% des stocks restants sont exploités au-delà de leur capacité de régénération. Cette dégradation est due essentiellement à la surpêche qui se traduit par la raréfaction des ressources marines. L'intensification de l'effort de pêche depuis les années 1950 par l'accroissement de la puissance des navires et les innovations techniques a conduit à la diminution du potentiel halieutique et aux

premiers effondrements de stocks dans les années 1980 (Pauly et al., 2002). Dans ce contexte de surexploitation, la préservation des ressources devient un enjeu majeur d'autant plus qu'environ 8% de la population mondiale vit de l'activité de la pêche (Chuenpagdee, 2012) et que les produits de la mer représentent en moyenne 16,6 % des apports en protéines animales dans l'alimentation humaine (FAO, 2012).

Parmi les solutions préconisées pour réduire la surexploitation figure la réglementation de l'accès à la ressource par la nationalisation et/ou la privatisation. Ces solutions ont déjà été appliquées en Tunisie depuis 1904 en déclarant la zone de pêche réservée tunisienne (connue sous l'appellation italienne la « Mammellone ») au large du golfe de Gabès, sur la base de droits historiques liés à l'affermage par le Bey de Tunis. Cette déclaration a été précisée par le décret du 26 juillet 1951, portant refonte de la législation de la police de la pêche maritime. Cette démarche de nationalisation a été poursuivie plus récemment avec l'institution d'une zone économique exclusive au large des côtes tunisiennes (Loi n° 2005-50 du 27 juin 2005). A plus petite échelle, la réglementation de l'accès aux ressources halieutiques est possible dans certains cas par l'attribution de droits de propriétés individuels. C'est la particularité des pêcheries fixes (appelées aussi Ch'rafi) dans les hauts fonds du golfe de Gabès soumises à un régime de l'appropriation privative (Moussa, 1985).

Toutefois, d'après (Ostrom, 1990) prix Nobel d'économie (2009), ni la gestion centralisée par l'état (nationalisation) ni la privatisation ne permettent d'éviter la surexploitation des ressources communes. La solution alternative consiste à gérer les biens communs, par des institutions de coopération durable organisées et régies par les acteurs locaux de 50 à 15000 personnes (Ostrom, 1990). Cette solution implique que les personnes concernées par un bien commun trouvent leurs propres règles de gestion pour assurer leur bien-être économique mais aussi la viabilité de la ressource naturelle sur le long terme. Parmi les principes de gestion des ressources communes figurent la cohérence entre les règles de l'exploitation (temps, lieu, technologies utilisées, quantités prélevées) et la nature et les caractéristiques de la ressource exploitée. Par exemple, l'effort déployé pour pêcher un stock de poisson ne doit pas menacer l'intégrité de l'écosystème ou compromettre la régénération des espèces.

En plaçant les activités humaines au centre de l'écosystème, l'approche écosystémique des pêches pourrait être considérée comme un outil adapté dans le contexte halieutique pour répondre aux problématiques de gestion des ressources

communes et concilier objectifs économiques et écologiques. D'après la Conférence de Reykjavik de 2001 sur la pêche responsable dans les écosystèmes marins, « *L'approche écosystémique des pêches a pour objet de planifier, de valoriser et de gérer les pêches, en tenant compte de la multiplicité des aspirations et des besoins sociaux actuels et sans remettre en cause les avantages que les générations futures doivent pouvoir tirer de l'ensemble des biens et services issus des écosystèmes marins* ». De manière générale, l'application de cette approche vise à éviter la dégradation des écosystèmes, réduire le risque d'un changement irréversible dans la structure de ces derniers, maintenir leur viabilité socio-économique à long terme et adopter le principe de précaution dans leur gestion lorsque les connaissances des processus écosystémiques sont insuffisantes.

2. Les modèles écosystémiques, un outil pour explorer la gestion des pêcheries multispécifiques

La crise mondiale de la pêche et la stabilité du nombre d'effondrement de stocks depuis les années 1950 (Mullon et al., 2005) laisse penser que les plans de gestion mis en place ont manqué d'efficacité. D'après (Cochrane, 1999), il existe un large consensus sur les causes de ce constat, ces causes peuvent être classifiées en quatre grandes catégories: i/ l'incertitude et le manque de fiabilité des données biologiques, ii/ l'existence dans toutes les pêcheries de multiples conflits d'intérêt en plus de l'absence d'objectifs clairs à atteindre, iii/ la dominance des objectifs socio-économiques aux dépens d'une exploitation durable des ressources et iv/ la non-prise en compte des principales parties prenantes dans la prise des décisions.

Par ailleurs, le manque d'efficacité des mesures de gestion est aussi tributaire des méthodes utilisées. En effet, l'approche qui consiste à étudier chaque compartiment de l'écosystème séparément des autres et à conduire une gestion stock par stock a montré ses limites (Cury et al., 2005). Ces méthodes consistent essentiellement à prédire l'évolution du stock dans le temps suite à l'application d'une ou plusieurs mesures de gestion à l'exemple de la capture totale admissible et/ou la taille des mailles des filets. Ce manque d'efficacité dans les méthodes traditionnelles de gestion est encore plus avéré dans les pêcheries multispécifiques comme celles de la Méditerranée en raison de la complexité des interactions entre les différents

compartiments de l'écosystème et les activités de pêche. Étant donné que l'exploitation des ressources halieutiques ne peut être sans incidences sur les différentes composantes de l'écosystème, les nouvelles méthodes de gestion doivent considérer l'écosystème dans sa globalité (Pikitch et al., 2004).

Les modèles écosystémiques se présentent comme des outils potentiellement importants pour établir des plans de gestion plus efficaces et accomplir l'approche écosystémique des pêches (Smith et al., 2007). Bien que le terme « écosystémique » puisse suggérer une approche multi-espèces, la portée de ces modèles est plus large et englobe tout le réseau trophique ainsi que la dimension environnementale de l'écosystème (Link, 2002). L'utilité de ces modèles réside dans leur capacité à tenir compte de la complexité des interactions entre les différents compartiments de l'écosystème, tout en intégrant la composante humaine avec sa dimension socio-économique. Il y a donc un besoin de considérer un large éventail d'objectifs stratégiques (e.g. optimiser les captures totales, assurer la viabilité économique de la pêche à long-terme, conserver la biodiversité, etc.) qui ne convergent pas forcément (FAO, 2008).

Suite à l'intérêt croissant à modéliser les processus de l'écosystème à différents niveaux d'organisation biologique, plusieurs approches de modélisation ont été développées. Les modèles écosystémiques issus de ces approches diffèrent considérablement en termes de complexité et peuvent être classés comme étant : i/ conceptuels visant à améliorer la compréhension de la structure, de la dynamique et du fonctionnement de l'écosystème; ii/ stratégiques axés sur l'évaluation de la direction et des patterns de la réponse de l'écosystème à long terme; ou iii/ tactiques dans le but d'appuyer des décisions de gestion spécifiques à court terme (Plagányi et al., 2014).

La figure 3 présente différents types de modèles écosystémiques classés suivant la prise en compte des critères suivants: les interactions biologiques, les relations prédateur/proie, l'environnement, la structure taille/âge et la dimension spatiale (Plagányi et al., 2014). Ces modèles écosystémiques peuvent jouer un rôle important dans l'évaluation des stratégies de gestion (« Management Strategy Evaluation ») à travers la simulation de plusieurs plans de gestion afin de choisir le plus adéquat (Punt et al., 2014). Par ailleurs, les modèles écosystémiques sont des outils pertinents pour étudier la réponse des indicateurs à différents forçages tels que

l'environnement et la pêche et tester leurs performances (the IndiSeas Working Group et al., 2012).

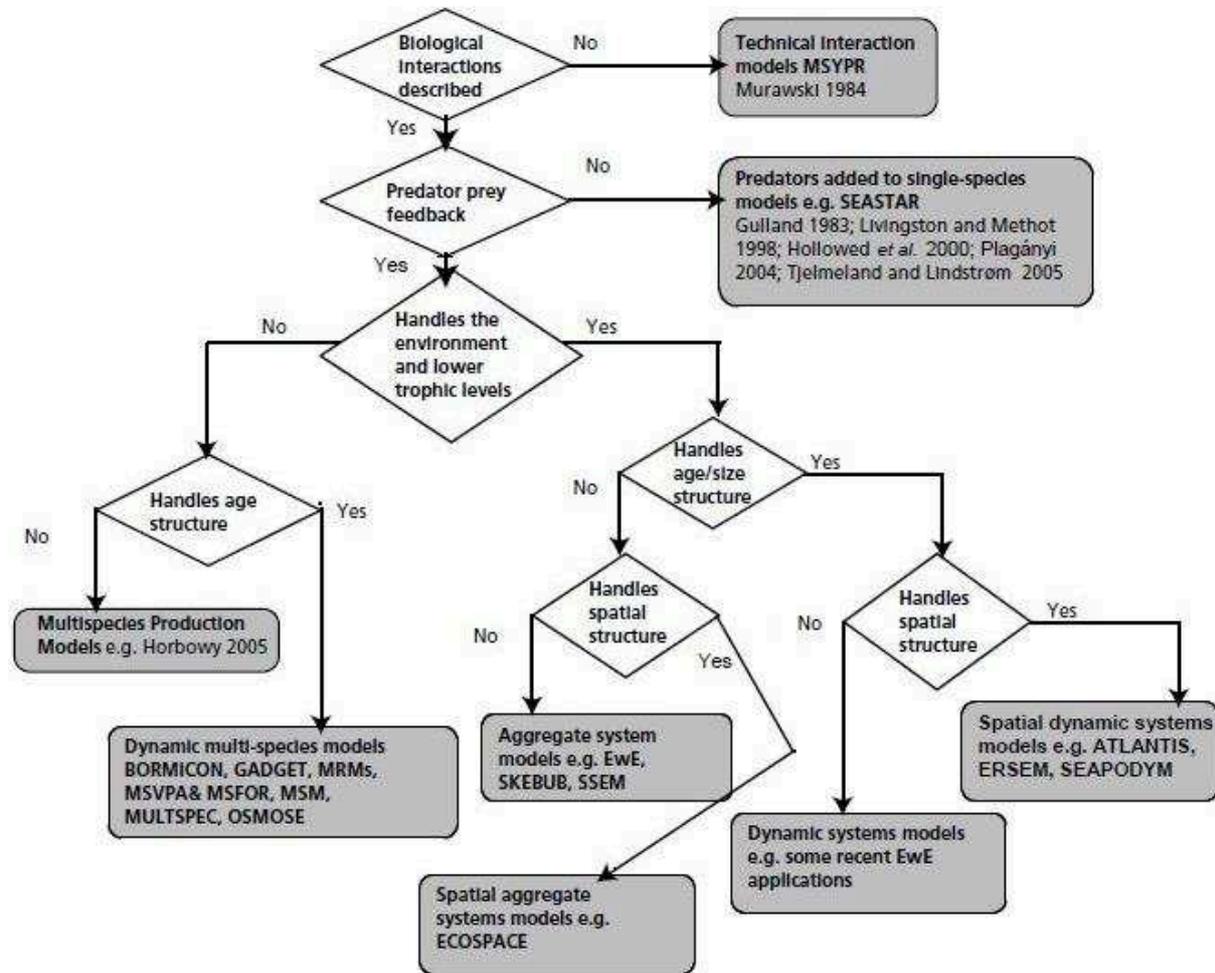


Figure 3 : Organigramme résumant la classification des différents modèles écosystémiques (Plagányi et al., 2007).

3. Exploitation halieutique du Golfe de Gabès: historique, problématique et état actuel

Le golfe de Gabès, appelé aussi « petite Syrte » se situe dans le bassin oriental de la Méditerranée et s'étend de Ras Kapoudia au 35^{ème} parallèle jusqu'à la frontière tuniso-libyenne couvrant une superficie totale d'environ 35900 km². Bien qu'il soit considéré comme l'une des zones de pêche les plus productives en Tunisie, le golfe de Gabès est soumis à de multiples pressions anthropiques affectant sa biodiversité (Hattab et al., 2014, 2011; Lamon et al., 2013; Lasram et al., 2015). La région dispose d'un large plateau continental exclusivement composé de sédiments meubles qui s'étend avec une pente douce si bien que l'isobathe 200 m n'est atteinte qu'à environ

400 km du trait de côte en certains endroits. Après la mer Adriatique, le golfe de Gabès est la région de Méditerranée où l'amplitude de la marée est la plus forte, le marnage peut dépasser 2 m (Sammari et al., 2006). En outre, la faible profondeur du bassin fait que le golfe soit très sensible aux conditions atmosphériques. En raison de ces caractéristiques océanographiques et géomorphologiques particulières, le golfe de Gabès est un écosystème très productif en termes de production primaire malgré les conditions oligotrophiques de la Méditerranée (Papaconstantinou et Farrugio, 2000). Le haut niveau de productivité s'explique entre autres par la présence de larges herbiers de *Posidonia oceanica* une magnoliophyte endémique de la Méditerranée (Ben Mustapha et Afli, 2007). En abritant 247 espèces de poissons parmi un total de 327 espèces recensées en Tunisie (Bradai et al., 2004), cet habitat particulier offre une zone de frayère et de refuge pour plusieurs espèces (Hattour et Ben Mustanha, 2013) (Fig. 4).

Le golfe de Gabès est également le siège de nombreuses menaces et pressions anthropiques qui en font un écosystème méditerranéen archétypal puisqu'il concentre à lui tout seul l'ensemble des forçages recensés à l'échelle régionale de la Méditerranée. Tout d'abord, la pollution chimique causée par les rejets du phosphogypse de l'usine de Ghannouch et la forte accumulation des métaux lourds dans les sédiments (Ayadi et al., 2014; Rabaoui et al., 2013) constituent une menace sur la structure du réseau trophique et la dynamique de tout l'écosystème (Ayadi et al., 2015).

Ensuite, à l'instar des autres écosystèmes méditerranéens, le golfe de Gabès subit les effets du changement climatique qui se manifestent principalement par une augmentation de la température. Sur la période 1985 – 2008 l'augmentation moyenne de la température dans le bassin méditerranéen oriental a été de 0,042°C par an (Skiriris et al., 2011). Ces changements ont probablement causé des modifications dans les patrons de distribution des espèces méditerranéennes et favorisé l'introduction de nouvelles espèces (Ben Rais Lasram, 2009). En effet le golfe de Gabès est soumis aux invasions d'espèces exotiques originaires de mer Rouge (espèces dites Lessepsiennes) et de l'Atlantique (espèces dites Herculéennes). Certaines de ces espèces deviennent abondantes, à l'exemple de la crevette blanche *Metapenaeus monoceros* signalée pour la première fois en 1993 et qui s'est acclimatée aux conditions environnementales de la région (Ben Abdallah et al.,

2003), le poisson *Lagocephalus sceleratus* signalé en 2010 (Jribi et Bradai, 2012) ou plus récemment le crabe bleu *Portunus segnis* observé pour la première fois dans les captures de la pêche côtière en 2014 (Rabaoui et al., 2015). En plus des impacts socio-économiques sur la pêche, ces introductions ont des effets sur le fonctionnement et la structure trophique de l'écosystème (Hattab et al., 2013a).

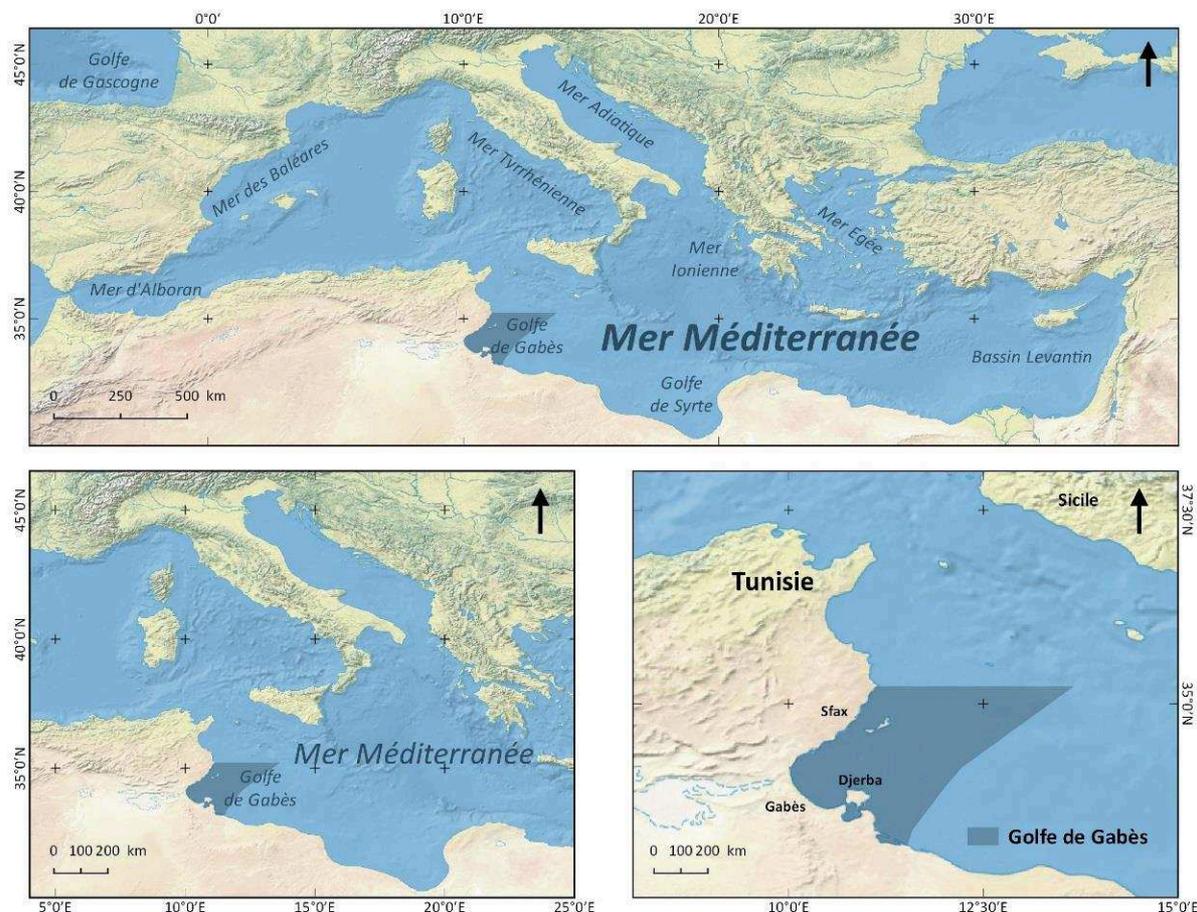


Figure 4 : Situation géographique du golfe de Gabès en Méditerranée centrale.

Les premières missions de prospection réalisées dans le golfe de Gabès remontent au début du XX^{ème} siècle. Plusieurs campagnes océanographiques ont été menées pour explorer divers aspects du golfe. Ainsi, en 1920 Heldt parti de Brest à bord de la « Perche » fut le premier à avoir employé un grand chalut à panneaux sur les côtes tunisiennes. En 1921, des sondages et des traits de chalut à perche ont été effectués par Pruvot à bord de « l'Orvet » pour étudier les liens entre la nature du fond et la faune ichthyologique (Le Danois, 1925). En 1923, la mission à bord du « Pourquoi pas » a effectué des dragages pour caractériser les faciès des fonds tunisiens (Le

Danois, 1925). En 1925, Le Danois, embarqué à bord de la « Tanche », a évalué la chalutabilité de la zone. En 1924, 1929 et 1934 Seurat a étudié les formations littorales du golfe de Gabès (Hattour, 1999). D'autres séries de campagnes ont été réalisées dans les années 1960 et 1970 à bord des navires océanographiques « Hannoun » et « Calypso » dans le cadre de divers programmes de recherches pour étudier les peuplements, l'hydrodynamisme, la sédimentation et le potentiel halieutique du golfe de Gabès (Hattour, 1999). A partir de 1998, plusieurs campagnes océanographiques ont été menées à bord du navire océanographique « Hannibal » par l'Institut National des Sciences et Technologies de la Mer afin d'évaluer les stocks des démersaux et des petits pélagiques.

4. Aperçu historique sur l'exploitation du golfe de Gabès

Sur le plan historique, au début du siècle précédent, la pêche « industrielle » en Tunisie était concentrée dans le nord du pays, particulièrement dans le port de Tabarka. A l'époque, la pêche au chalut et aux poissons bleus était pratiquée majoritairement par des italiens et des français (De Fages et Ponzevera, 1903). La pêche côtière traditionnellement pratiquée par les tunisiens sur les côtes Est et dans le golfe de Gabès était caractérisée par la diversité des techniques artisanales (Romdhane, 1998). D'après les témoignages de De Fages et Ponzevera, (1903) les ressources halieutiques dans les eaux tunisiennes étaient très abondantes « ... malgré *les quantités considérables de poissons que l'on y pêche depuis des siècles, les fonds de la mer, en Tunisie, peuvent être considérés à l'état vierge relativement aux fonds des mers territoriales des autres pays.* » et sous exploitées « la pêche indigène, faible, insouciant et apathique, doit être remplacée par la pêche moderne qui a recours aux *grands capitaux et aux moyens d'action de plus en plus puissants.* ».

Après l'indépendance, avec la "tunisification" du secteur, il y a eu transfert de l'activité de la pêche des côtes Nord vers les zones côtières Est et dans le golfe de Gabès, l'abandon progressif de la pêche aux éponges et le développement du chalutage sur le plateau continental. Suite à la modernisation de la flottille, l'exploitation des ressources marines du golfe de Gabès s'est intensifiée au cours de la deuxième moitié du XX^{ème} siècle et a été marquée par des conflits avec les pêcheurs italiens (Haye, 1994). Jusqu'aux années 1960, la production halieutique du golfe a été

relativement stable sans dépasser les 10000 tonnes.an⁻¹. Cependant, avec l'augmentation rapide du nombre d'unités de pêche à partir des années 1970, un pic de production de 66000 tonnes a été atteint en 1988. Sur la période 1974 – 1988, le nombre de chalutiers benthiques a triplé pour passer de 72 à 221. À partir du début des années 1990, les premiers signes de surexploitation commencent à se faire sentir dans le golfe de Gabès. Au cours de cette période, une diminution progressive de la production totale a lieu malgré un effort de pêche soutenu (Halouani et al., 2015). Avec le début des années 2000, une baisse du nombre total des unités de pêche a été enregistrée par rapport à la décennie précédente, cette baisse a concerné essentiellement les barques côtières non motorisées dont le nombre est passé de 5878 en 1995 à 3411 en 2005 alors que le nombre de chalutiers est resté stable aux alentours de 260 unités. A la fin des années 2000, la production totale s'est stabilisée autour des 40000 tonnes représentant ainsi environ 40% de la production nationale, ce qui confère au golfe de Gabès des enjeux socio-économiques majeurs (Fig. 5).

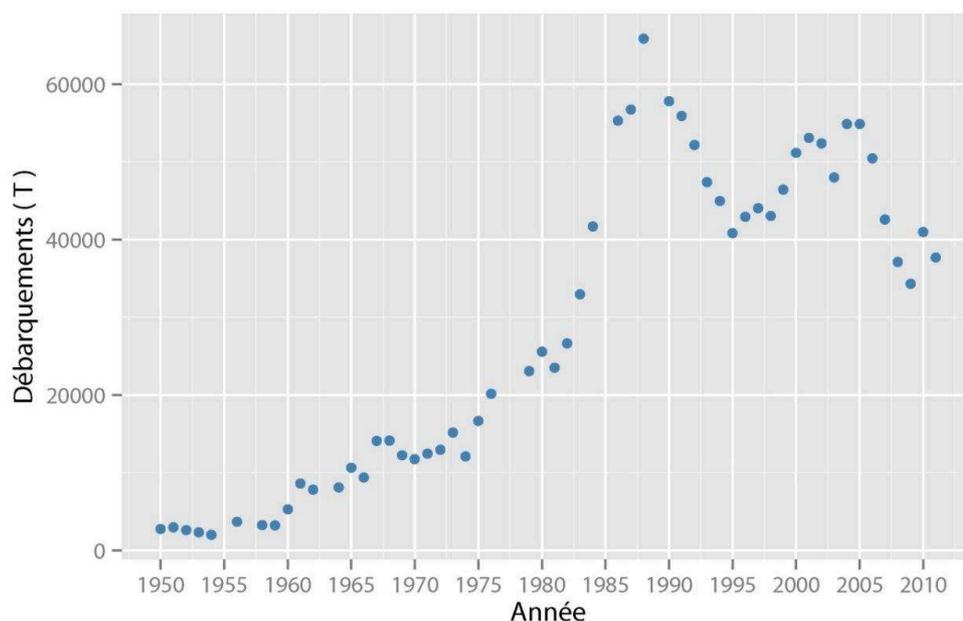


Figure 5 : Evolution de la production totale dans le golfe de Gabès au cours de la période 1950 – 2011 (Halouani et al., 2015) (Données collectées à partir des rapports statistiques de Institut National des Statistiques et de la Direction Générale de la Pêche et de l'Aquaculture).

D'après Ben Meriem et al. (2005), l'évaluation des stocks des principales espèces exploitées a montré que les poissons *Merluccius merluccius*, *Mullus barbatus*, *Mullus surmuletus* et *Pagellus erythrinus* sont en surexploitation et que la mortalité par pêche de la fraction juvénile de la population est particulièrement élevée. Une autre

manifestation de l'épuisement des stocks dans le golfe de Gabès est la diminution du rendement horaire des chalutiers benthiques qui est passé de 75 kg.h⁻¹ en 1971 d'après Chakroun et Azouz (dans (Hattour, 1991)) à 37 kg.h⁻¹ en 2001 (Gharbi et Zaarah, 2001). Par ailleurs, bien que la crevette royale *Penaeus kerathurus* soit soumise à des mortalités par pêche modérées (Ben Meriem et al., 2005) son exploitation n'est pas sans conséquences sur les autres compartiments de l'écosystème à cause de la faible sélectivité des engins utilisés. En effet, au niveau de l'activité du chalutage benthique, le taux de rejet dépasse souvent 50%. D'après Jarbouï et al., (2005), le rendement horaire de ces rejets dans le golfe de Gabès peut atteindre 73 kg. La surexploitation des ressources halieutiques est donc susceptible d'altérer le fonctionnement de l'écosystème du golfe de Gabès dans sa totalité, d'autant plus qu'il est vulnérable à divers types de pressions.

5. Objectifs de la thèse

L'objectif principal de cette thèse est d'améliorer notre compréhension de l'écosystème du golfe de Gabès par l'étude de sa dynamique trophique afin d'évaluer les impacts de la pêche et de contribuer à la réflexion sur la mise en place de plans de gestion. Nous nous proposons dans ce travail d'étudier le fonctionnement et la structure du réseau trophique et d'analyser les effets de la pêche sur plusieurs niveaux d'organisation biologique, de l'individu à la population, dans le cadre d'une approche écosystémique. Ceci nous permettra d'apporter des éléments de réponse aux questions suivantes :

- Quelles pourraient être les conséquences écosystémiques des mesures de gestion de la pêche ?
- Quels indicateurs utiliser pour évaluer les impacts de la pêche sur l'écosystème ?
- Comment l'écosystème du golfe de Gabès répond-il à la pression de pêche ?

Afin de répondre à ces questions, nous avons développé des modèles trophiques basés sur des hypothèses différentes pour formaliser les relations écologiques entre les compartiments de l'écosystème. Ces modèles ont été élaborés pour représenter et étudier la dynamique du réseau trophique dans l'espace et dans le temps. Plusieurs simulations de plan de gestion et de stratégies de pêche ont été effectuées afin d'évaluer la réponse de l'écosystème et analyser la manière dont les

effets de la pêche se propagent dans le réseau trophique (Fig. 6). L'utilisation de plusieurs modèles se justifie par le fait qu'à l'état actuel, il n'existe pas un seul modèle de « gestion » assez fiable pour être utilisé sur le plan tactique c'est-à-dire fournir des recommandations et appuyer des décisions de gestion spécifiques à court terme (Plagányi et al., 2007).

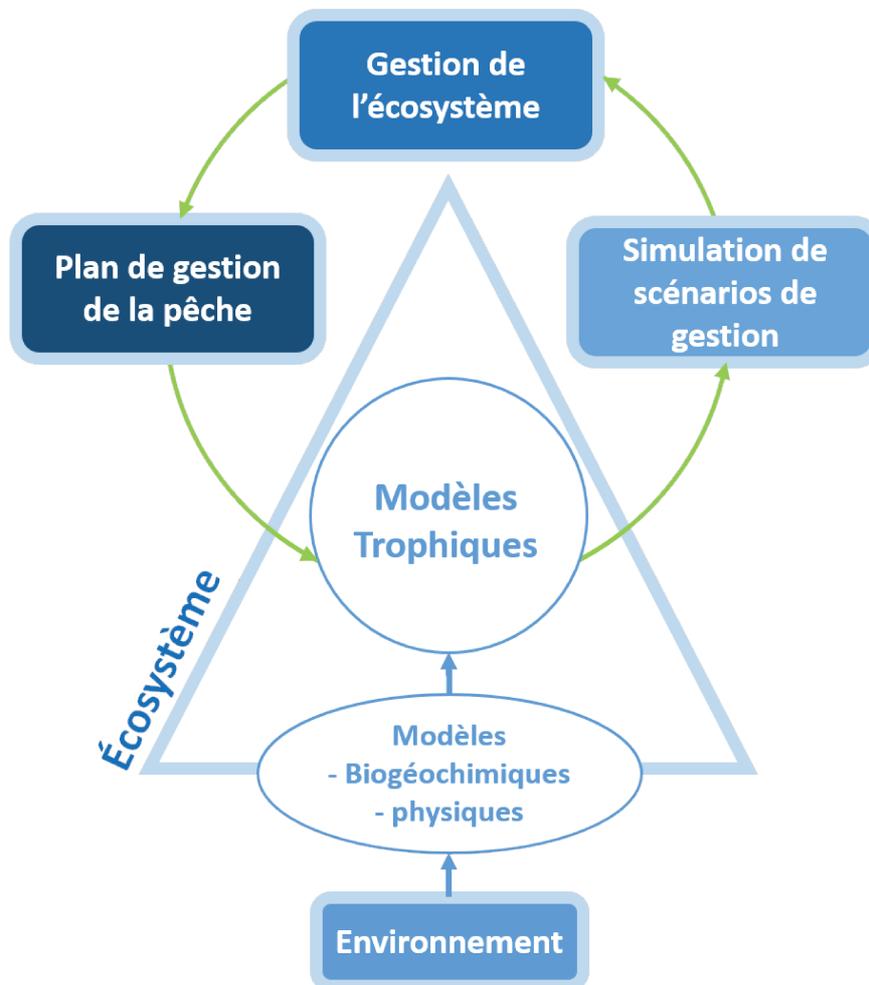


Figure 6 : Diagramme représentant la position des modèles trophiques dans l'étude de la réponse de l'écosystème à des scénarios de gestion de la pêche.

Cette thèse s'articule autour de trois chapitres. Chaque chapitre a fait l'objet d'un article scientifique qui décrit en détails la méthodologie suivie et les résultats obtenus. Afin de faciliter la lecture du manuscrit, une partie des données et des métadonnées utilisées pour la construction des modèles a été placée en annexe avec les publications.

Le premier chapitre consiste à utiliser le modèle d'équilibre de masse Ecopath with Ecosim qui a établi une première représentation du réseau trophique afin de simuler des plans de gestion écosystémiques dérivés de la réglementation de la pêche en vigueur dans le golfe de Gabès. Ce travail qui s'inscrit dans la continuité des travaux de (Abdou et al., 2016; Hattab et al., 2013a) a permis également d'affiner la représentation de la structure trophique de l'écosystème ce qui a facilité la mise en place du modèle end-to-end. Ce chapitre a fait l'objet d'une publication intitulée "A spatio-temporal ecosystem model to simulate fishing management plans: A case of study in the Gulf of Gabes (Tunisia)" dans *Marine Policy*.

Le deuxième chapitre est consacré au développement d'un modèle end-to-end et à l'analyse de la réponse de l'écosystème à la pression de pêche. Ce chapitre est structuré en trois parties. Une première partie technique relative à la description du modèle end-to-end construit à partir du forçage d'un modèle des hauts niveaux trophiques (OSMOSE) par un modèle biogéochimique (Eco3M-MED) et deux autres parties focalisées sur l'exploitation du modèle à des fins de gestion. L'objectif des deux dernières parties est de simuler des scénarios d'aires marines protégées et d'évaluer la performance de plusieurs indicateurs écologiques. La partie relative au développement du modèle a été publiée dans un article intitulé "Modelling food web structure using an end-to-end approach in the coastal ecosystem of the Gulf of Gabes (Tunisia)" dans *Ecological Modelling*.

Le troisième chapitre replace le golfe de Gabès dans un contexte Méditerranéen. Dans ce chapitre, nous présentons une étude comparative entre plusieurs écosystèmes marins pour évaluer l'impact de la pêche sur leurs spectres trophiques et analyser leurs réponses à différents niveaux d'effort de pêche. Cette étude a fait l'objet d'une publication dans la revue *Journal of Marine Systems* intitulée "Fishing impact in Mediterranean ecosystems: an EcoTroph modeling approach".

Enfin, les limites des différentes approches de modélisation, la synthèse des principaux résultats et les perspectives de ce travail sont présentées dans la conclusion générale.

Chapitre 2

Simulations de plans de gestion écosystémique de la pêche dans le Golfe de Gabès

1. Introduction

Suite au développement rapide de l'activité de pêche durant la seconde moitié du XX^{ème} siècle (la production totale a triplé entre les années 1970 et 2000) (Halouani et al., 2015), la Tunisie a adopté plusieurs textes de lois pour gérer ses ressources marines. Les outils de gestion consistent à appliquer des fermetures saisonnières et/ou spatiales dans l'objectif de réduire la pression de pêche sur les espèces à grande valeur commerciale. La crevette royale (*Penaeus kerathurus*), capturée principalement pendant les campagnes de crevettes est parmi les espèces dont la pêche est très réglementée. Toutefois, il est de plus en plus admis que concentrer les efforts de gestion sur quelques espèces exploitées sans prendre en compte les espèces non ciblées par la pêche ou les interactions entre les différents composants de l'écosystème est une stratégie inefficace (Pikitch et al., 2004). Dans le golfe de Gabès, les rejets de la pêche représentent une part significative des prises totales, pour 1 kg d'espèces commerciales capturées au chalut de fond 2.7 kg de poissons de petites tailles sont rejetés. Ces rejets sont essentiellement composés de *Diplodus annularis*, *Pagellus erythrinus*, *Pagrus caeruleostictis*, et *Boops boops* (Ben Abdallah-Ben Hadj Hamida et al., 2014). La non prise en compte de ces rejets dans l'évaluation de l'impact de la pêche ne permettrait donc pas de considérer toute la complexité de la pêcherie. D'où le besoin de mettre en place une approche de gestion plus holistique qui tient compte de la complexité de l'écosystème et des différentes activités de pêche. Dans ce contexte, la gestion des pêches basée sur l'écosystème (The Ecosystem-Based Fishery Management) est largement reconnue pour être plus effective pour maintenir en bon état l'écosystème et la pêcherie qu'il supporte (Froese et al., 2008).

Afin de répondre à un besoin de gestion écosystémique, de nombreux modèles ont été mis en place permettant la représentation et la quantification des flux trophiques en prenant en compte la pêche. Ecopath with Ecosim (Christensen et

Walters, 2004; Polovina, 1984; Walters et al., 1999) est le modèle le plus utilisé dans la communauté scientifique. Il a été développé pour décrire la structure et le fonctionnement du réseau trophique, analyser les effets de la pêche sur les différents compartiments de l'écosystème et mieux comprendre l'interaction entre les différentes activités de pêche.

Historiquement, le golfe de Gabès a été géré par des approches monospécifiques dont l'objectif principal est de maximiser les captures des espèces cibles. Avec l'augmentation de l'effort de pêche, les premiers signes de surexploitation qui se manifestaient par une baisse marquée de la production sont apparus dans les années 1990 après les pics de production enregistrés à la fin des années 1980. En effet, entre 1988 et 1995 la production totale dans le golfe a baissé de plus de 23% en passant de 65845 tonnes à 40847 tonnes. L'accroissement de la pression de pêche a principalement affecté les espèces benthiques à l'exemple de *Mullus barbatus* ou *Pagellus erythrinus* (Ben Meriem et al., 2005). Au cours de la même période, le nombre de chalutiers est passé de 221 à 269 malgré la baisse de la production. D'après les statistiques officielles de la Direction Générale de la Pêche et de l'Aquaculture (DGPA), à la fin des années 2000 la production halieutique dans le golfe de Gabès s'est établie à 40000 tonnes par an ce qui représente plus que 40% de la production tunisienne. Le besoin d'améliorer la législation relative à l'activité du chalutage benthique dans le golfe de Gabès s'est fait donc fortement ressentir compte tenu de l'intérêt socio-économique de la pêcherie (Mehrez Besta, com.pers).

Le golfe de Gabès est caractérisé par une pêcherie multi-espèces, multi-engins ciblant des espèces démersales et pélagiques en utilisant des chaluts, filets droit, sennes, palangres etc. La pêche côtière et le chalutage benthique sont les deux activités qui prédominent dans le golfe en terme de flottille et de valeur des débarquements (Mosbah et al., 2013). L'étendue du plateau continental caractérisé par des fonds meubles a favorisé l'exploitation des espèces benthiques et démersales. Afin de gérer toutes ces activités efficacement, plusieurs textes de loi ont été adoptés depuis les années 1960 par le gouvernement tunisien. Cette réglementation a été promulguée pour établir les zones et saisons de pêche, les techniques de pêche, les caractéristiques des engins utilisés, les tailles minimales de capture ou encore le régime de repos biologique, dans le but d'assurer la viabilité de l'exploitation à long terme. Les principaux textes juridiques régulant le secteur de la pêche dans le golfe

de Gabès sont la loi n° 94– 13 de janvier 1994, le décret du 28 septembre 1995 et la loi n° 2009– 17 du 16 mars 2009. Ces textes juridiques se rapportent essentiellement à l'activité du chalutage benthique et plus particulièrement au régime du repos biologique dans le secteur de la pêche et son financement, l'interdiction du chalutage en dessous de la profondeur 50 m et la régulation des campagnes de pêche à la crevette.

L'objectif de ce chapitre est de tester des ajustements des mesures actuelles à travers des simulations spatiales et temporelles de la dynamique de l'écosystème du golfe de Gabès afin de : i/ étudier les effets potentiels de plusieurs options de gestion sur les différents compartiments de l'écosystème, ii/ mieux comprendre les interactions entre les activités du chalutage benthique et de la pêche côtière, et iii/ fournir aux décideurs des éléments d'évaluation pour améliorer la réglementation actuelle et assurer une gestion durable de l'écosystème.

Les différentes simulations spatiales et temporelles effectuées dans ce chapitre se sont basées sur le modèle Ecopath du golfe de Gabès précédemment développé par (Hattab et al., 2013a). L'intérêt principal de cette analyse est qu'elle permet d'explorer des mesures de gestion alternatives, plus adaptées à satisfaire les compromis entre les objectifs d'exploitation et ceux de préservation de l'écosystème en révisant légèrement la réglementation actuelle.

2. Modélisation du fonctionnement trophique de l'écosystème du Golfe de Gabès

2.1. Ecopath with Ecosim

Ce travail est basé sur le modèle Ecopath with Ecosim (EwE) dont les principes, concepts et hypothèses ont été décrits en détail dans (Christensen et al., 2008; Christensen et Walters, 2004; Walters et al., 2000, 1999, 1997) (voir Annexe A pour les paramètres du modèle). Ecopath est un modèle écosystémique d'équilibre de masse développé par (Polovina, 1984) pour représenter et analyser quantitativement le réseau trophique. Il permet d'étudier le fonctionnement de l'écosystème dans sa totalité ainsi que les interactions trophiques entre les ressources représentées par des groupes fonctionnels. Ces groupes peuvent être multi-spécifiques englobant plusieurs espèces proches d'un point de vue fonctionnel (e.g. régimes alimentaires similaires),

monospécifiques (composés d'une seule espèce) ou « multi-stanza » c'est-à-dire prenant en considération différents stades de développement ontogénétique d'une espèce (e.g. larve, juvénile, adulte).

Le modèle Ecopath a été structuré sur la base d'un système d'équations linéaires pour décrire les interactions trophiques entre les différents groupes fonctionnels. Chaque groupe fonctionnel est défini par deux équations maîtresses. La première équation est celle de l'équilibre de masse, elle représente la production (ou le flux sortant) :

Eq. 1:

$$\text{Production} = \text{Captures} + \text{Prédation} + \text{Biomasseaccumulée} + \text{Migrationnet} \\ + \text{Autresmortalités}$$

Soit :

$$P_i = Y_i + B_i \times M2_i + E_i + BA_i + P_i \times (1 - EE_i)$$

Avec P_i production totale du groupe i , Y_i captures totales du groupe i , B_i biomasse du groupe i , $M2_i$ taux de prédation du groupe i , E_i taux de migration nette (émigration - immigration), BA_i taux d'accumulation de la biomasse du groupe i , $P_i \times (1 - EE_i)$ autres mortalités du groupe i , EE_i efficacité écotrophique du groupe i c'est-à-dire la proportion de (la pêche + la prédation + l'immigration + la croissance de la population) dans la production totale.

L'efficacité écotrophique EE_i est exprimée comme suit :

Eq. 2:

$$EE_i = \frac{Y_i + B_i \times M2_i + E_i + BA_i}{P_i}$$

La deuxième équation maîtresse assure la conservation de l'énergie. Elle définit la consommation (ou le flux entrant) :

Eq. 3:

$$\text{Consommation} = \text{Production} + \text{Respiration} + \text{Aliment non assimilé}$$

Soit :

$$Q_i = P_i + R_i + U_i$$

Avec Q_i la consommation du groupe i , P_i la production du groupe i , R_i la respiration du groupe i et U_i l'aliment non assimilé du groupe i .

Le modèle d'équilibre de masse pour le Golfe de Gabès a été construit en utilisant le logiciel Ecopath with Ecosim (Version 6.4 www.ecopath.org). Il représente l'état moyen de l'écosystème au cours de la période 2000 – 2005 et il est composé de 41 groupes fonctionnels représentant plus de 110 espèces (Hattab et al., 2013a). La zone modélisée correspond à la gamme de profondeur 20 – 200 m du plateau continental (Fig. 7), zone prospectée par les campagnes scientifiques de suivi halieutique. Ce modèle prend en compte les principales flottilles opérant dans le golfe à savoir : la pêche au chalut benthique, la pêche côtière (embarcations motorisées), la pêche au feu, la pêche à la senne, la pêche au thon et la pêche aux éponges. Les statistiques officielles de débarquement par espèce et par flottille pour la période 1995 – 2008 ont été obtenues à partir des rapports de la DGPA. Ces données ont été complétées par des informations sur les rejets de pêche (Halouani et al., 2015). Toutes les métadonnées du modèle Ecopath golfe de Gabès ainsi que l'explication de la structure et le choix des groupes fonctionnels sont disponibles dans les travaux de Hattab et al., (2013).

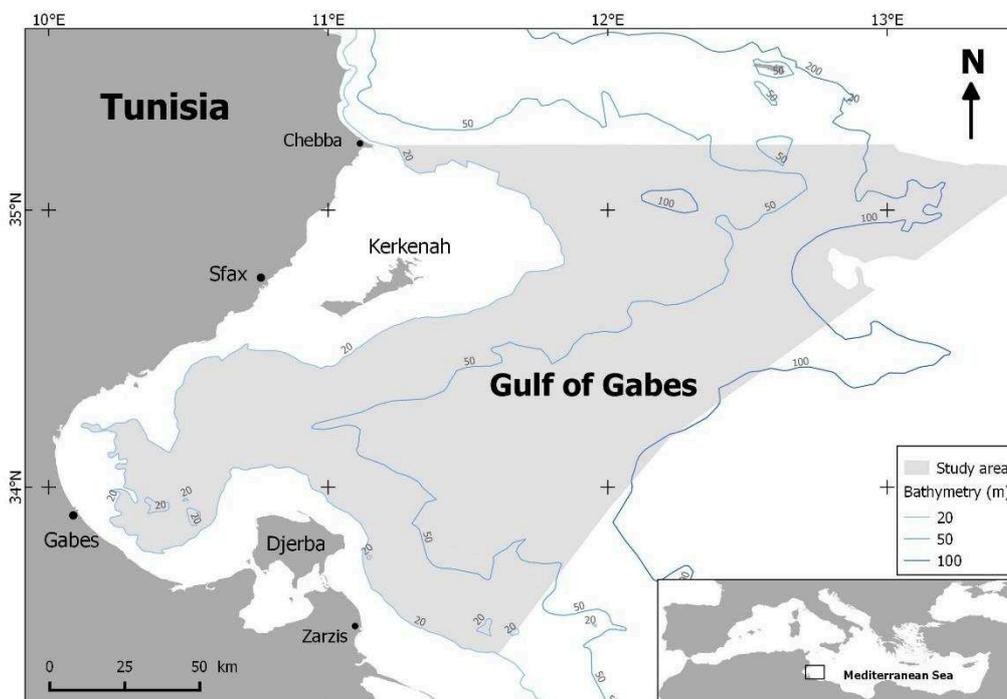


Figure 7 : Situation géographique du golfe de Gabès, la partie grisée représente l'étendue de la zone d'étude (gamme de profondeur 20 – 200 m).

En se basant sur les paramètres hérités du modèle Ecopath, le modèle Ecosim a été appliqué pour fournir des simulations dynamiques dans le temps (Walters et al., 1997) en s'appuyant sur l'équation différentielle de la biomasse :

Eq. 4:

$$\frac{dB_i}{dt} = g_i \sum_{j=1}^n Q_{ji} - \sum_{j=1}^n Q_{ij} + I_i - (M0_i + F_i + e_i)B_i$$

Avec $\frac{dB_i}{dt}$ le taux de croissance du groupe i pendant l'intervalle de temps dt en terme de biomasse, g_i l'efficacité de croissance nette du groupe i (*production/consommation*), Q taux de consommation, I_i taux d'immigration du groupe i , $M0_i$ taux des autres mortalités naturelles du groupe i , F_i taux de mortalité par pêche du groupe i , e_i taux d'émigration du groupe i , B_i la biomasse du groupe i .

Dans Ecosim les taux de consommation sont calculés à partir du concept de « foraging arena » (Christensen et Walters, 2004; Walters et al., 1997). Ce concept stipule que la biomasse de la proie est divisée en deux compartiments, un compartiment vulnérable à la prédation de biomasse (V_i) et un deuxième invulnérable à la prédation de biomasse ($B_i - V_i$). Les échanges qui ont lieu entre les deux compartiments dépendent du taux de transfert (v_{ij}) (ou paramètre de vulnérabilité). Ce taux de transfert détermine également le type de contrôle (i.e. top-down, bottom up ou intermédiaire). Le taux de vulnérabilité (v_{ij}) représente l'impact d'une augmentation de la biomasse des prédateurs sur la mortalité par prédation d'une proie donnée (Christensen et al., 2008). Ce paramètre est très important dans Ecosim étant donné qu'il peut être modifié pour améliorer l'ajustement des prédictions du modèle aux données observées.

Le modèle Ecosim a été appliqué pour simuler les effets d'un changement de la pression de pêche et d'autres forçages environnementaux (production primaire) au cours du temps pour reproduire les séries temporelles de débarquements. Au cours de la procédure de calibration, le modèle Ecosim du golfe de Gabès a été ajusté aux données annuelles de débarquements sur la période 1995 – 2008 en utilisant plusieurs séries temporelles:

- L'effort de pêche par flottille (pêche côtière, pêche au chalut benthique, pêche au feu, pêche à la petite senne, pêche au thon (senne tournante) et pêche aux éponges).
- Les captures de 24 groupes fonctionnels.
- Les biomasses des petits pélagiques (*Sardina pilchardus*, *Trachurus trachurus* et *Boops boops*) à partir des évaluations de stocks conduites par l'Institut National des Sciences et Technologies de la Mer (INSTM).
- La production primaire.

Concernant la série temporelle de la production primaire, nous avons utilisé des données traitées (Level-3) de la Production Primaire Nette ($\text{mg C.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$) (source : <http://www.science.oregonstate.edu/ocean.productivity/index.php>). Ces données ont été calculées par le modèle VGPM (Vertically Generalized Production Model) qui estime la production primaire nette à partir des données de concentration de chlorophylle (Behrenfeld et Falkowski, 1997). Ces données ont été moyennées mensuellement sur la période (octobre 1997 – décembre 2007) sur la zone géographique ($34,63^{\circ}\text{N}/33,66^{\circ}\text{N}$) et ($11,65^{\circ}\text{E}/13,86^{\circ}\text{E}$) et converties en unité de matière organique (tonne.km^{-2}) (Sorokin, 1990). La série temporelle de la production primaire a été par la suite implémentée dans Ecosim comme étant une fonction de forçage (Annexe B).

L'ajustement du modèle Ecosim a été effectué pour estimer les vulnérabilités qui permettent d'obtenir les meilleures prédictions en utilisant le module « Fit to time series » d'Ecosim. La qualité de l'ajustement a été évaluée par rapport à la série temporelle de débarquement issue des statistiques officielles en calculant la somme totale des carrés des écarts notée (SS). La fonction « sensitivity of SS to V » a été utilisée pour trouver les valeurs de vulnérabilité qui minimisent la valeur de SS. Afin d'améliorer la qualité de l'ajustement, certains paramètres relatifs au comportement des espèces ont été modifiés. Par exemple, nous avons augmenté la durée relative maximale d'alimentation (« Maximum relative time of feeding ») des top-prédateurs (Requins, Thons mineurs, Thon rouge de l'Atlantique, Dauphins). Les captures prédites par le modèle Ecosim ont été comparées aux statistiques officielles de la DGPA sur la période 1995 – 2008 pour évaluer la qualité du modèle (Fig.8).

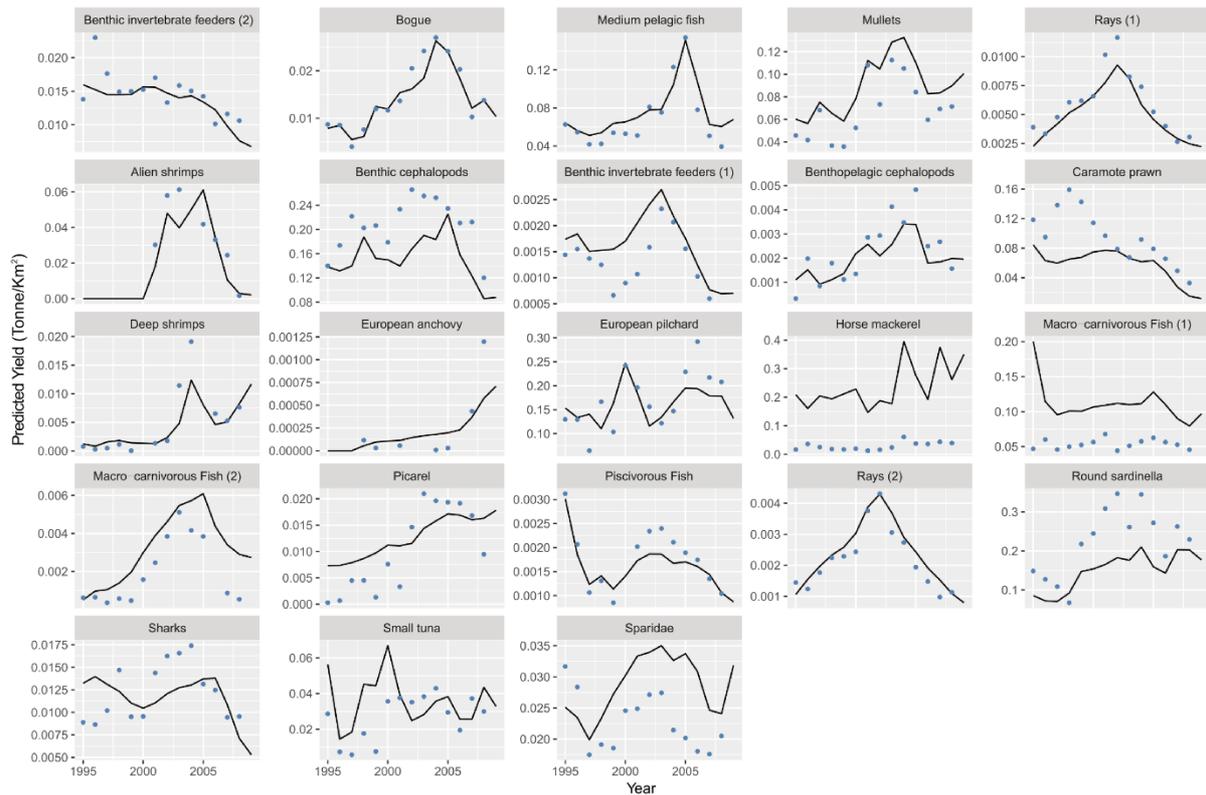


Figure 8 : Comparaison entre les captures prédites par le modèle Ecosim du golfe de Gabès (lignes) et les statistiques officielles de débarquements de la DGPA (points) pour la période 1995-2008.

2.2. Ecospace

Après l'ajustement du modèle Ecosim, les biomasses de référence du modèle Ecopath ont été utilisées pour initialiser le modèle Ecospace, le module spatialisé d'Ecopath with Ecosim (Walters et al., 2010). Ce module permet de projeter la dynamique du modèle Ecosim sur une grille à deux dimensions composée de cellules homogènes de tailles égales. Le modèle Ecospace intègre des pools de biomasses liées par des flux trophiques, distribuées sur une grille et ayant la capacité de se déplacer entre les cellules du domaine spatial (Christensen et al., 2008).

La mise en place d'un modèle Ecospace nécessite des données additionnelles en plus de celles héritées d'Ecopath et d'Ecosim. La première étape consiste à définir la grille du modèle. La zone d'étude est définie en assignant un type d'habitat à chaque cellule et en indiquant les cellules « terre » pour délimiter le trait de côté. Dans Ecospace, le type d'habitat gouverne la distribution des espèces sur la carte de référence en fonction de leurs habitats préférés, leurs taux de dispersion et leurs comportements alimentaires (Annexe C). La migration des espèces n'a pas été

considérée à cause du manque d'études et de données disponibles sur ce sujet dans le golfe de Gabès.

Les changements de biomasse et de consommation des groupes fonctionnels au niveau de chaque cellule dépendent des relations trophiques (prédateur-proie). Ces changements sont formalisés par un ensemble d'équations différentielles du modèle Ecosim (pour plus de détails voir (Walters et al., 2000, 1997)).

Concernant l'effort de pêche, il est défini dans Ecospace en assignant les flottilles à des habitats bien déterminés. L'effort est réparti par la suite sur la carte en fonction d'un simple « modèle de gravité » de telle sorte que la pourcentage de l'effort total alloué à chaque cellule est proportionnel à la profitabilité de la pêche des groupes cibles (Christensen et al., 2008). L'intérêt de cette fonction est de répartir la pression de pêche dans la zone d'étude d'une façon plus réaliste.

Le domaine spatial du modèle Ecospace couvre tout le golfe de Gabès. La carte de base est une grille de 127 lignes et de 194 colonnes composée de cellules régulières de 1,8 km de côté. La zone modélisée s'étend sur tout le plateau continental à partir de l'isobathe 20 m jusqu'à l'isobathe 200 m (Fig. 7). La bathymétrie dans le golfe a été extraite à partir d'un modèle numérique de terrain avec une résolution de 90 m (Lahbib et al., 2011). Les données de bathymétrie et de production primaire (dérivées à partir des images SeaWifs) ont été associées à la carte de référence d'Ecospace. Neuf types d'habitats ont été définis pour décrire la nature du fond par strate de profondeur en se basant sur les données de type du fond (Hattab et al., 2013b) et la carte de bathymétrie. La nature du fond a été extraite du SIG du golfe de Gabès (Lahbib et al., 2011) et numérisé à partir des travaux de Blanpied et al., (1979).

Les 41 groupes fonctionnels du modèle ont été assignés à leurs habitats préférentiels selon la nature du fond et leurs courbes de réponse à la profondeur. Les réponses à la profondeur des groupes fonctionnels ont été déterminées en superposant la carte de bathymétrie du golfe de Gabès avec des données d'occurrences collectées lors des campagnes de prospection de l'INSTM sur la période 1998-2005 et la carte de bathymétrie du golfe de Gabès. Pour certaines espèces et/ou groupes fonctionnels ces occurrences sont absentes (e.g. échinodermes, mollusques benthiques etc.). Dans ces cas, d'autres sources ont été utilisées pour collecter des informations sur l'écologie des espèces modélisées,

comme les bases de données en ligne telles que FishBase (www.fishbase.org) et SealifeBase (www.sealifebase.org) (Annexe E). Enfin, pour définir les zones de pêche, chaque flottille a été assignée à des strates de profondeur selon la réglementation actuelle de la pêche dans le golfe de Gabès et le rayon d'action des embarcations utilisées, (Annexe D) à savoir:

- Pêche côtière : profondeurs inférieures à 100 m
- Pêche au chalut benthique : profondeurs supérieures à 50 m (en dehors de la campagne de pêche à la crevette) et à partir de 35 m (pendant la campagne de pêche à la crevette)
- Pêche au feu : profondeurs supérieures à 35 m
- Pêche à la petite senne : profondeurs supérieures à 20 m
- Pêche au thon : profondeurs supérieures à 20 m
- pêche aux éponges : profondeurs inférieures à 35 m

La distribution des espèces sur la carte de référence du modèle Ecospace est gouvernée par le taux de dispersion qui représente la capacité d'un groupe fonctionnel à se déplacer sur la grille.

Concernant les taux de dispersion assignés aux différents groupes fonctionnels, nous avons gardé les valeurs par défaut communément utilisées dans des études précédentes (Chen et al., 2009; Fouzai et al., 2012) et recommandées par (Christensen et al., 2008). Les valeurs des taux de dispersion sont de trois niveaux de grandeur suivant la mobilité du groupe fonctionnel : (i) 300 km année⁻¹ pour les espèces pélagiques, (ii) 30 km année⁻¹ pour les espèces démersales et (iii) 3 km année⁻¹ pour les espèces sessiles ou se déplaçant très peu. Ces valeurs par défauts ont été utilisées à cause du manque d'informations précises sur le mouvement des espèces dans le golfe de Gabès.

Concernant le taux relatif de dispersion dans les habitats non-préférentiels (ou « mauvais habitat »), les valeurs du taux de dispersion de base ont été multipliées par des facteurs de 1 à 5. Lorsqu'un groupe se déplace vers un habitat non-préférentiel, il devient deux fois plus vulnérable à la prédation. L'idée est de favoriser les groupes fonctionnels qui se trouvent dans leurs habitats d'origine. Dans un habitat hostile, un groupe fonctionnel est susceptible de consommer moins que ses congénères à cause

de la non-disponibilité de l'aliment, en outre, sa vulnérabilité à la prédation s'accroît avec l'augmentation du temps de recherche de l'aliment (Christensen et al., 2008).

3. Simulation de plans de gestion de la pêche

Plusieurs plans de gestion de la pêche ont été simulés à travers la mise en place de différentes mesures spatiales et temporelles pour analyser la réponse de l'écosystème. Toutes les mesures proposées sont en rapport avec le chalutage benthique étant donné que c'est l'activité qui impacte le plus l'écosystème (Jabeur et al., 2000). Dans cette étude, les mesures simulées sont relatives aux plans de gestion de la pêche suivants:

- La durée du repos biologique
- Le nombre de campagnes de pêche à la crevette
- La limite bathymétrique inférieure autorisée pour le chalutage benthique pendant les campagnes de pêche à la crevette
- La limite bathymétrique inférieure autorisée pour le chalutage benthique hors des campagnes de pêche à la crevette
- La diminution du nombre de chalutiers benthiques

Le choix de ces plans de gestion est dérivé de la réglementation actuelle de la pêche dans le golfe de Gabès. Les différentes mesures simulées sur Ecospace consistent à appliquer de légères variations sur le scénario de référence. Chaque scénario correspond à une mesure de gestion (Tableau 1). Tous les scénarios ont été appliqués sur la période 1997 – 2008 correspondant à la réglementation actuelle et comparés par la suite aux résultats du scénario de référence.

Tableau 1 : Les différents scénarios de gestion de la pêche simulés par le modèle Ecospace dans le golfe de Gabès (les modifications par rapport au scénario de référence sont en gras).

Scenarios		Sc ref	Sc 2	Sc 3	Sc 4	Sc 5	Sc 6	Sc 7	Sc 8	Sc 9	Sc 10	Sc 11	Sc 12	Sc 13	Sc 14	
Plans de gestion de la pêche	Durée du repos biologique ^(a) (mois)	3	3	3	3	4	5	6	3	3	3	3	3	3	3	
	Nombre de campagnes de pêche à la crevette ^(b)	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	1	2	2	
	Limite bathymétrique inférieure du chalutage pendant les campagnes de pêche à la crevette ^(c) (m)	30	30	30	30	30	30	30	35	40	45	30	30	30	30	
	Limite bathymétrique inférieure du chalutage hors des campagnes de pêche à la crevette ^(c) (m)	50	60	70	80	50	50	50	50	50	50	50	50	50	50	50
	Diminution progressive du nombre de chalutiers benthique sur une période de 5 ans (%)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	20

(a) Lois n° 2009-17 du 16 mars 2009, relative au régime du repos biologique dans le secteur de la pêche et son financement.

(b) Arrêté du ministre de l'agriculture du 19 décembre 2001, modifiant l'arrêté du 28 septembre 1995, réglementant l'exercice de la pêche.

(c) Arrêté du ministère de l'agriculture du 28 septembre 1995 réglementant l'exercice de la pêche.

Afin d'évaluer la qualité des sorties du modèle Ecospace, nous avons comparé les captures prédites par le modèle dans le scénario de référence (Sc ref) avec les captures observées (Fig. 9). Les résultats montrent que le modèle Ecospace sous-estime les débarquements totaux dans le golfe de Gabès de ~ 20%. Cette sous-estimation est prévisible étant donné qu'un facteur de correction est appliqué sur les statistiques officielles pour tenir compte de la pêche illégale, non reportée et non régulée. Ce facteur consiste en une majoration des données brutes de captures de

15% pour la pêche aux petits pélagiques, 17% pour la pêche au chalut benthique et 42% pour la pêche côtière (Halouani et al., 2015). Par ailleurs, certains senneurs opèrent à l'extérieur du golfe de Gabès mais débarquent dans les ports du golfe ce qui est susceptible de faire augmenter artificiellement les débarquements. Par conséquent, le scénario de référence peut être considéré comme fiable pour la simulation des autres scénarios de mesures de gestion.

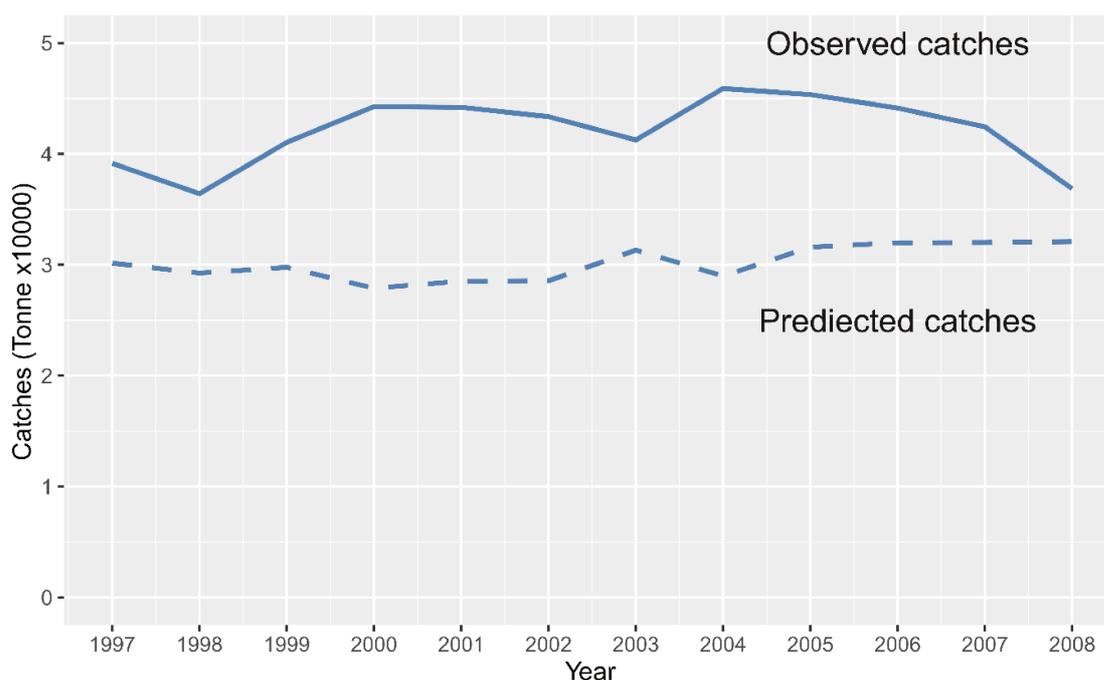


Figure 9 : Comparaison des séries temporelles de débarquements (statistiques officielles de la Direction Générale de la Pêche et de l'Aquaculture) (ligne) et les captures prédites par le scénario de référence du modèle Ecospace (pointillé) pour la période 1997 – 2008.

Plusieurs indicateurs ont été utilisés pour évaluer les différentes options de gestion et comparer leurs performances. Des indicateurs écologiques basés sur la notion de niveau trophique (niveau trophique moyen des captures, biomasse des niveaux trophiques supérieurs à 3,5 et niveau trophique moyen de l'écosystème) et des indicateurs d'exploitation relatifs aux captures (captures totales, captures du chalutage benthique, captures de la pêche côtière, captures des petits pélagiques, captures des crustacés, captures des céphalopodes et captures des autres poissons) ont été calculés pour chaque scénario. Les indicateurs d'exploitation sont ceux utilisés

par la DGPA dans ses rapports annuels des statistiques de pêche. Quant aux indicateurs basés sur les niveaux trophiques, ils ont été retenus pour évaluer les impacts de la pêche à l'échelle de tout l'écosystème (Pauly et al., 1998; Pauly et Watson, 2005). Ainsi, une hausse du niveau trophique moyen de l'écosystème correspond à une augmentation de la proportion des grands poissons et des top-prédateurs ce qui contribue à la stabilité du réseau trophique. A contrario, une baisse du niveau trophique des captures pourrait correspondre à une forte exploitation de l'écosystème se traduisant par une diminution de la taille moyenne et de la valeur commerciale des captures (Pauly et al., 1998). Enfin, les paramètres des modèles Ecosim et Ecosim n'ont pas été modifiés tout au long des simulations.

La méthodologie que nous avons suivie est dans le cadre de l'approche intégrative « Back to the future » (ou «Retour vers le futur ») qui consiste à modéliser des écosystèmes dans le passé et simuler des plans de gestion comme étant des objectifs des politiques de pêche pour le futur (Pitcher, 2005).

4. Réponses des groupes exploités aux scénarios de gestion de la pêche

Les sorties de captures des 13 scénarios de gestion ont été comparés à ceux du scénario de référence pour tous les groupes fonctionnels et par type de pêche. La figure 10 illustre les performances des 13 scénarios de gestion simulés dans Ecospace et montre des différences entre les deux principales activités de pêche. Les captures du chalutage benthique sont plus sensibles aux différentes mesures de gestion (couleur plus intense) que les captures de la pêche côtière. Ceci s'explique par le fait que tous les scénarios d'Ecospace sont en rapport avec l'activité du chalutage benthique. En revanche, les résultats observés au niveau des captures de la pêche côtière sont dus au chevauchement spatial entre les deux activités de pêche à partir de l'isobathe 35 m. Ce résultat souligne les effets indirects de la pêche au chalut benthique sur la pêche côtière.

La présence de patrons verticaux bien définis dans la réponse des groupes fonctionnels montre que cette réponse est tributaire du type de plan de gestion. Ces patrons sont visibles dans les scénarios Sc2, Sc3 et S4 qui correspondent à la limite bathymétrique inférieure du chalutage en dehors des campagnes de pêche à la crevette ou encore dans les scénarios Sc5, Sc6 et Sc7 relatifs à la durée du repos

biologique (Fig. 10). Toutefois, les résultats des scénarios des plans de gestion suivants : i/ diminution de la limite bathymétrique inférieure du chalutage pendant les campagnes de pêche à la crevette (Sc8, Sc9 et Sc10) et ii/ diminution du nombre de campagnes de pêche à la crevette (Sc11 et Sc12) sont très similaires étant donné qu'ils sont effectifs dans le même intervalle bathymétrique de 30 à 50 m.

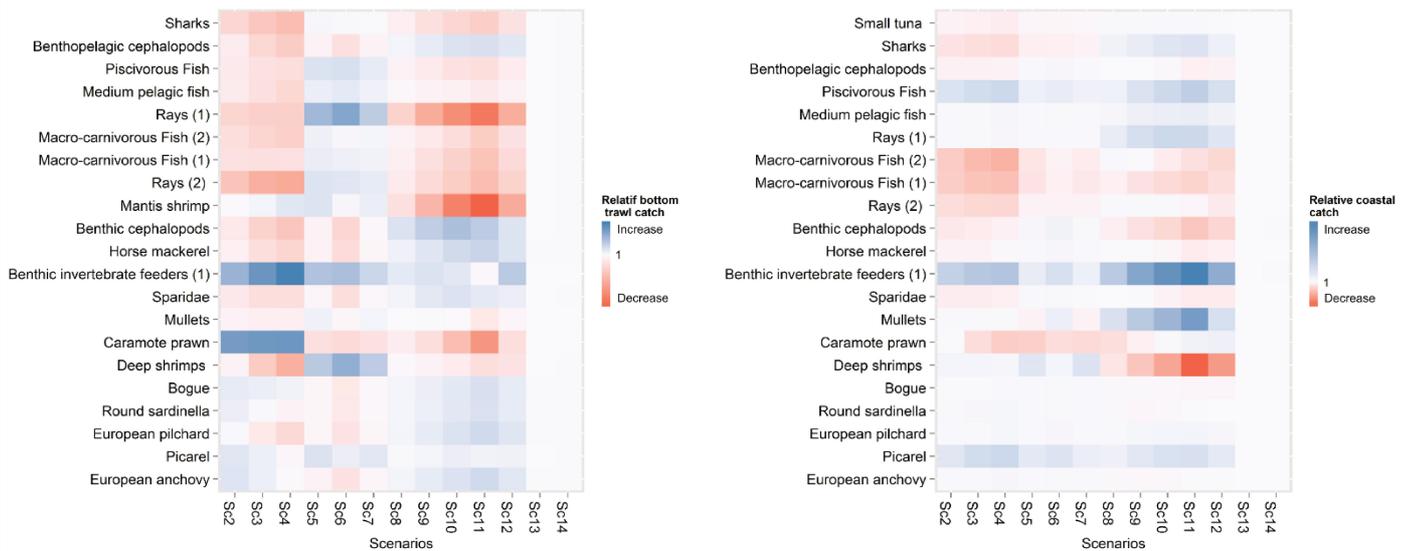


Figure 10 : Comparaison entre les captures relatives au chalutage benthique (à gauche) et de la pêche côtière (à droite) par groupe fonctionnel et par scénario de gestion. La couleur bleue correspond à une augmentation des captures par rapport au scénario de référence alors que la couleur rouge correspond à une baisse des captures par rapport au scénario de référence.

Afin d'étudier l'interaction entre la pêche côtière et la pêche au chalut benthique dans le golfe de Gabès, nous avons analysé la co-réponse des deux activités de pêche par scénario de gestion et par groupe fonctionnel. L'objectif est d'explorer si les deux métiers ont des réponses similaires ou opposées suite à l'application d'une mesure de gestion. La figure 11 montre que les plans de gestion de la pêche affectent différemment les captures de la pêche côtière et celles du chalutage benthique. En effet pour la plupart des groupes fonctionnels, la pêche au chalut benthique et la pêche côtière affichent une faible co-réponse : pour les mêmes scénarios, les deux activités de pêche ne répondent pas avec la même intensité (carrés de petites tailles) et présentent des réponses très variées (autant de réponses de directions opposées que similaires). Ce résultat suggère une faible interaction entre les deux activités de pêche.

Pour le confirmer, il faudrait intégrer plus d'informations sur le comportement des espèces, particulièrement celles relatives à la migration des espèces modélisées. De telles informations sont nécessaires étant donné que la migration saisonnière côtière large des espèces qui se reproduisent dans les herbiers de posidonies est susceptible d'augmenter les interactions entre pêche côtière et pêche au chalut benthique. Par ailleurs, la présence de patterns verticaux dans la figure 11 indique que la direction de la réponse (augmentation ou baisse des captures par rapport au scénario de référence) dépend du plan de gestion.

Cependant, au niveau de certains groupes trophiques, les interactions entre les deux métiers de pêche sont très marquées à l'exemple du groupe « Raie (1) » composé de *Raja clavata*, *Raja radula*, *Rhinobatos rhinobatos* et *Dasyatis pastinaca* et le groupe « Poissons s'alimentant sur les invertébrés benthiques (1) » composé de *Gobius niger*, *Symphodus cinereus*, *Diplodus vulgaris*, *Dentex maroccanus* et *Balistes carolinensis*. La figure 11 révèle que les captures des « Poissons s'alimentant sur les invertébrés benthiques (1) » des deux activités de pêche évoluent clairement dans la même direction dans les scénarios Sc2, Sc3 et Sc4. Ce résultat signifie que réduire la pression de pêche en augmentant la limite inférieure autorisée au chalutage benthique (au-delà de l'isobathe 50 m) serait bénéfique pour les deux activités de pêche.

En revanche, pour le groupe « Raies (1) », les captures du chalutage benthique et de la pêche côtière affichent des réponses nettement opposées dans les scénarios relatifs aux campagnes de pêche à la crevette (Sc9, Sc10 et Sc11). Au niveau de ce groupe, les captures de la pêche côtière augmentent lorsque l'effort déployé par les chalutiers benthiques diminue dans la zone 30 – 50 m de profondeur. La complexité de cette réponse est essentiellement due à la nature multispécifique de la pêcherie du golfe de Gabès et au chevauchement spatial entre les différentes activités de pêche.

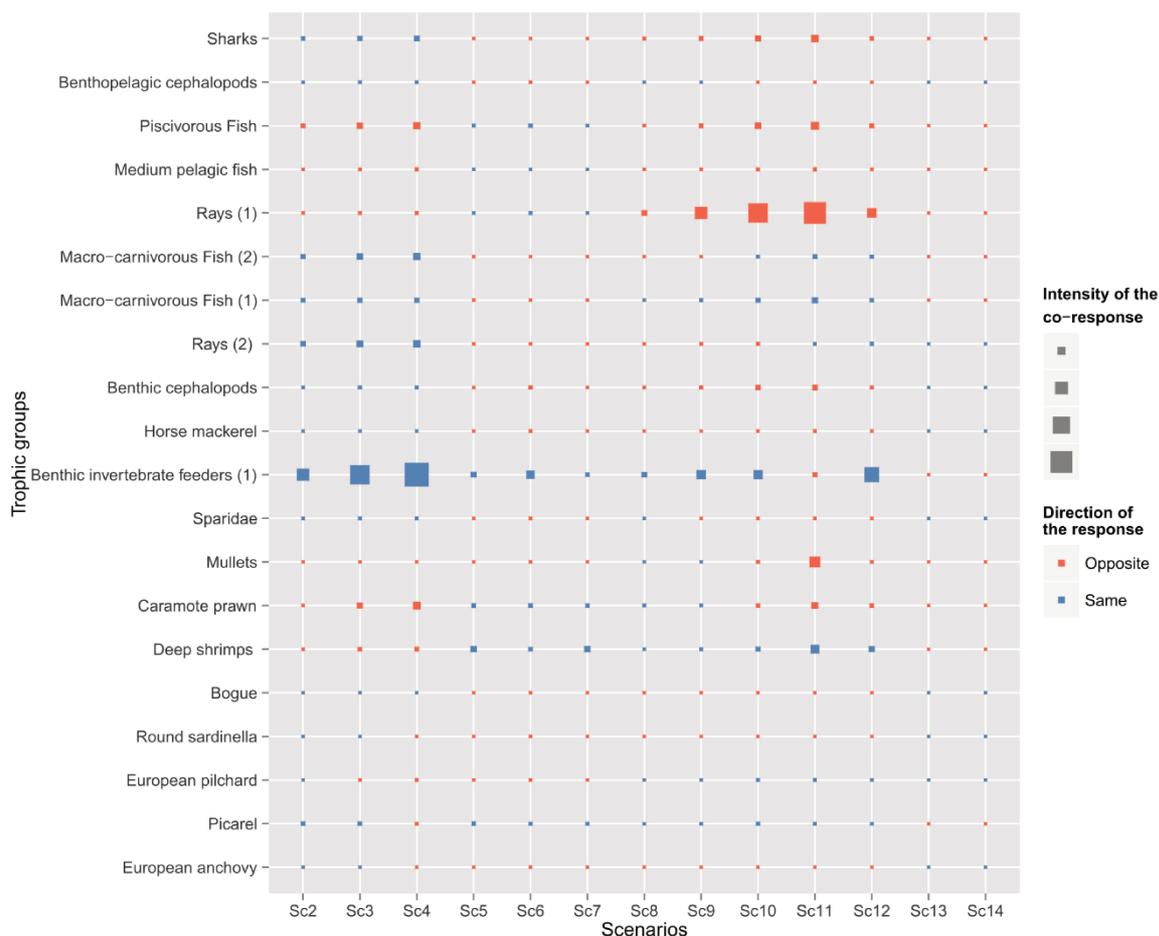


Figure 11 : Co-réponse des captures du chalutage benthique et de la pêche côtière par groupe trophique et par scénario de gestion. La couleur des carrés indique les directions des deux réponses (rouge : les captures des deux activités de pêche évoluent dans la même direction, bleu : les captures des deux activités de pêche évoluent dans des directions opposées). La taille des carrés correspond à l'intensité de la co-réponse.

La figure 12 illustre la variance spatiale de la biomasse des 20 groupes trophiques exploités dans le golfe de Gabès, à travers les 14 scénarios de simulation (13 scénarios de mesures de gestion + un scénario de référence). Ces cartes présentent un intérêt pour les gestionnaires puisqu'elles permettent d'identifier les zones où les biomasses des groupes trophiques sont les plus sensibles à l'application des mesures de gestion. L'objectif de cette analyse est de répondre à la question : dans quelles zones les mesures de gestion étudiées sont efficaces? Les résultats montrent que l'amplitude de la variation des biomasses des espèces benthiques représentées par les groupes « Poissons s'alimentant sur les invertébrés benthiques

(1) », « Picarel », « Rougets », « Crevettes introduites » est plus importante que celle des autres groupes fonctionnels. Ceci s'explique par le fait que les plans de gestion de la pêche simulés dans cette étude visent exclusivement le chalutage benthique qui impacte dans un premier lieu la dynamique des espèces benthiques et démersales.

La distribution de la variance de la biomasse des différents groupes dans le golfe montre également que les hauts niveaux trophiques (Raie, Poissons carnivores) réagissent aux mesures de gestion dans les zones côtières alors que la réponse des petits pélagiques (Sardine, Anchois, Bogue) est plutôt vers le large. La différence de sensibilité spatiale aux différents scénarios de gestion pourrait s'expliquer par la répartition spatiale des groupes fonctionnels et par le fait que la pêche côtière cible des espèces ayant un niveau trophique élevé (Dentex sp, Serranus sp et les raies) alors que les petits pélagiques sont principalement ciblés par la petite senne ou la pêche au feu au-delà de l'isobathe 40 m (Ben Abdallah et Gaamour, 2004). Les résultats de cette analyse indiquent que pour tous les groupes trophiques exploités à l'exception de la « Sardine » et des « Poissons pélagiques moyens », les plans de gestion de la pêche sont effectifs dans des zones de petites tailles et bien définies. Les cartes de la figure 12 sont particulièrement intéressantes pour l'aide à la décision étant donné qu'elles permettent de mieux cibler les efforts de gestion et d'améliorer la gestion spatiale des ressources halieutiques dans le golfe de Gabès.

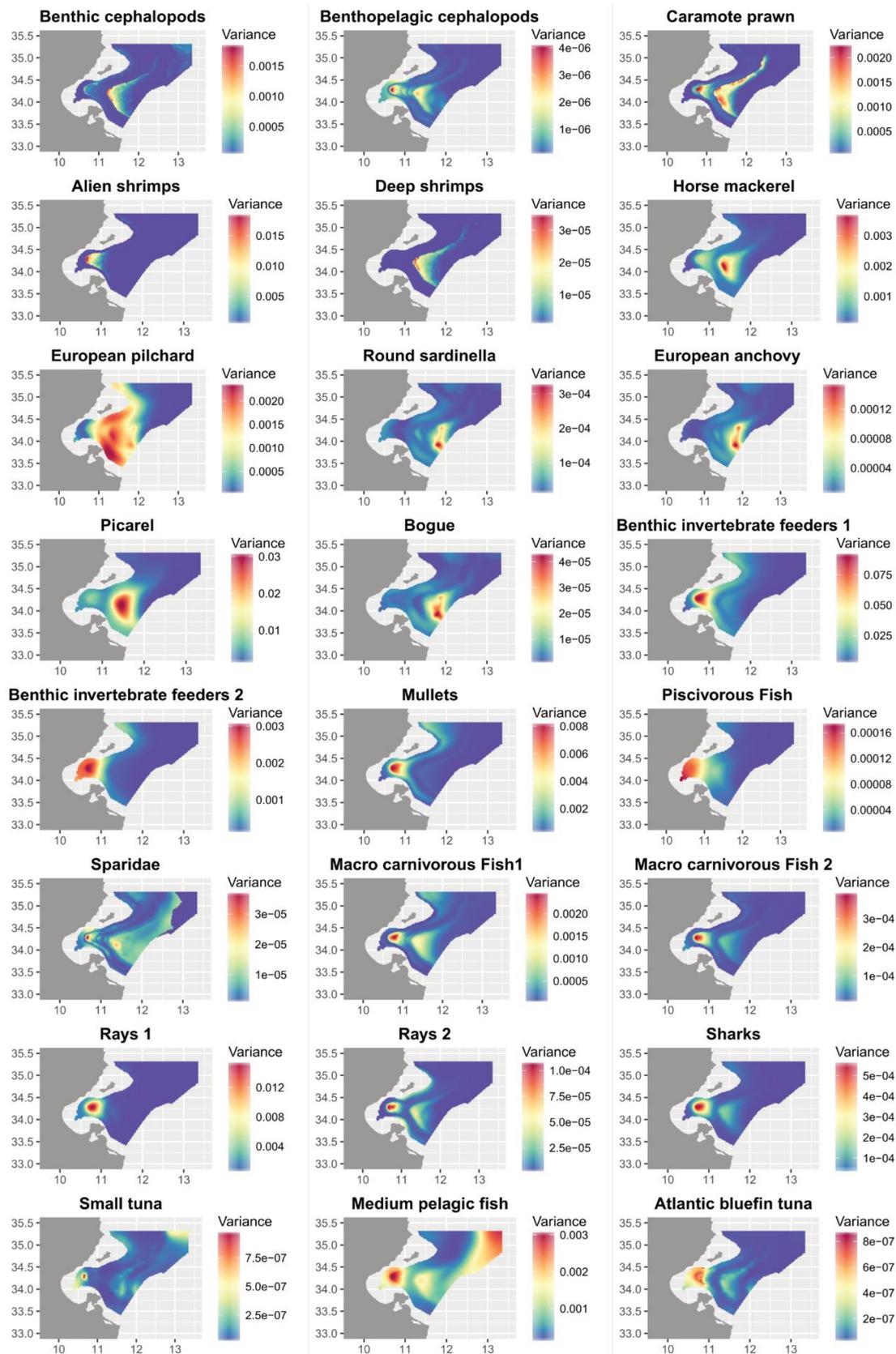


Figure 12 : Variance spatiale de la biomasse des groupes trophiques exploités dans le golfe de Gabès, à travers les 14 scénarios simulés illustrant les zones effectives de gestion (colorées en rouge).

5. Réponse de l'écosystème aux scénarios de gestion de la pêche

Les cartes de niveau trophique par scénario de gestion ont été comparées au scénario de référence pour évaluer les effets de chaque mesure sur la composition spécifique de l'écosystème dans l'espace (Fig. 13). Les producteurs primaires n'ont pas été considérés dans le calcul du niveau trophique afin d'éliminer la forte variabilité de la biomasse due au phytoplancton. En calculant le niveau trophique moyen par cellule, ces cartes fournissent un aperçu des effets de chaque scénario de gestion à l'échelle de tout l'écosystème. Une telle information synthétique est plus adaptée à aider les gestionnaires dans la prise de décision que des cartes de niveau trophique par scénario et par groupe trophique qui seraient plus détaillées mais moins faciles à interpréter. Les résultats suggèrent que ces cartes peuvent être classées suivant le type du plan de gestion. Les scénarios qui impliquent des restrictions spatiales à l'exemple de Sc2, Sc3, Sc4, Sc8, Sc9, Sc10, Sc11 et Sc12 affichent une légère augmentation du niveau trophique moyen de l'écosystème dans les zones côtières (zones rouges) à l'opposé du large du golfe de Gabès caractérisé par une légère diminution du niveau trophique moyen (zones bleues). En revanche, au niveau des scénarios temporels (Sc5, Sc6 et Sc7), ce sont les zones au large du golfe qui affichent une augmentation du niveau trophique moyen de l'écosystème étant donné que la mise en place du repos biologique n'est effective qu'au-delà l'isobathe de 50 m. Par ailleurs, il semble que la diminution du nombre de chalutiers de 10 et 20% sur une période de 5 ans (Sc13 et Sc14) n'a pas d'effets notables sur le niveau trophique moyen de l'écosystème, les variations de cet indicateur par rapport au scénario de référence demeurent très faibles. L'absence d'une réponse spatialisée de type côte – large pourrait s'expliquer par le fait que la diminution de la pression de pêche s'est faite d'une façon progressive sur toutes les zones chalutables du golfe de Gabès.

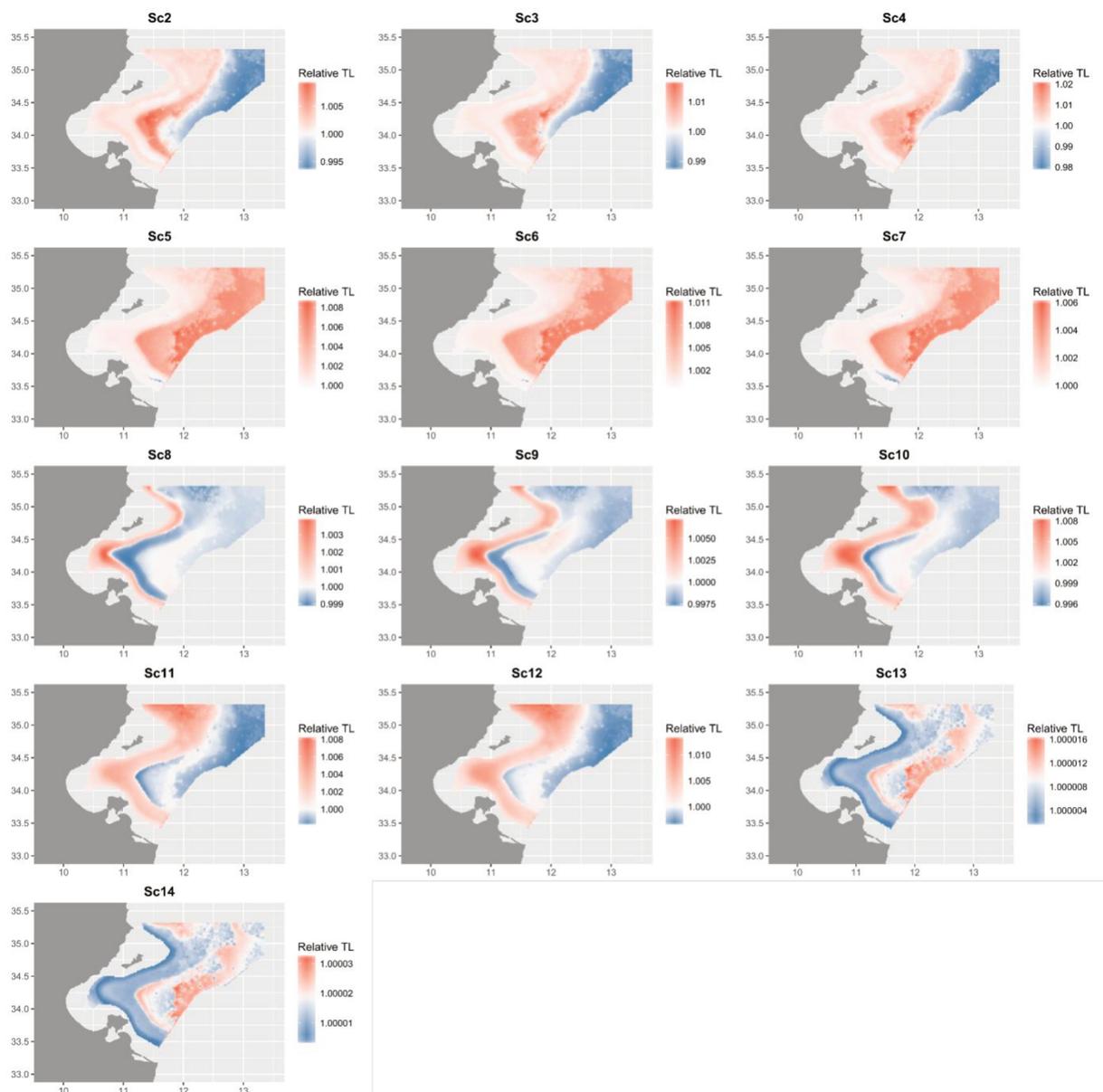


Figure 13 : Comparaison du niveau trophique moyen de l'écosystème entre les scénarios de gestion et le scénario de référence. La couleur rouge correspond à une augmentation du niveau trophique moyen par rapport au scénario de référence et la couleur bleue indique une baisse du niveau trophique moyen par rapport au scénario de référence. L'échelle est différente au niveau des scénarios Sc13 et Sc14 étant donné qu'il n'y a pas eu de baisse de niveau trophique.

Quatre indicateurs ont été utilisés pour comparer les performances des différents plans de gestion : le niveau trophique moyen de l'écosystème, le niveau trophique des captures, la biomasse des hauts niveaux trophiques et les captures totales. Ces indicateurs ont été sélectionnés à partir des sorties d'Ecospace pour caractériser la réponse de l'écosystème sur les plans halieutique et écologique.

Nous constatons une augmentation du niveau trophique moyen de l'écosystème suite à l'application des différents plans de gestion à l'exception de celui relatif à la réduction de l'effort de pêche (Fig. 14A). L'augmentation la plus importante a été enregistrée au niveau du Sc11 qui correspond à l'arrêt total des campagnes de pêche à la crevette. La comparaison de la biomasse des hauts niveaux trophiques du scénario de référence avec celles des autres scénarios (Fig. 14A) suggère que l'augmentation observée du niveau trophique moyen de l'écosystème n'est pas toujours due à la hausse de la biomasse des hauts niveaux trophique. L'augmentation de la proportion des top-prédateurs dans l'écosystème s'explique par la diminution de la biomasse des niveaux trophiques inférieurs comme c'est le cas pour les scénarios Sc2, Sc5, Sc6 et Sc9.

La figure 14B montre que les variations du niveau trophique des captures sont plus marquées que celles du niveau trophique moyen de l'écosystème. L'indicateur niveau trophique moyen des captures serait donc plus performant à révéler les effets de la modification de l'effort de pêche et à discriminer entre les différentes mesures de gestion. Les résultats des simulations montrent que la réduction de la pression d'exploitation permet une augmentation du niveau trophique des captures sauf pour les plans de gestion relatifs à la campagne de pêche à la crevette (Sc8, Sc9, Sc10, Sc11 et Sc12). Ceci pourrait s'expliquer par le fait que ces scénarios sont effectifs entre les isobathes 30 – 50 m c'est-à-dire dans l'habitat préférentiel de la plupart des espèces et plus particulièrement les espèces de haut niveau trophique. En réduisant la pression d'exploitation dans cette zone, l'effort de pêche est redistribué au large du golfe ce qui implique l'augmentation de la proportion des petits pélagiques dans les captures et ainsi la baisse du niveau trophique moyen des captures totales. Par ailleurs, la décroissance des captures suite à la baisse de la pression de pêche varie substantiellement entre les différents plans de gestion à l'exception de celui relatif à la réduction du nombre de chalutiers benthiques (Sc13 et Sc14) où les captures demeurent au niveau du scénario de référence (Fig. 14B). Enfin, la diminution des captures est plus marquée quand il s'agit d'appliquer des mesures de gestion en dessous de la profondeur 50 m. Cette diminution est justifiée d'une part par la forte exploitation de cette zone par la pêche côtière et les chalutiers benthiques (pendant les campagnes de pêche à la crevette) et d'autre part par la forte abondance des groupes exploités entre 30 et 50 m de profondeur.

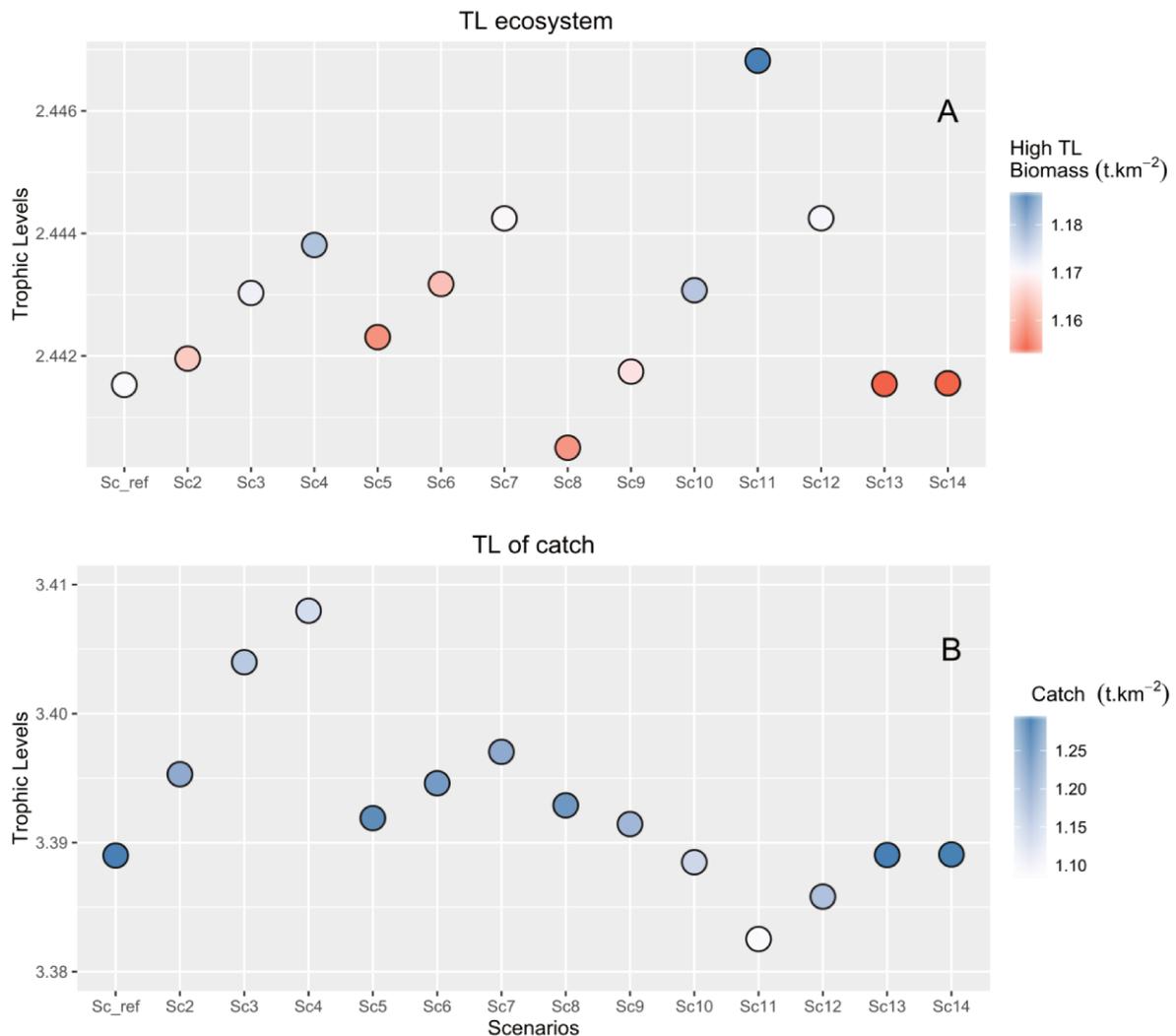


Figure 14 : Niveau trophique moyen de l'écosystème (sans les producteurs primaires) et biomasse des hauts niveaux trophiques par scénario (A), les niveaux trophiques des captures et les captures totales par scénario (B).

6. La modélisation écosystémique : un outil d'aide à la décision

Dans ce chapitre, Ecospace a été utilisé comme un outil d'aide à la décision afin d'évaluer plusieurs plans de gestion de la pêche dans le contexte d'une gestion des pêches basée sur l'écosystème. Plusieurs indicateurs ont été considérés lors de cette évaluation afin de fournir aux gestionnaires un ensemble de règles de décision pour satisfaire les objectifs d'exploitation et de conservation de l'écosystème (Tableau 2). Les résultats ont montré que les mesures de conservation qui consistent à réduire la pression de pêche avaient des impacts positifs sur les indicateurs de l'état de santé de l'écosystème (les biomasses des hauts niveaux trophiques et le niveau trophique

moyen de l'écosystème). En outre, la réduction de l'activité du chalutage benthique n'a pas systématiquement d'effets négatifs sur le plan du rendement. Les captures de la pêche côtière et celles des autres groupes de poissons pourraient bénéficier de cette réduction (Tableau 2). Cependant, les options de gestion qui consistent à réduire graduellement le nombre de chalutiers benthiques de 10 – 20% sur une période de 5 ans n'affichent pas le même type de réponse. Tous les indicateurs restent constants à l'exception de la biomasse des groupes des hauts niveaux trophiques qui diminue légèrement.

Un tel résultat pourrait également intéresser les gestionnaires dans la mesure où il montre qu'il est possible de maintenir le même niveau de production avec 80% de la capacité actuelle en nombre de chalutiers benthiques. Ce résultat s'explique par la surexploitation des ressources halieutiques dans le golfe de Gabès notamment certains stocks benthiques qui sont soumis à un effort de pêche dépassant parfois l'effort que donnerait la production maximale équilibrée (F_{MSY}) (Ben Meriem et al., 2005).

Les règles de décision présentées dans le Tableau 2 pourraient aider les gestionnaires à réviser la réglementation actuelle de la pêche dans le golfe de Gabès dans le contexte de l'approche écosystémique.

Tableau 2 : Réponses des plans de gestion de la pêche à un ensemble d'objectifs d'exploitation et de conservation.

	Augmenter la limite bathymétrique inférieure du chalutage benthique	Augmenter la durée du repos biologique	Augmenter la limite bathymétrique inférieure du chalutage pendant les campagnes de pêche à la crevette	Diminuer le nombre de campagnes de pêche à la crevette	Diminution progressive du nombre de chalutiers benthiques sur 5 ans
Biomasse des hauts niveaux trophiques	↑	=	↑	↑	↓
Niveau trophique moyen de l'écosystème	=	=	=	=	=
Niveau trophique des captures	↑	↑	↓	↓	=
Captures totales	↓↓↓	↓↓	↓↓↓	↓↓↓	=
Captures du chalutage benthique	↓↓↓	↓↓	↓↓↓	↓↓↓	=
Captures de la pêche côtière	↓	↑	↑↑	↑↑↑	=
Captures des petits pélagiques	↓	↓	=	=	=
Captures des crustacés	↓↓↓	↓↓	↓↓↓	↓↓↓	=
Captures des autres poissons	↑	↑	↑	↑	=
Captures des céphalopodes	↓↓↓	↓↓↓	↓↓↓	↓↓↓	=

(↑, ↓): Augmentation ou baisse de l'indicateur inférieure à 5% par rapport au scénario de référence.

(↑↑, ↓↓): Augmentation ou baisse de l'indicateur entre 5% et 10 % par rapport au scénario de référence.

(↑↑↑, ↓↓↓): Augmentation ou baisse de l'indicateur supérieure à 10% par rapport au scénario de référence.

(=): L'indicateur demeure constant ou varie très faiblement.

7. Conclusion

Dans ce chapitre, nous avons tenté une première évaluation des effets potentiels des mesures de gestion spatio-temporelles dans le golfe de Gabès. Les scénarios simulés sont dérivés de la réglementation actuelle afin de fournir aux gestionnaires des informations utiles pour l'aide à la décision. Les résultats ont montré la complexité des interactions entre les principales activités de pêche dans le golfe à savoir la pêche côtière et le chalutage benthique dans un contexte écosystémique.

D'après les sorties des simulations, ces deux activités de pêche affichent globalement une faible interaction sauf lorsqu'il y a un chevauchement spatial au niveau des espèces cibles. Par ailleurs, pour la majorité des groupes trophiques, les mesures de gestion semblent être effectives dans des zones bien définies ce qui pourrait aider à mieux cibler les efforts de conservation. En prenant en compte la complexité spatiale dans la gestion de la pêcherie, cette approche permet de mieux quantifier les compromis entre les objectifs socio-économiques et ceux de la préservation de l'écosystème afin de soutenir les gestionnaires dans le processus de prise de décision.

Par sa nature, la paramétrisation du modèle Ecospace se base sur les paramètres Ecopath et Ecosim sous-jacents dont il hérite les limitations (relatives aux données et à la construction des modèles). De ce fait, plusieurs améliorations doivent être prises en considération pour les simulations futures. Ces améliorations consistent principalement à mieux étudier la sensibilité des résultats aux paramètres d'entrée, à incorporer plus de paramètres environnementaux (salinité et température) afin d'affiner la distribution des espèces et à valider le modèle avec des données spatialisées (e.g. distribution des biomasses). Afin de remédier à ces limites, nous nous sommes basés sur les tendances observées dans le but de réduire l'incertitude dans l'interprétation des sorties du modèle. Le modèle développé dans cette étude préliminaire pourrait donc être utilisé comme un outil de simulation pour mieux comprendre la réponse de l'écosystème à divers scénarios de gestion.

Chapitre 3

Développement d'un modèle end-to-end et analyse de la réponse de l'écosystème du Golfe de Gabès à la pression de pêche

1. Emergence de la modélisation End-to-End

Suite à la dégradation des ressources halieutiques au XX^{ème} siècle le besoin de gérer les stocks exploités s'est fait ressentir. Jusqu'à récemment, la gestion des ressources marines s'est essentiellement basée sur des approches monospécifiques visant à maximiser les captures. En considérant une seule espèce cible sans tenir compte de ses prédateurs, de ses proies et des autres composantes de l'écosystème (Pikitch et al., 2004), ces méthodes monospécifiques ont progressivement montré leurs limites. L'approche traditionnelle qui considère les stocks exploités comme des populations indépendantes ne suffit plus pour définir des mesures de gestion en adéquation avec les objectifs de développement durable. La prise de conscience de ces limites a abouti ces dernières années à reconnaître que l'application de l'approche écosystémique des pêches (AEP) constitue un moyen pour assurer une exploitation durable des ressources halieutiques (FAO, 2008).

L'intérêt de cette approche réside dans sa portée globale pour la gestion et l'aménagement des pêcheries. L'application de l'AEP nécessite de tenir compte des interactions entre les différentes composantes de l'écosystème et des effets directs et indirects des activités humaines. Etant donné la complexité de la question, plusieurs modèles écosystémiques/multi-spécifiques ont été développés. Ces modèles sont classés suivant plusieurs critères parmi lesquels : la composante de l'écosystème explicitement représenté, la résolution taxonomique, les processus écologiques modélisés, la prise en compte des dynamiques spatiales et temporelles, etc. (Plagányi et al., 2007; Travers et al., 2007). Ces modèles peuvent aussi considérer une partie ou l'ensemble du réseau trophique. Ils peuvent ainsi représenter les bas niveaux trophiques par la modélisation de la dynamique du plancton (e.g. les modèles NPZD (Evans et Parslow, 1985; Franks, 2002)), les hauts niveaux trophiques en considérant

les espèces à intérêt halieutique (e.g. MSVPA, OSMOSE, Multispecies Size Spectrum (Kerr et Dickie, 2001; Pope, 1979; Shin et Cury, 2004)) ou intégrer plusieurs sous-ensembles de l'écosystème, du bas jusqu'au haut du réseau trophique (e.g. Ecopath with Ecosim (Christensen et Walters, 2004; Polovina, 1984)).

Dans ce contexte, le développement de différents modèles trophiques représentant une large gamme de processus écologiques a permis l'émergence des modèles end-to-end (« d'un bout à l'autre »). Comme leur nom l'indique, les modèles end-to-end cherchent à représenter l'ensemble de l'écosystème en intégrant des processus physiques et biologiques à différentes échelles. Ils englobent tous les niveaux trophiques d'une façon équilibrée, l'environnement ainsi que la pêche. D'après (Travers et al., 2007), la modélisation end-to-end se définit selon quatre critères :

- Représentation de l'ensemble du réseau trophique et l'environnement abiotique qui lui est associé.
- Intégration de processus physiques et biologiques ayant une incidence sur les espèces dans leurs écosystèmes à différentes échelles.
- Implémentation d'interactions à double sens entre les différents compartiments de l'écosystème.
- Modélisation dynamique des pressions anthropiques et des forçages climatiques et de leurs effets sur plusieurs niveaux trophiques.

En prenant en compte, l'ensemble du réseau trophique, l'environnement abiotique ainsi que la pêche, la complexité des modèles end-to-end augmente avec le degré de réalisme recherché. Le niveau de complexité est tributaire du nombre de compartiments à représenter, la nature des interactions, le type de couplage entre les différentes composantes de l'écosystème, la prise en compte des effets directs et/ou indirects de la pêche et l'environnement et les échelles spatiales et temporelles (Travers et al., 2007). Bien que la puissance de calcul ait suffisamment augmenté ces dernières années, il est essentiel de trouver un compromis entre le réalisme du modèle et le degré de détail dans la description des différents processus physiques et biologiques.

Le développement de la modélisation end-to-end contribue à une meilleure compréhension du fonctionnement de l'écosystème notamment à des échelles où il existe encore de grandes incertitudes (Fulton, 2010). Les modèles end-to-end ont

également prouvé leur intérêt comme outils conceptuels et stratégiques à l'appui de la gestion adaptative des ressources. Ils peuvent par exemple être utilisés dans le cadre de l'évaluation des stratégies de gestion (Management Strategy Evaluation) (Holland, 2010) afin d'examiner les effets de l'application d'une stratégie de gestion alternative sur des ressources naturelles (Fulton, 2010).

L'intérêt croissant porté aux modèles end-to-end est motivé par le besoin de considérer la complexité des interactions et les rétroactions entre les facteurs qui contrôlent le fonctionnement de l'écosystème (Rose et al., 2010). Compte tenu de la large gamme de processus inclus dans les modèles end-to-end, ces derniers permettent d'explorer les effets combinés du climat et de la pêche sur l'écosystème (Travers-Trolet et al., 2014b). Le développement de la modélisation end-to-end est également justifié par le besoin d'outils quantitatifs pour la gestion de l'écosystème (Ecosystem Based Management) (Rose et al., 2010). Par ailleurs, l'incorporation de la dimension spatiale et de divers processus environnementaux fait que les modèles end-to-end peuvent être utilisés comme des outils analytiques et de gestion dans le cadre de la gestion des pêches fondée sur les écosystèmes (Ecosystem-Based Fisheries Management) (Pikitch et al., 2004).

La modélisation end-to-end exige l'intégration de processus physiques (modèles hydrodynamiques), biogéochimique (modèles NPZD) et biologiques (modèles trophiques) à différentes échelles et la prise en compte de l'interaction entre les différentes composantes de l'écosystème. Toutefois, à part les modèles end-to-end qui intègrent la dynamique de tout l'écosystème, les autres ne vérifient pas tous ces critères à la fois. Pour la plupart de ces modèles, les bas et hauts niveaux trophiques ont été modélisés séparément avec des approches et des hypothèses différentes (Latour et al., 2003). En ce qui concerne les niveaux trophiques inférieurs, des modèles biogéochimiques ont été développés pour étudier la dynamique du plancton en relation avec les éléments nutritifs et les conditions physiques du milieu (Arhonditsis et Brett, 2004). D'un autre côté, les modèles axés sur les hauts niveaux trophiques ont été principalement utilisés pour comprendre la dynamique des espèces à intérêt commercial. Ces modèles avaient une finalité stratégique à l'exemple des modèles globaux, des modèles d'analyse de population virtuelle (Virtual Population Analysis) développés pour l'étude des populations de poissons exploités et l'évaluation des stocks ou encore les modèles structurés en taille à l'exemple d'OSMOSE. Afin

d'assurer que tout le cycle de vie d'une espèce soit pris en compte, il est toujours possible d'étendre ces modèles qui représentent un sous ensemble de l'écosystème en ajoutant d'autres compartiments par le couplage d'autres modèles. La possibilité d'extension de ces modèles dépend de leurs structures, leurs résolutions en espèces, les différences de processus et d'échelles (Travers et al., 2007).

Dans ce chapitre, un modèle end-to-end de l'écosystème du golfe de Gabès qui consiste en un couplage one-way, c'est-à-dire dans un seul sens, entre le modèle OSMOSE (représentant les hauts niveaux trophiques) (Shin et Cury, 2004, 2001) et le modèle biogéochimique Eco3M-MED (représentant les bas niveaux trophiques) (Alekseenko et al., 2014; Guyennon et al., 2015) est proposé. Le choix d'un modèle end-to-end pour le golfe de Gabès est essentiellement justifié par le besoin de faire la transition de la gestion monospécifique dont fait l'objet le Golfe de Gabès depuis des dizaines d'années, vers une approche plus holistique. Dans le contexte d'une forte pression de pêche et de diverses menaces anthropiques affectant les différents compartiments de l'écosystème du golfe de Gabès, la modélisation end-to-end est un outil approprié pour comprendre la dynamique des groupes considérés. Cette approche est également adaptée pour analyser les compromis entre les objectifs de conservation et ceux d'exploitation. Par ailleurs, le modèle OSMOSE a été choisi pour sa capacité à simuler divers scénarios relatifs à la pêche et/ou à l'environnement en se basant sur une hypothèse parcimonieuse, celle de la prédation opportuniste. En outre, il offre un large éventail d'indicateurs à l'échelle de l'individu, de la population et de la communauté. L'application d'un modèle end-to-end pour le golfe de Gabès a été possible grâce (i) à la présence de plusieurs études empiriques sur les traits de vie des espèces dans les eaux tunisiennes (Bradai, 2000) facilitant ainsi la paramétrisation du modèle et (ii) à la disponibilité d'un modèle biogéochimique dans la zone d'étude permettant le développement d'un modèle end-to-end complet couvrant des processus allant du forçage physique jusqu'à la pêche.

2. Construction d'un modèle end-to-end pour le Golfe de Gabès

Le modèle end-to-end appliqué pour le golfe de Gabès a pour but de représenter la structure et la dynamique de l'écosystème en se basant sur deux modèles. Le modèle individu-centré OSMOSE (Shin et Cury, 2004) ciblant les

organismes à haut niveau trophique a été couplé avec un modèle biogéochimique Eco3M-Med (Guyennon et al., 2015) modélisant la dynamique du plancton (les bas niveaux trophiques). Les sorties du modèle biogéochimique ont été utilisées comme données d'entrée pour OSMOSE sans processus rétroactifs.

Dans cette étude, le modèle OSMOSE a été forcé par les biomasses de quatre groupes planctoniques (i.e. phytoplancton, nanozooplancton, microzooplancton et mesozooplancton) et un groupe représentant le benthos. Les distributions des biomasses des groupes planctoniques calculées pour chaque pas de temps dans le modèle biogéochimique ont été utilisées comme un champ de biomasses pour les espèces de haut niveau trophique d'OSMOSE (Baklouti et al., 2006a, 2006b). Concernant, les cartes de distribution des hauts niveaux trophiques, elles ont été obtenues à partir des prédictions d'un modèle de niche (multi-scale species distribution model, (Hattab et al., 2014)). Dans OSMOSE, la distribution de chaque espèce a été implémentée à partir de cartes de présence/absence. La figure 1 présente le modèle conceptuel du couplage réalisé entre le modèle des bas niveaux trophiques Eco3M-MED et le modèle des hauts niveaux trophiques OSMOSE.

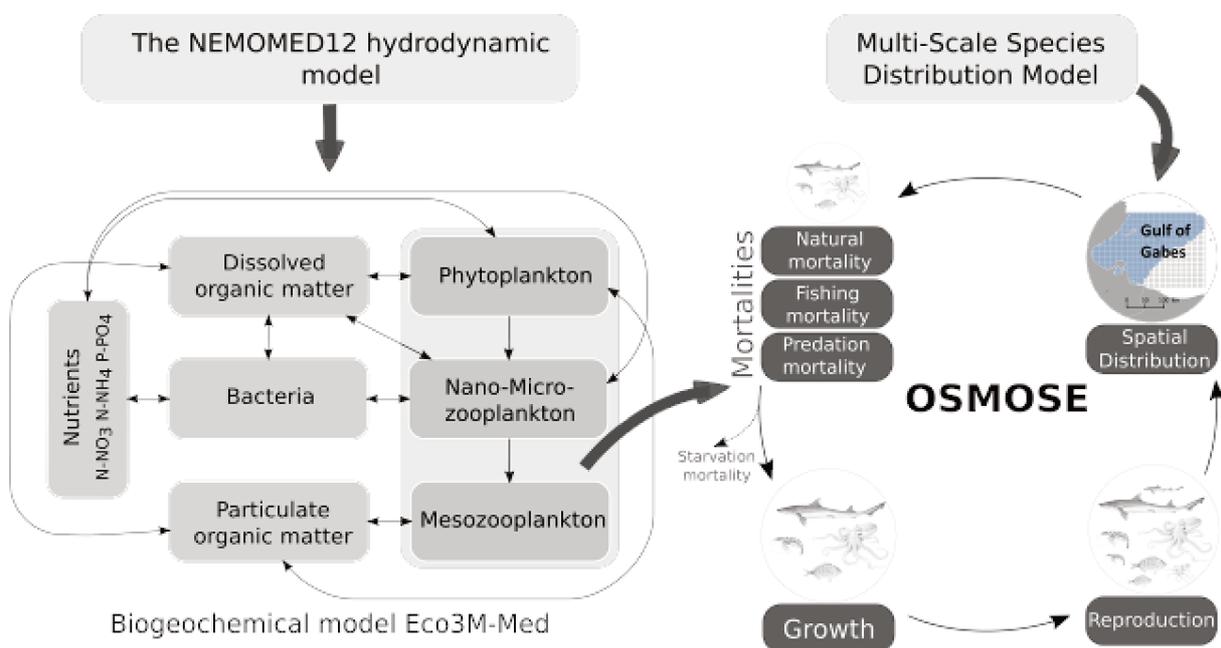


Figure 15 : Le modèle conceptuel du couplage one-way entre OSMOSE et Eco-3M-MED. Les espèces du modèle OSMOSE peuvent s'alimenter sur les compartiments du plancton et les hauts niveaux trophiques suivant la disponibilité de la proie et l'adéquation du ratio de taille prédateur/proie.

2.1. La distribution spatiale des hauts niveaux trophiques

L'approche « modélisation multi-échelles de la distribution des espèces » (Multi-Scale Species Distribution Modelling (MS-SDM)) proposée par (Hattab et al., 2014) a été utilisée dans cette thèse pour générer les cartes de distribution des espèces dans le golfe de Gabès. En se basant sur des variables climatiques à échelle globale et des variables d'habitat à échelle locale, cette approche combine les prédictions des modèles d'enveloppe bioclimatique (Bioclimatic Envelope Models (BEMs)) et des modèles d'habitat pour déterminer la distribution des espèces. La modélisation multi-échelles est une approche adéquate pour des études locales qui nécessitent l'intégration de paramètres structurant la distribution des espèces tant sur l'échelle globale que locale (Hattab et al., 2014).

Dans un premier temps, les BEMs ont été construits sur une échelle globale à partir de quatre métriques dérivées de la température mensuelle de la surface de la mer (1982-2009) (maximum annuel, minimum annuel, moyenne annuelle et gamme annuelle) et de la salinité de la surface de la mer (1961-2009) (Annexe I). Les données d'occurrence des espèces ont été récupérées à partir de deux bases de données en ligne : « Ocean Biogeographic Information System » (OBIS ; <http://www.iobis.org/>) et Global « Biodiversity Information Facility » (GBIF ; <http://data.gbif.org>). Par la suite, en adoptant l'approche des filtres hiérarchiques (Hattab et al., 2014), les modèles d'habitat ont été construits pour les espèces benthiques et démersales en utilisant des variables structurantes à fine échelle (90 m). Les variables d'habitats utilisées pour développer les modèles sont: la nature du fond marin, la bathymétrie, la pente et l'orientation de la pente. Cette dernière variable a été transformée en deux variables dérivées correspondant respectivement au niveau d'exposition de la pente au Nord et à l'Est (Annexe I).

Afin de calibrer les modèles d'enveloppe bioclimatique et les modèles d'habitats, la procédure suivie est celle décrite par (Hattab et al., 2014). Cette procédure se divise en plusieurs étapes et consiste à i/ simuler des pseudo-absences à partir d'une méthode pondérée par l'environnement et la géographie, ii/ modéliser des niches écologiques en utilisant la plateforme multi-modèle BIOMOD (Thuiller et al., 2009), et iii/ mettre en place une procédure de cross validation et transformer les prédictions probabilistes du modèle en carte binaires (présence/absence) en utilisant le critère TSS (True Skill Statistic). Pour les espèces benthiques et démersales, les

prédictions des modèles BEMs et des modèles d'habitat ont été combinées : une espèce est considérée présente dans une cellule donnée seulement si sa présence a été prédite par les deux modèles. Cependant, pour les espèces pélagiques, seuls les modèles d'enveloppe bioclimatique ont été utilisés pour prédire leurs distributions dans le golfe de Gabès.

2.2. Modélisation de la dynamique du plancton : Eco3M-Med

Les champs de biomasses de plancton utilisés pour forcer le modèle OSMOSE ont été produits à partir d'un forçage off-line entre un modèle hydrodynamique et un modèle biogéochimique. Ces champs de biomasse représentent la distribution du plancton à l'échelle du bassin Méditerranéen sur la période 2000-2012 (voir (Guyennon et al., 2015) pour plus de détails). Le forçage off-line signifie que le modèle biogéochimique a été forcé sans rétroaction par les sorties du modèle hydrodynamique qui ont été calculées à l'avance. Le modèle physique décrit par (Beuvier et al., 2012a) a été simulé par un modèle de circulation régional NEMO-MED 12 (Beuvier et al., 2012b) et forcé à l'échelle journalière par le jeu de données atmosphériques ARPERA (Herrmann et Somot, 2008). Les moyennes journalières des vitesses du courant ont été utilisées pour l'advection des traceurs biogéochimiques. Le pas de temps de l'intégration numérique des équations de conservation des traceurs est 1200s. Le modèle biogéochimique ECO3M-MED (Alekseenko et al., 2014) est incorporé dans l'outil numérique modulaire ECO3M (Baklouti et al., 2006a).

La structure du modèle des bas niveaux trophiques comprend les principaux types fonctionnels de plancton de la Mer Méditerranée (Siokou-Frangou et al., 2010) (Tableau 3). Les différents types de plancton sont représentés au travers de plusieurs variables d'état à savoir leurs concentrations en carbone, azote, phosphore et chlorophylle (pour les producteurs primaires) et leurs abondances (nombre de cellules par unité de volume) à l'exception du mesozooplancton représenté uniquement par sa concentration en carbone et son abondance dans le milieu. Les ratios intracellulaires (i.e. le rapport entre deux concentrations élémentaires) ainsi que les quotas intracellulaires (i.e. la quantité d'un élément donné par cellule) sont calculés d'une façon dynamique par le modèle et utilisés dans la plupart des processus biogéochimiques décrits dans le modèle.

Le groupe phytoplancton a été divisé en deux types fonctionnels suivant leurs tailles à savoir le « grand phytoplancton » > 10 µm comprenant les diatomées et une partie du nanophytoplancton et le « petit phytoplancton » < 10 µm composé de picophytoplancton et du nanophytoplancton restant. Ces deux types planctoniques fonctionnels sont paramétrés différemment, ils n'ont pas les mêmes prédateurs et alimentent différents compartiments détritiques. Cependant, la dynamique du petit phytoplancton n'affecte pas directement le forçage entre Eco3M-MED et OSMOSE étant donné qu'il n'est pas consommé par les hauts niveaux trophiques en raison de la non-adéquation du ratio de taille prédateur/proie.

Dans le modèle biogéochimique, les décomposeurs sont représentés par les bactéries hétérotrophes et ils sont responsables de la minéralisation de la matière organique. Concernant le zooplancton, ce groupe est divisé en trois sous-groupes suivant la taille, i/ les « nanoflagellés hétérotrophes » qui s'alimentent sur les bactéries et le petit phytoplancton, ii/ les « ciliés » qui s'alimentent sur le petit phytoplancton et les nanoflagellés hétérotrophes, et iii/ le « mesozooplancton » représentant les copépodes et qui s'alimentent sur les ciliés, les nanoflagellés hétérotrophes et le grand phytoplancton.

Dans Eco3M-MED, les copépodes constituent l'unique groupe de métazoaires. Les traits d'histoire de vie de ce groupe, c'est-à-dire les mécanismes de croissance individuelle, la production d'œufs et la reproduction sont implicitement représentés dans le modèle. Toutes les formulations des processus biogéochimiques ainsi que l'ensemble des paramètres sont détaillés dans (Alekseenko et al., 2014).

Tableau 3 : Les paramètres des groupes planctoniques du modèle des bas niveaux trophiques Eco3-MED et du groupe Benthos utilisés pour forcer le modèle OSMOSE des hauts niveaux trophiques

		Taille max (cm)	Taille min (cm)	Niveau trophique
Les principaux types fonctionnels de plancton	Phytoplancton Large	0,01	0,001	1
	Nanoflagellés hétérotrophes	0,002	0,0002	2
	Microzooplancton (Ciliés)	0,02	0,002	2
	Mesozooplancton (Copépodes)	0,3	0,02	2
	Benthos*	5	0,2	2,5

*Le groupe "Benthos" n'est pas une sortie du modèle biogéochimique mais il participe au forçage du modèle OSMOSE comme étant une « boîte noire » représentant les espèces benthiques dont la gamme de taille est comprise entre 0,2 cm et 5 cm.

2.3. Modélisation des hauts niveaux trophiques : OSMOSE

Le modèle multi-espèce OSMOSE (Object-oriented Simulator of Marine ecOSystem Exploitation) est un modèle spatialisé à deux dimensions, individu-centré (IBM pour individual-based model), écrit en langage de programmation Java (www.osmose-model.org). Le modèle a pour objectif la simulation du fonctionnement du réseau trophique sous l'hypothèse de la prédation opportuniste et de la co-occurrence spatio-temporelle entre un prédateur et ses proies (Shin et Cury, 2004, 2001a). Le modèle OSMOSE (version Osmose 3 Update 2, code source disponible à <http://www.osmose-model.org/downloads>) permet de représenter explicitement les impacts directs et indirects de différents scénarios de gestion sur toutes les espèces ayant des liens trophiques qu'elles soient ciblées ou pas par la pêche.

Le modèle OSMOSE a été appliqué à plusieurs écosystèmes marins pour répondre à différentes questions concernant :

- L'étude de la structure trophique de l'écosystème (Grüss et al., 2015; Marzloff et al., 2009)
- L'analyse des effets de l'implémentation d'Aires Marines Protégées (AMPs) (Yemane et al., 2009)
- L'exploration des effets combinés de la pêche et du changement climatique (Fu et al., 2013; Travers, 2009; Travers-Trolet et al., 2014b)
- La simulation de scénarios de gestion de la pêche (Grüss et al., 2016; Shin et Cury, 2004; Smith et al., 2011; Travers et al., 2010)
- L'évaluation de la performance d'indicateurs écologiques (Travers et al., 2006).

L'unité de base dans OSMOSE est le « super-individu », correspondant à un banc d'individus appartenant à la même espèce. Pour un pas de temps donné, les individus d'un banc partagent les mêmes caractéristiques à savoir : la longueur totale, le poids, les coordonnées spatiales et tous les paramètres d'histoire de vie. L'intérêt d'agréger les individus de chaque espèce en banc est de réduire le temps de calcul et la

taille de la mémoire utilisée. Le besoin d'optimiser les calculs est d'autant plus nécessaire que le nombre total d'individus (des œufs aux adultes) à considérer dans une simulation pourrait augmenter exponentiellement pour atteindre la valeur 10^{12} (Shin et Cury, 2004).

Parmi les avantages de la structure individu-centré d'OSMOSE, est qu'elle permet d'obtenir les sorties du modèle à différents niveaux d'agrégation. Ainsi, il est possible d'avoir les paramètres : taille, abondance, biomasse et niveau trophique par espèce, par classe d'âge et de taille (Grüss et al., 2015; Shin et Cury, 2004; Travers et al., 2009). L'interaction entre les bancs est basée sur l'hypothèse de la prédation opportuniste, c'est-à-dire l'adéquation de taille et la co-occurrence spatio-temporelle entre prédateur et proie. Par conséquent, la dynamique du réseau trophique et la matrice des régimes alimentaires en sortie du modèle sont des propriétés émergentes issues des interactions trophiques locales.

Dans OSMOSE, un prédateur peut potentiellement s'alimenter sur n'importe quelle proie plus petite en taille. Pour affiner cette hypothèse, des ratios minimum et maximum de taille prédateur/taille proie ont été définis. Ces ratios permettent d'éviter qu'il y ait une prédation entre organismes très proches en taille mais aussi que certains individus puissent s'alimenter exclusivement en organismes planctoniques (très abondants dans l'écosystème). Par ailleurs, étant donné qu'OSMOSE est un modèle à deux dimensions, il est possible qu'il y ait une fausse co-occurrence spatiale entre un prédateur et une proie potentielle à cause de la non-prise en compte de la dimension verticale. Par exemple, un prédateur benthique et une proie pélagique peuvent avoir les mêmes coordonnées spatiales sans forcément se rencontrer dans la colonne d'eau. Afin d'améliorer le réalisme du processus de la prédation, une matrice d'accessibilité proie/prédateur a été implémentée dans le modèle pour prendre en considération la distribution verticale des espèces au sein de la colonne d'eau (Travers-Trolet et al., 2014a).

2.4. Couplage des modèles

Dans le cadre de cette étude, un couplage « one-way » a été réalisé entre le modèle Eco3-Med des bas niveaux trophiques et OSMOSE le modèle des hauts niveaux trophiques. A la différence du couplage « two-way » qui implique des termes

de rétroaction, le couplage one-way ne considère pas l'influence des prédateurs sur leurs proies (Travers, 2009). Dans cette configuration, le fonctionnement du modèle biogéochimique Eco3M-MED est totalement indépendant du comportement du modèle trophique OSMOSE. Les deux modèles sont liés en mode forçage.

Plus concrètement, les deux modèles Eco3M-MED et OSMOSE sont liés sur la base des interactions trophiques entre les organismes planctoniques et les prédateurs supérieurs. Les concentrations de plancton obtenues à partir du modèle biogéochimique sont utilisées comme des champs de proies potentielles dans l'espace et dans le temps pour les hauts niveaux trophiques d'OSMOSE. Ces champs de proies réalisent le lien entre les deux modèles à travers le principe de la prédation opportuniste, c'est-à-dire la sélection par la taille (i.e. adéquation de taille entre le prédateur et la proie) et la co-occurrence spatio-temporelle entre les prédateurs (i.e. les organismes supérieurs modélisés dans OSMOSE) et leurs proies parmi les groupes planctoniques représentés dans Eco3M-MED (Travers et al., 2009).

Le modèle multi-échelles de distribution des espèces (Multi-Scale Species Distribution Modelling), a été utilisé pour prédire les aires de distribution des espèces de haut niveau trophique dans le golfe de Gabès dans les années 2000 (Hattab et al., 2014). Les sorties des simulations ont été par la suite implémentées dans OSMOSE sous le format de cartes de présence/absence. Ces cartes de distribution sont figées et n'évoluent pas suivant la variation des paramètres abiotiques (e.g. température, salinité).

3. Développement du modèle end-to-end golfe de Gabès

3.1. Paramétrisation du modèle OSMOSE pour le golfe de Gabès

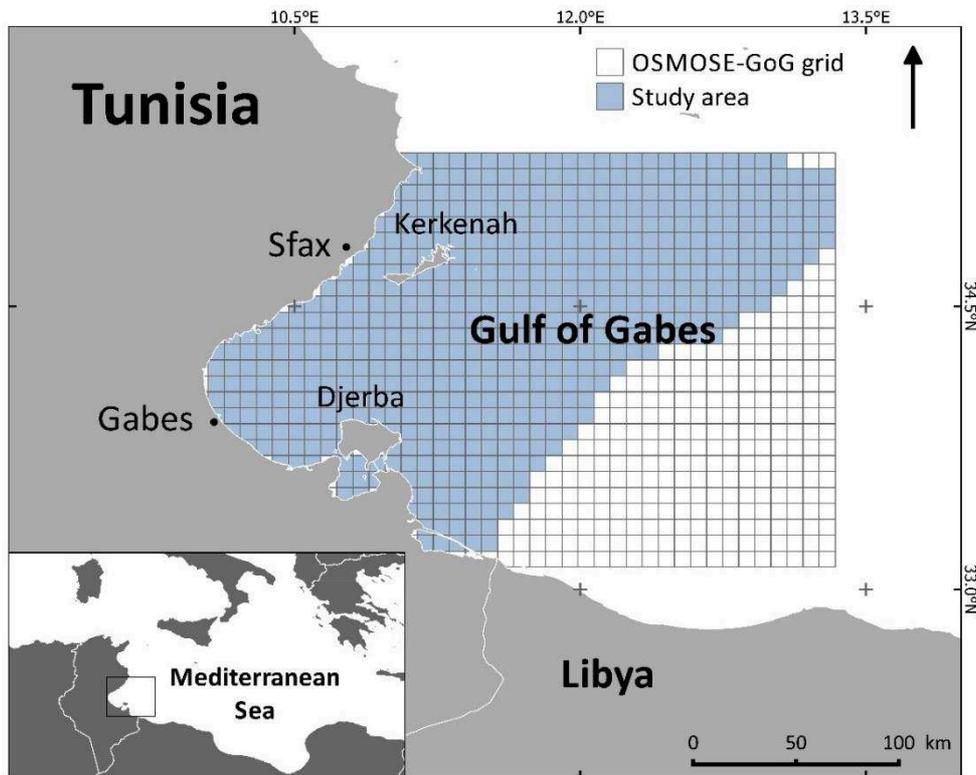


Figure 16 : Situation géographique du golfe de Gabès et grille du modèle OSMOSE-GoG (en bleu la zone d'étude).

La zone d'étude du modèle OSMOSE du golfe de Gabès, désigné OSMOSE-GoG, s'étend du trait de côte jusqu'à l'isobathe 200 m et couvre tout le plateau continental du golfe de Gabès (Fig. 16). La grille du modèle se compose de 1040 cellules avec une résolution latitude/longitude de $0,08^\circ$ couvrant la zone géographique qui s'étend entre ($33,1^\circ\text{N}/35,3^\circ\text{N}$) et ($9,9^\circ\text{E}/13,3^\circ\text{E}$).

Onze espèces appartenant à 8 familles différentes ont été modélisés dans OSMOSE-GoG (Fig. 17) : sept poissons osseux (*Trachurus trachurus*, *Sardina pilchardus*, *Sardinella aurita*, *Engraulis encrasicolus*, *Diplodus annularis*, *Merluccius merluccius*, *Pagellus erythrinus*), un poisson cartilagineux (*Mustelus mustelus*), un céphalopode (*Octopus vulgaris*) et deux crustacés (*Penaeus kerathurus*, *Metapenaeus monoceros*). *M. monoceros* est une espèce non indigène introduite dans

le golfe de Gabès à partir de la Mer Rouge durant les années 1990 (Missaoui et Zaouali, 1995).

Ces espèces ont été sélectionnées parce qu'elles répondent à plusieurs critères :

1. elles ont un intérêt économique : elles représentent ~50% des débarquements dans le golfe de Gabès dans les années 2000 ;
2. elles ont un intérêt écologique : elles ont une importante biomasse dans le golfe et/ou ont un rôle écologique particulier à l'exemple du requin *Mustelus mustelus* considéré comme une espèce clé de voûte dans l'écosystème (Hattab et al., 2013a) ;
3. elles sont représentatives de l'écosystème du golfe de Gabès grâce à la présence de top prédateurs, d'espèces fourrages, d'espèces de niveaux trophiques intermédiaires, d'espèces pélagiques et d'espèces benthiques ;
4. la présence de liens trophiques entre les espèces sélectionnées ;
5. elles sont bien documentées dans la littérature scientifique.

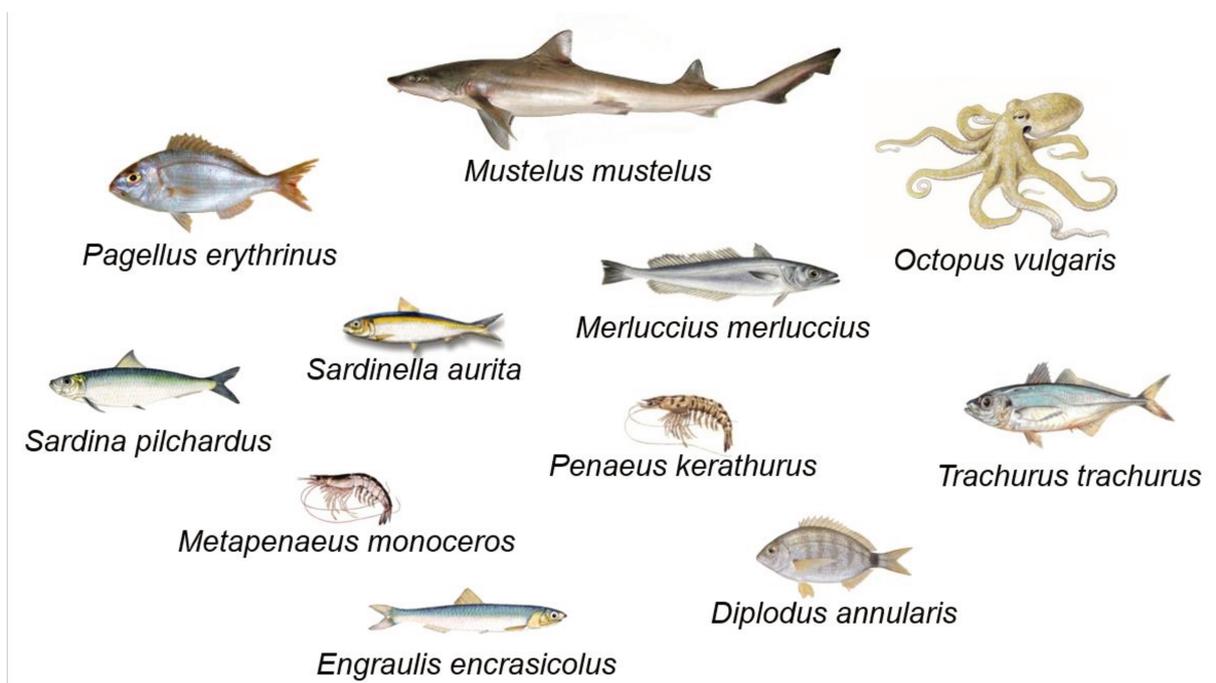


Figure 17 : Les espèces modélisées par OSMOSE-GoG.

Les données utilisées pour les paramètres relatifs à l'histoire de vie de chaque espèce (e.g. croissance, reproduction, mortalités) ont été obtenues à partir d'études réalisées dans le golfe de Gabès ou dans les écosystèmes adjacents (Tableau 4). Les

valeurs maximales et minimales des ratios de taille prédateur/proie n'étant pas bien documentées, elles ont été estimées à partir des informations collectées sur les régimes alimentaires et les tailles moyennes des espèces modélisées.

Tableau 4 : Les paramètres d'entrée d'OSMOSE-GoG pour chacune des 11 espèces modélisées. K , L_{∞} et t_0 : les paramètres de croissance de von Bertalanffy; b : coefficient d'allométrie (exposant de la relation allométrique taille-poids); c : constante de proportionnalité de la relation allométrique taille-poids; s_{mat} : taille à la maturité; φ : fécondité relative; a_{max} : longévité; M_s : taux de mortalité due à la prédation des espèces non explicitement représentées dans le modèle; F : taux de mortalité par pêche annuel; s_{rec} : taille au recrutement. Voir Annexe F pour la liste des références et l'Annexe G pour les autres paramètres du modèle.

Espèces	Croissance					Reproduction		Mortalités				Prédation	
	K (y^{-1})	L_{∞} (cm)	t_0 (y)	b	c ($g.cm^{-3}$)	s_{mat} (cm)	φ ($egg.g^{-1}$)	a_{max} (y)	M_s (y^{-1})	F (y^{-1})	s_{rec} (cm)	Min ratio	Max ratio
<i>Octopus vulgaris</i>	1,24	159,01	-0,06	3,66	7,41E-05	95,7	0,1	1,1	2,46	0,25	90	25	13
<i>Penaeus kerathurus</i>	0,69	18,03	-0,30	3,14	3,90E-06	12,7	7705	3	0,44	0,35	8	75	6
<i>Metapenaeus monoceros</i>	1,36	19,33	0,02	3,23	0,0045	12,2	9713	2,2	2,23	0,45	8	50	6
<i>Trachurus trachurus</i>	0,20	42,30	-0,54	2,89	0,0114	21,0	1655	9	0,51	0,25	11	70	8
<i>Sardina pilchardus</i>	0,41	19,20	-0,94	3,06	0,0065	12,5	360	5	0,60	0,35	9	300	8
<i>Sardinella aurita</i>	0,24	26,48	-1,78	2,93	0,0061	14,3	337	7	0,50	0,25	11	300	8
<i>Engraulis encrasicolus</i>	0,36	17,19	-1,01	3,16	0,0042	8,0	444,6	4	0,80	0,01	9	130	8
<i>Diplodus annularis</i>	0,16	22,64	-2,00	3,09	0,0140	10,6	400	8	0,61	0,45	9	25	6
<i>Mustelus mustelus</i>	0,06	199,00	-3,82	3,04	0,0043	117,2	0,01	20	0,47	0,08	50	14	7
<i>Merluccius merluccius</i>	0,19	102,85	-0,79	3,12	0,0036	25,4	202	20	0,40	0,10	9	18	7
<i>Pagellus erythrinus</i>	0,14	35,79	-1,63	2,71	0,0301	13,6	150	9	0,15	0,35	11	25	5

Le pas de temps d'OSMOSE-GoG a été fixé à 15 jours, au cours de cette période plusieurs processus sont réalisés :

- **La distribution spatiale**

Les bancs sont aléatoirement distribués dans leurs aires de distribution obtenues à partir d'un modèle multi-échelles de la distribution des espèces (Hattab et al., 2014). Leur probabilité de mouvement est modélisée de telle sorte que chaque banc se déplace d'une façon aléatoire dans son habitat vers les cellules adjacentes suivant une marche aléatoire (random walk) (Travers-Trolet et al., 2014a). La probabilité de mouvement ne dépend pas de la taille et diffère d'une espèce à une autre suivant le paramètre « Range of the random walk » qui définit l'amplitude de la marche aléatoire. Ce paramètre est exprimé en nombre de cellules, par exemple, si la valeur du « Range of the random walk » est :

- Egale à 0 : le banc demeure dans la même cellule.
- Egale à 1 : le banc peut rester dans la même cellule ou se déplacer vers une des 8 cellules adjacentes les plus proches.
- Egale à 2 : le banc peut rester dans la même cellule ou se déplacer vers une des 24 cellules adjacentes les plus proches (voir Annexe G).

- **Les mortalités**

Il existe plusieurs sources de mortalités qui sont explicitement représentées dans OSMOSE-GoG.

- La mortalité par pêche est appliquée aux espèces exploitées dont la longueur totale est supérieure à la taille de recrutement dans la pêcherie. Ce paramètre est considéré uniforme dans l'espace.
- La mortalité larvaire est densité-indépendante. Elle est appliquée aux œufs et aux premiers stades larvaires (individus âgés de 0 – 15 jours). Ce paramètre est inconnu pour les espèces modélisées dans OSMOSE-GoG, de ce fait, il a été estimé durant la procédure de calibration. En termes concrets, la mortalité larvaire élimine un certain nombre d'individus du système avant qu'ils ne soient disponibles à la prédation. L'idée est de reproduire les importantes pertes d'œufs observées dans le milieu naturel et qui peuvent être dues à plusieurs facteurs (e.g. forte

mortalité naturelle des larves, non-fécondation, advection vers des habitats hostiles, etc.).

- Le paramètre "autre mortalité naturelle" (ou « mortality diverse ») comprend toutes les sources de mortalités qui ne sont pas explicitement représentées dans le modèle (e.g. les maladies, la prédation par des espèces qui ne sont pas modélisées dans OSMOSE-GoG). Cette mortalité (noté M_s) a été estimée à partir d'études précédentes basées sur le modèle Ecopath with Ecosim (Hattab et al., 2013a).

- **La prédation**

Dans OSMOSE, la prédation est opportuniste et basée sur la co-occurrence spatio-temporelle et l'adéquation de taille entre prédateur et proie. Dans chaque cellule, un banc i consomme un taux maximum par pas de temps et unité de biomasse corporelle (r_i). La biomasse totale de proies accessibles au banc i dépend de l'adéquation de taille (prédateur/proie) et du coefficient d'accessibilité d'une proie donnée j au prédateur i (δ_{ij}). Elle peut être exprimée comme $(\sum_{j'} \delta_{ij'} \cdot B_{j',t})$ avec j' l'index des bancs de proies ayant une taille adéquate pour le banc i (prédateur) et se trouvant dans la même cellule. Ainsi, la biomasse de j' prédatée par le banc i durant le pas de temps Δt est la suivante :

$$PB_{i,j',\Delta t} = \delta_{ij'} \cdot B_{j',t} \times \min \left(1, \frac{r_i \cdot B_{i,t}}{\sum_{j'} \delta_{ij'} \cdot B_{j',t}} \right)$$

Le taux de consommation appliqué sur chaque banc proie ayant une taille adéquate à la prédation est proportionnel à leurs biomasses locales relatives.

- **La croissance**

La croissance somatique des individus de chaque banc i dépend de l'efficacité de la prédation ($\xi_{i,t}$) relative au seuil ($\xi_{crit,i}$) qui correspond à la quantité d'aliment nécessaire pour le maintien de l'entretien de l'organisme. L'efficacité de la prédation varie au cours du temps suivant la quantité consommée par le prédateur i et elle est relative au ratio (r_i) (Tableau5). Le seuil ($\xi_{crit,i}$) a été fixé à 0.57 pour toutes les espèces, ce paramètre correspond au rapport entre la ration annuelle d'entretien et la ration annuelle moyenne (Laevastu et Larkins, 1981).

- Quand l'efficacité de la prédation est supérieure à la valeur seuil ($\xi_{i,t} > \xi_{crit,i}$), les individus vont croître suivant les paramètres de leur courbe de croissance de von Bertalanffy (Shin et Cury, 2004) (Tableau 5).
 - Par contre, quand l'efficacité de la prédation est inférieure à la valeur seuil ($\xi_{i,t} < \xi_{crit,i}$), une mortalité causée par la famine s'applique (« Starvation mortality ») (Tableau 5).
- **La reproduction**

La reproduction a lieu à la fin de chaque pas de temps et s'applique aux bancs dont les individus ont une longueur totale supérieure à la longueur de la maturité sexuelle (s_{mat}). Ce processus permet l'introduction de nouveaux bancs dans le système d'âge 0. Le nombre d'œufs libérés par un banc dépend du sexe ratio, la fécondité relative φ , la période de reproduction et la biomasse des bancs qui ont atteint la maturité sexuelle (Travers-Trolet et al., 2014a).

Tableau 5 : Equations décrivant les processus du modèle OSMOSE.

Processus	Equations	Les détails des paramètres
Mortalité larvaire	$N_{s,0,t+\Delta t} = N_{s,0,t0} \times e^{-\Delta t.M_{0,s}}$	Avec $N_{s,0,t}$ le nombre d'œufs de l'espèce s libérés dans le système à temps t , $M_{0,s}$ le taux de mortalité larvaire estimé par espèce.
Prédation	Successivement pour chaque banc i , dans chaque cellule et pour chaque proie j' dont la taille se trouve dans la gamme de prédation du banc i : $PB_{i,j',\Delta t} = \delta_{ij'} \cdot B_{j',t} \times \min \left(1, \frac{r_i \cdot B_{i,t}}{\sum_{j'} \delta_{ij'} \cdot B_{j',t}} \right)$	Avec $B_{i,t}$ la biomasse du banc i à temps t , j' l'index des proies locales dans une cellule dont les tailles se trouvent dans la gamme de prédation du banc i et appartenant à un organisme supérieur ou un groupe planctonique, $PB_{i,j',\Delta t}$ la biomasse du banc j' prédatée par le banc i pendant le pas de temps Δt , $\delta_{ij'}$ le coefficient d'accessibilité de la proie j' au prédateur i , r_i le taux de prédation maximum fixé à 3,5g de proie par gramme de biomasse corporelle par an.
Efficacité de la prédation	$\xi_i = \frac{\sum_{j'} PB_{i,j',\Delta t}}{r_i \cdot B_{i,t}}$	Avec $B_{i,t}$ la biomasse du banc i à temps t , j' l'index des proies locales dans une cellule dont les tailles se trouvent dans la gamme de prédation du banc i et appartenant à un organisme

Processus	Equations	Les détails des paramètres
		<p>supérieur ou un groupe planctonique, $PB_{i,j,t}$ la biomasse du banc i prédaturée par le banc j, r_i le taux de prédation maximum de l'espèce i.</p>
<p>Toutes les mortalités</p>	$N_{i,t+\Delta t} = N_{i,t} \times e^{-\Delta t(F_s(t)+M_s(t)+M_{\xi_i}(t)+P_i(t))}$	<p>Avec $N_{i,t}$ l'abondance du banc i à temps t, F_s le taux de mortalité par pêche de l'espèce s, M_s les autres mortalités naturelles (mortality diverse) comprend toutes les sources de mortalités qui ne sont pas explicitement représentées dans le modèle, M_{ξ_i} la mortalité par famine du banc i, P_i mortalité par prédation à partir des interactions individuelles.</p>
<p>Mortalité par la famine</p>	$M_{\xi_i} = \frac{-M_{\xi_{max}}}{\xi_{crit}} \cdot \xi_i + M_{\xi_{max}}$	<p>M_{ξ_i} la mortalité par famine du banc i, $M_{\xi_{max}}$ le taux maximale de la mortalité par famine pour toutes les espèces fixé à 1 year^{-1}.</p>
	$\begin{cases} \Delta L_{i,t} = 0 & \text{if } \xi_i < \xi_{crit} \\ \Delta L_{i,t} = \frac{2\Delta L_{s,a}}{1 - \xi_{crit}} (\xi_i - \xi_{crit}) & \text{if } \xi_i > \xi_{crit} \end{cases}$	<p>$\Delta L_{s,a}$ le taux de croissance moyen calculé à partir du modèle de von Bertalanffy à l'âge a pour l'espèce s, $\Delta L_{i,t}$ le taux actuel de croissance des individus du banc i à temps t. La valeur de l'efficacité de la prédation définie pour toutes les espèces ($\xi_{crit} = 0,57$).</p>
<p>Croissance somatique</p>	$\Delta L_{s,a} = L_{\infty s} (1 - e^{-K_s}) \times e^{-K_s(a-t_{0s})}$	<p>Le taux moyen annuel de la croissance en longueur de l'espèce s à l'âge a est calculé à partir du modèle von Bertalanffy avec $L_{\infty s}$ la longueur théorique asymptotique de l'espèce s, K_s le coefficient de croissance de l'espèce s, t_{0s} l'âge théorique à $L = 0$ de l'espèce s.</p>
<p>Reproduction</p>	$N_{0,t+1} = \Phi_s \cdot \frac{1}{2} \sum_{a>a_{mat,s}} B_{a,t}$	<p>$W_{i,t}$ le poids de chaque individu du banc i à temps t est calculé à partir de la relation allométrique, b_s et c_s sont les paramètres de la relation allométrique de l'espèce à laquelle appartient le banc i. N_0 le nombre d'œufs libérés dans le système, Φ_s la fécondité relative, $a_{mat,s}$ l'âge à maturité de l'espèce s,</p>

Processus	Equations	Les détails des paramètres
		$B_{a,t}$ la biomasse des individus d'âge a à temps t . Le sexe ratio est supposé égal à 1:1.

3.2. Calibration du modèle end-to-end golfe de Gabès

3.2.1. Une approche séquentielle de calibration : l'algorithme évolutionnaire

Pour calibrer OSMOSE-GoG, une méthode d'optimisation a été appliquée. Elle consiste en un algorithme évolutionnaire basé sur une approche de vraisemblance et développé spécifiquement pour le modèle OSMOSE. les packages R *osmose2R* (<http://www.osmose-model.org>) et *calibrar* (Oliveros-Ramos, 2016; Oliveros-Ramos et al., 2015; Oliveros-Ramos et Shin, 2016) disponibles à partir du site web CRAN (<https://cran.r-project.org/web/packages/calibrar/index.html>) ont été utilisés. Une calibration stationnaire a été effectuée en utilisant les sorties de l'année 2001, la première année du jeu de données du modèle biogéochimique Eco3M-MED lors de l'exécution du modèle OSMOSE-GoG (calibration climatologique). Les valeurs minimales et maximales des biomasses des petits pélagiques pour la période 1998-2008 (données disponibles) ainsi que les captures commerciales de toutes les espèces en 2001 ont été utilisées lors de la calibration comme données cibles. Le choix d'une calibration stationnaire est justifié par le manque et la non-disponibilité de séries temporelles suffisantes d'évaluation des stocks dans le golfe de Gabès.

Le modèle OSMOSE-GoG a été calibré de sorte que les captures simulées et les biomasses des hauts niveaux trophiques se trouvent dans des intervalles correspondant aux valeurs minimales et maximales des captures et des biomasses durant la période 1998-2008. Lors de la construction de la fonction objectif nous avons assigné plus de poids aux données de captures (inversement proportionnelle à l'incertitude dans les données). La procédure de calibration a permis l'estimation d'un ensemble de paramètres inconnus pour chaque espèce représentée dans le modèle : i/ les coefficients d'accessibilité du plancton, ii/ les mortalités larvaires et iii/ les mortalités par pêche (correspondant à 28 paramètres). Etant donné la stochasticité d'OSMOSE, la présence de relations non-linaires et le grand nombre de paramètres à estimer, la méthode de calibration basée sur l'algorithme évolutionnaire est très

approprié pour cette étude. En effet, cette méthode de calibration automatique permet d'explorer plusieurs jeux de paramètres possibles afin de trouver la solution optimale qui permet d'avoir des captures et des biomasses dans l'intervalle de validité.

Dans l'algorithme évolutionnaire, plusieurs combinaisons de paramètres sont testées afin de sélectionner un « parent optimal » représentant la meilleure solution et résultant de la recombinaison d'un ensemble de paramètres inconnus appelés « génotypes ». A chaque génération, 10 génotypes sont testés, ceux qui ont les meilleurs résultats (c'est-à-dire les biomasses et les captures simulées les plus proches des données cibles) sont recombinaisonnés pour générer un « parent optimal » (Hattab et al., 2013a; Oliveros-Ramos, 2016; Oliveros-Ramos et al., 2015). Afin de tester la performance des génotypes, l'algorithme évolutionnaire se base sur des fonctions objectifs de vraisemblance et le Critère d'Information d'Akaike (AIC) pour choisir le jeu de donnée qui produit le meilleur ajustement. Le parent optimal est sélectionné pour produire les nouvelles combinaisons de paramètres qui forment les générations suivantes. Le processus itératif d'optimisation s'exécute jusqu'à la convergence de la fonction objectif mais il peut être arrêté lorsque le nombre maximum de générations est atteint (voir (Oliveros-Ramos et al., 2015) pour plus de détails). Durant la calibration, le modèle OSMOSE-GoG s'exécute sur 100 ans de simulation pour chaque jeu de paramètres, mais seulement les 50 dernières années sont récupérées pour l'analyse des résultats afin de s'assurer que le modèle a atteint un état d'équilibre.

Une calibration séquentielle multi-phases (3 phases) a été appliquée avec l'algorithme évolutionnaire pour améliorer l'estimation des paramètres du modèle. Dans la première phase (nombre maximum de générations = 500), l'algorithme évolutionnaire a estimé l'accessibilité au plancton. Dans la seconde phase (nombre maximum de générations = 500) l'algorithme évolutionnaire a inclus l'estimation du taux de la mortalité larvaire. Dans la troisième et dernière phase de calibration (nombre maximum de générations = 1000), l'algorithme évolutionnaire a estimé tous les paramètres y compris le taux de mortalité par pêche. La figure 18 montre l'évolution du critère AIC par phase et en fonction du nombre de génération montrant la convergence de la fonction objectif.

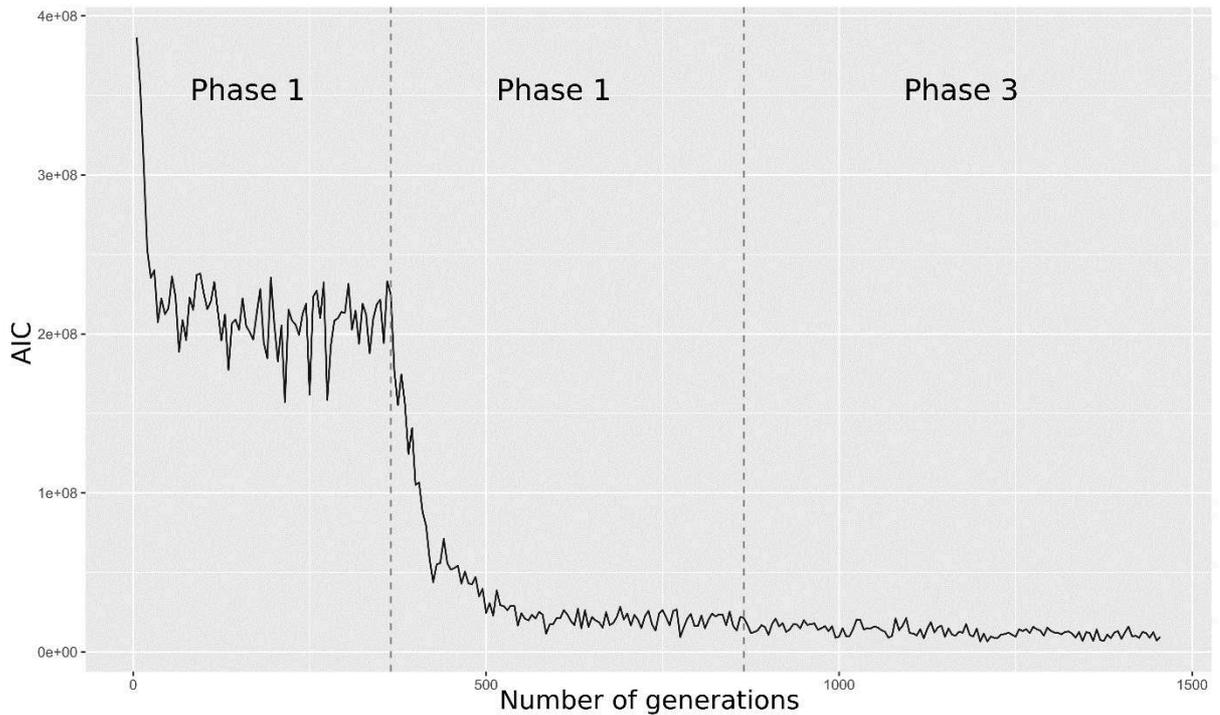


Figure 18 : Convergence de l'algorithme de calibration pendant les 3 phases de calibration en fonction du nombre de générations.

En raison de la stochasticité du modèle, 10 simulations ont été moyennées pour analyser les 50 dernières années de chaque simulation. Etant donné le grand nombre de simulations à exécuter pour estimer les paramètres inconnus, la procédure de calibration exige une grande puissance de calcul. La calibration a été donc réalisée sur le calculateur "Caparmor", un cluster de 294 nœuds de calcul composé de 2352 cœurs de calcul pour une puissance théorique de 27 Tera Flops et disposant d'une mémoire globale de 7 To. Pour la calibration d'OSMOSE-GoG 64 cœurs ont été sollicités pour exécuter plusieurs simulations en parallèle. Avec cette configuration, l'exploration de plusieurs combinaisons de paramètres (quelques centaines de génotypes) correspond environ à 5 jours de calcul.

3.2.2. Résultats de la calibration

Pour la plupart des espèces, les captures en sorties du modèle sont en accord avec les statistiques officielles de débarquements de la « Direction Générale de la Pêche et de l'Aquaculture » (DGPA) (Fig. 19). Toutefois, il semble que le modèle a

sous-estimé les captures de *Sardinella aurita*. En effet, les poissons forages comme *Sardinella aurita* et *Sardina pilchardus* sont essentiellement ciblés par la pêcherie pélagique (pêche à la petite seine, pêche au feu). Mais il n'est pas rare que les opérations de pêche se font en dehors du golfe de Gabès alors que les débarquements sont réalisés dans les ports du golfe. Ceci, pourrait expliquer en partie les différences observées entre les sorties du modèle et les données de débarquement. Concernant le degré d'incertitude des statistiques de pêche, il est important de noter que la DGPA applique des facteurs de correction sur les données de débarquements pour prendre en compte la pêche illégale, non-reportée, non-réglée. Le recours à ces facteurs de corrections a permis de réduire les biais dans les statistiques officielles (Halouani et al., 2015).

Après la calibration, les biomasses simulées de toutes les espèces modélisées sont désormais dans l'intervalle de référence. Les résultats montrent que la variation observée entre les répliques diffère suivant les groupes d'espèces (Fig. 19). Pour les petits pélagiques (i.e. *Sardina pilchardus*, *Sardinella aurita* et *Engraulis encrasicolus*), la stochasticité du modèle est beaucoup plus marquée que pour les espèces démersales (sauf pour *Octopus vulgaris*). Ceci pourrait être expliqué par le fait que les petits pélagiques sont présents dans toute la zone d'étude, le mouvement aléatoire de leurs bancs provoque plus de stochasticité dans leur patron d'alimentation. En outre, ces espèces sont caractérisées par une forte variabilité intrinsèque dans la dynamique de leurs populations due à un taux de renouvellement de biomasse élevé et une assez faible durée de vie pour réduire l'effet de la variabilité environnementale.

Chapitre 3 : Développement d'un modèle end-to-end et analyse de la réponse de l'écosystème du Golfe de Gabès à la pression de pêche

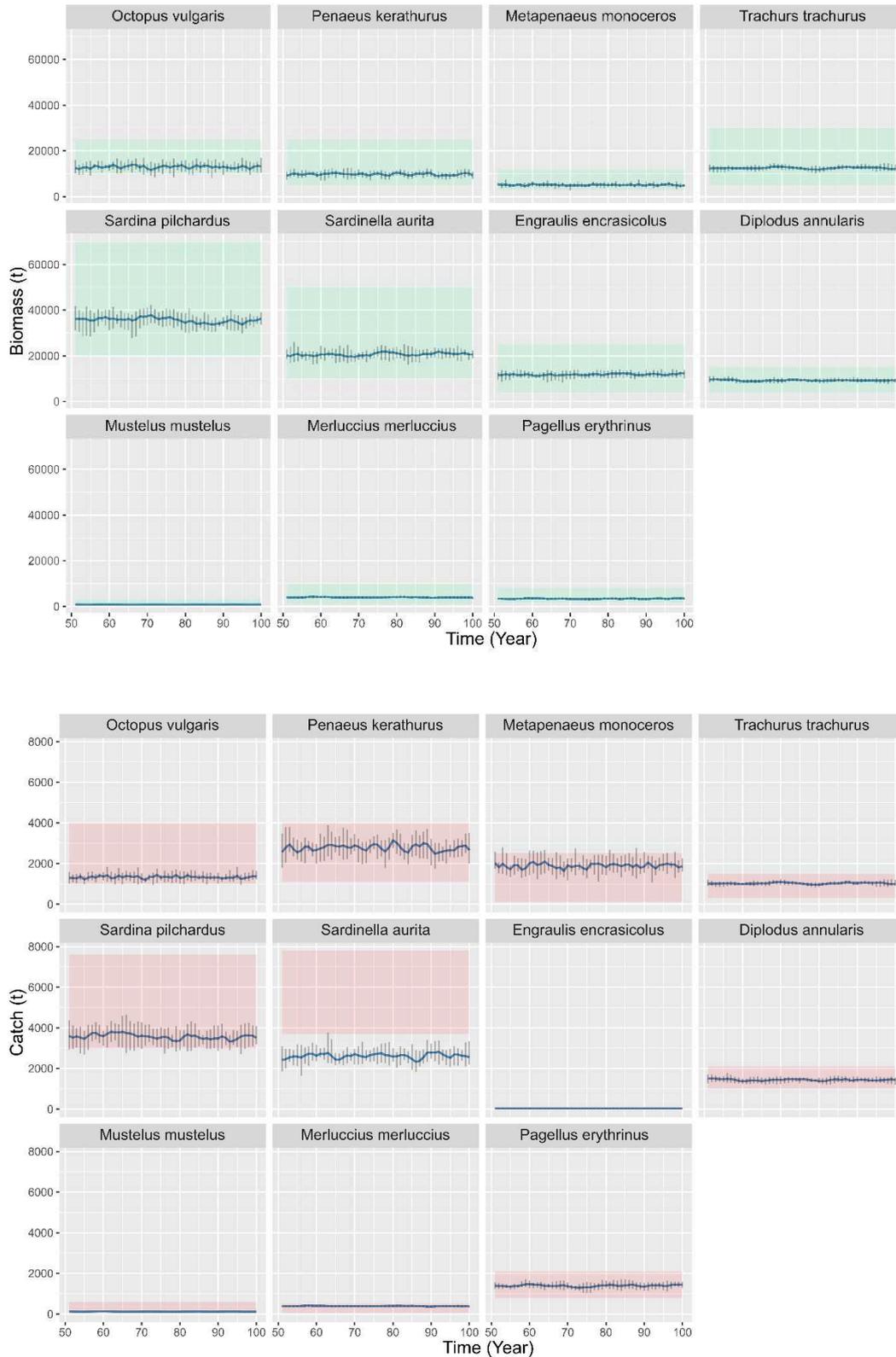


Figure 19 : Evolution moyenne des captures et des biomasses simulées des 11 espèces du modèle durant 50 années de simulation (lignes bleues), les barres d'erreur représentent l'intervalle de confiance obtenu à partir de 10 simulations. Les bandes colorées indiquent l'intervalle de référence (le maximum et le minimum des biomasses et des captures dans le golfe de Gabès sur la période 1998-2008)

3.3. Validation du modèle end-to-end golfe de Gabès

La validation d'un modèle consiste à tester l'adéquation entre les prédictions et la réalité afin de s'assurer qu'il représente effectivement la structure et le fonctionnement de l'écosystème. Cette étape permet d'évaluer la crédibilité du modèle et garantir sa fiabilité avant de mettre en place des scénarios de simulation.

Pour valider le modèle OSMOSE-GoG, l'approche POM (Pattern-Oriented Modelling) proposée par (Grimm et al., 2005) a été employée. Cette approche exige la validation du modèle avec des patterns observés à différents niveaux hiérarchiques à savoir : l'échelle de l'individu (i.e. régime alimentaire), l'échelle de la population (i.e. longueur totale moyenne) et l'échelle de la communauté (i.e. niveau trophique moyen). Un jeu de données indépendant a été utilisé pour tester la validité du modèle. Les données d'observation qui ont été confrontées aux sorties d'OSMOSE-GoG n'ont pas servi à la calibration ou la construction du modèle pour ne pas forcer la validation et assurer la pertinence des résultats.

3.3.1. Validation basée sur les régimes alimentaires : échelle individuelle

La validation d'OSMOSE-GoG à l'échelle de l'individu s'est basée sur les régimes alimentaires des 11 espèces représentées dans le modèle au stade adulte. Les sorties de simulation étaient exprimées en pourcentage de biomasse de proie dans les régimes alimentaires de leurs prédateurs (Fig. 20). Les régimes alimentaires d'OSMOSE-GoG ont été comparés à ceux dérivés du modèle d'équilibre de masse Ecopath with Ecosim développé dans la même zone d'étude et appelé « Ecopath-GoG ». La matrice des régimes alimentaires incorporée dans le modèle Ecopath-GoG construit par (Hattab et al., 2013a) a été compilée à partir de la littérature scientifique et a été légèrement modifiée pour équilibrer le modèle.

Les résultats ont montré une similitude satisfaisante entre la matrice des régimes alimentaires simulée par OSMOSE-GoG et celle d'Ecopath-GoG et ce bien que certains groupes de proies n'étaient pas représentés dans OSMOSE-GoG (i.e. "Other preys" dans Fig. 20). Le coefficient du test de Mantel calculé entre les matrices des régimes des deux modèles était égal à est de 0,91 (p-value = 0,01). Concernant les petits pélagiques (i.e. *Trachurus trachurus*, *Sardina pilchardus*, *Engraulis encrasicolus* et *Sardinella aurita*), ils avaient des régimes alimentaires similaires

composés essentiellement de zooplancton et conformes aux observations. Les régimes alimentaires des deux crustacés benthiques *Penaeus kerathurus* et *Metapenaeus monoceros* étaient aussi en accord avec les régimes issus de l'analyse des contenus stomacaux. Pour ce qui est du céphalopode *Octopus vulgaris*, son régime alimentaire est caractérisé par une importante proportion de benthos en concordance avec Ecopath-GoG. Le régime alimentaire du céphalopode reflète également un comportement opportuniste en raison de la variété de ses proies. Cet opportunisme est encore mieux illustré avec le requin *Mustelus mustelus*, un top prédateur ayant le régime le plus diversifié et une espèce clé de voûte (« keystone species ») dans l'écosystème du golfe de Gabès. Cependant, les résultats des trois espèces démersales *Diplodus annularis*, *Merluccius merluccius* et *Pagellus erythrinus* semblent moins cohérents avec les données des contenus stomacaux. La différence principale réside dans la surestimation de la part du zooplancton dans les régimes simulés par OSMOSE-GoG.

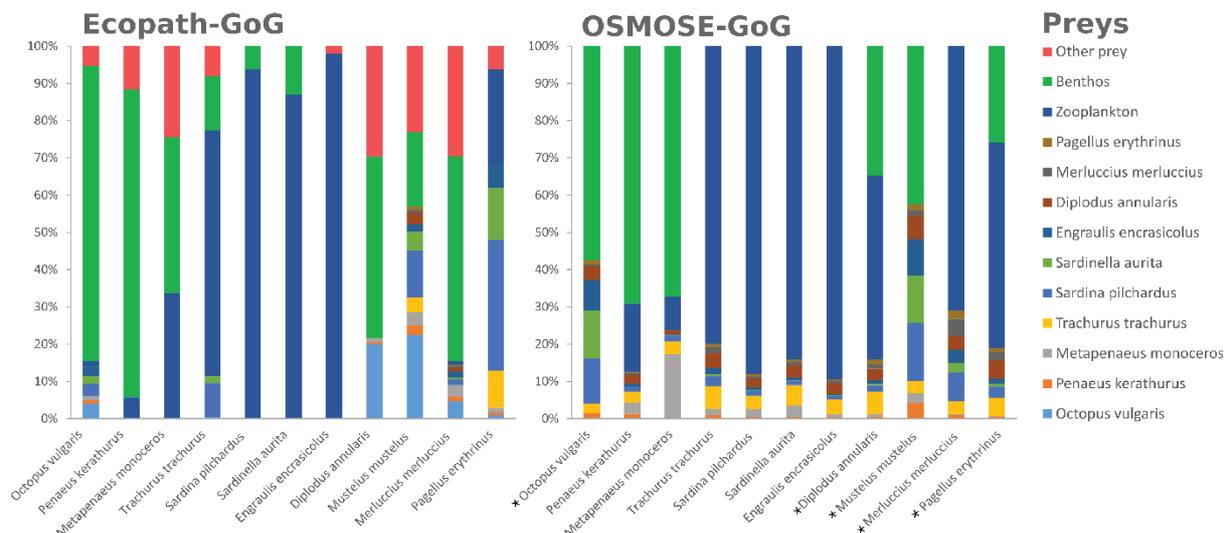


Figure 20 : (Droite) Les régimes alimentaires simulés par OSMOSE-GoG exprimés en pourcentage de biomasse de proies. (Gauche) La composition des régimes alimentaires d'Ecopath-GoG issue de l'analyse des contenus stomacaux. Les espèces avec (*) i.e. *Octopus vulgaris*, *Diplodus annularis*, *Mustelus mustelus*, *Merluccius merluccius*, *Pagellus erythrinus* correspondent respectivement aux groupes fonctionnels suivants dans Ecopath-GoG : Céphalopodes benthiques, Sparidés, Requins, poissons pélagiques moyens et poissons carnivores 1.

3.3.2. Validation basée sur les tailles : échelle de la population

A l'échelle de la population, la taille moyenne des captures a été utilisée pour valider le modèle. Les sorties en taille d'OSMOSE-GoG ont été confrontées aux données d'observation de la littérature scientifique (Fig. 21). Les résultats ont montré une concordance satisfaisante entre les tailles des captures simulées et celles observées dans le golfe de Gabès. Le coefficient de corrélation de Spearman entre les prédictions du modèle et les tailles de capture relevées dans la littérature était de 0,87 (p-value = 0.002). La seule exception est le requin *Mustelus mustelus* dont la taille moyenne des captures a été sous-estimée par le modèle (67,2 cm prédiction vs 86,1 cm observation).

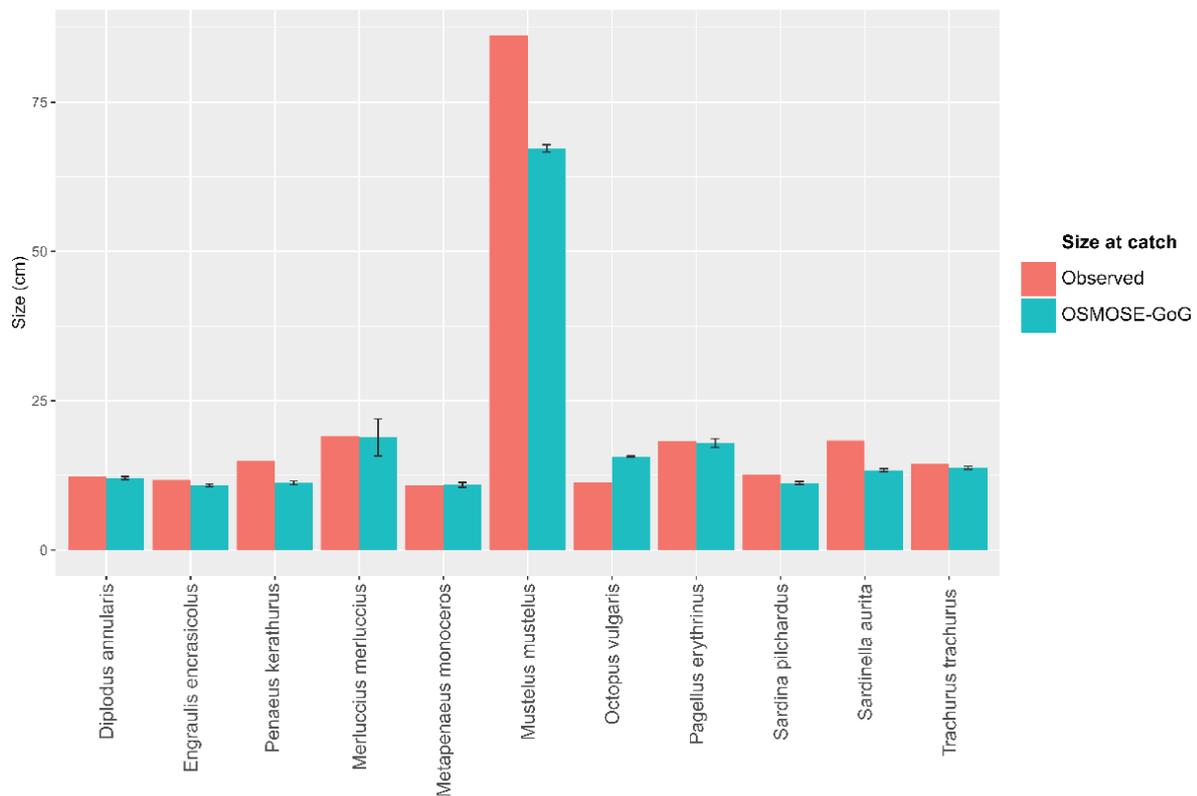


Figure 21 : Comparaison entre les tailles moyennes des captures prédites par OSMOSE-GoG et celles observées dans le golfe de Gabès durant les années 2000. Les barres verticales correspondent à l'écart-type entre les simulations répliques.

3.3.3. Validation basée sur les niveaux trophiques : échelle de la communauté

Le niveau trophique est un indicateur qui synthétise les informations relatives aux interactions trophiques entre les espèces au sein de l'écosystème. En raison de son caractère intégrateur, le niveau trophique moyen de chaque espèce a été utilisé pour tester la validité du modèle à l'échelle de la communauté. Les niveaux trophiques moyens prédits par OSMOSE-GoG ont été comparés à ceux du modèle Ecopath-GoG (Hattab et al., 2013a) (Fig. 22). Le jeu de données d'Ecopath-GoG est totalement indépendant et les niveaux trophiques provenant de ce modèle sont calculés à partir de données issues de la littérature scientifique.

Les résultats ont montré que les niveaux trophiques moyens estimés par OSMOSE-GoG sont en accord avec ceux d'Ecopath-GoG pour la majorité des espèces (e.g. *Diplodus annularis*, *Engraulis encrasicolus*, *Sardina pilchardus*, *Sardinella aurita* et *Octopus vulgaris*). Le coefficient de corrélation de Spearman entre les niveaux trophiques prédits par OSMOSE-GoG et ceux calculés par Ecopath-GoG était de 0,64 (p -value = 0.04). Cependant, les résultats des deux modèles étaient moins cohérents pour les espèces suivantes : *Metapenaeus monoceros*, *Merluccius merluccius* et *Pagellus erythrinus*. Concernant le top prédateur *Mustelus mustelus*, ce requin occupe le plus haut niveau trophique dans les deux modèles (4,35 dans Ecopath-GoG et 4,16 dans OSMOSE-GoG).

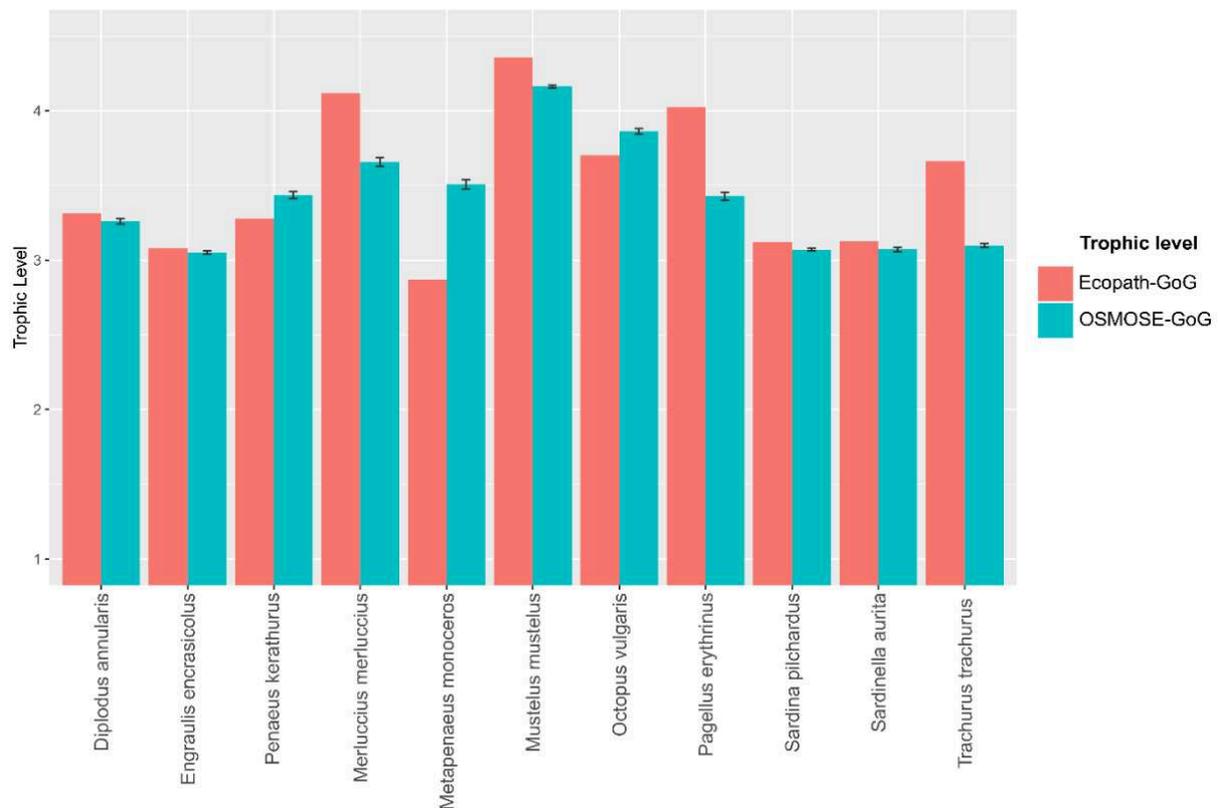


Figure 22 : Comparaison des niveaux trophiques moyens par espèce entre OSMOSE-GoG et Ecopath-GoG (Hattab et al., 2013). Les barres verticales correspondent à l'écart type entre les simulations répliquées.

3.4. Représentation du réseau trophique d'OSMOSE-Eco3M-Med

La façon la plus synthétique pour décrire un écosystème est de le représenter en réseau trophique. D'après (Pimm, 2002) un réseau trophique est un schéma représentant les espèces interagissant au sein d'une communauté. Dans un écosystème donné, cette représentation permet d'illustrer les liens trophiques entre proies et prédateurs, la densité de ses liens et leurs intensités. Schématiser un réseau trophique aide donc à mieux comprendre sa structure et son fonctionnement. D'après Travers (2009), il existe plusieurs modes de représentation des réseaux trophiques en fonction de :

- **La signification écologique des liens trophiques**

Dans un réseau, les liens trophiques peuvent être représentés par :

- Le régime alimentaire exprimé en pourcentage d'occurrence, de masse, de volume ou par l'indice d'importance relative (IRI)

- La pression de prédation définie comme la quantité de proies mangées par tous les individus d'une espèce prédatrice.
- **La nature des compartiments**

Les nœuds d'un réseau trophique peuvent être discrédités :

 - Taxonomiquement par espèce et/ou groupe fonctionnel
 - « Espèce trophique » (ou « tropho-species » en anglais) c'est-à-dire par un groupe d'individus ayant les mêmes prédateurs et proies (Cohen et Briand, 1984; Link et al., 2005).
- **L'angle du vue du réseau trophique**
 - Vision « top-down » qui consiste à déterminer l'ensemble des proies d'un prédateur (c'est la représentation traditionnelle qui découle des matrices des régimes alimentaires)
 - Vision « bottom-up » qui consiste à déterminer l'ensemble des prédateurs d'une proie et qui est plus adaptée pour identifier les chemins préférentiels des flux de biomasse.
- **L'agencement du graphique**
 - Représentation verticale simple du réseau trophique permettant une bonne visualisation de la plupart des liens trophiques
 - Représentation verticale du réseau trophique en disposant les compartiments (les nœuds) sur une échelle de niveau trophique
 - Représentation du réseau trophique en arc de cercle en disposant les compartiments en fonction de leurs niveaux trophiques.

Dans le modèle OSMOSE-GoG, les informations relatives aux biomasses, régimes alimentaires, pression de prédation et niveaux trophiques moyens sont disponibles par espèce, par classe d'âge/taille et pour chaque pas de temps de simulation. Ces sorties de modèle ont été synthétisées en un réseau trophique représentant les liens trophiques entre les espèces modélisées. Etant donné que le régime alimentaire d'une espèce varie en fonction de son développement ontogénique, les données relatives aux larves et aux juvéniles n'ont pas été prises en compte afin de réduire les biais dus à l'agrégation des larves, juvéniles et adultes en un seul compartiment. Par ailleurs, une vision « bottom-up » du réseau trophique (des proies vers les prédateurs) a été choisie pour mettre l'accent sur les chemins

trophiques préférentiels et une représentation verticale en disposant les différents compartiments sur une échelle trophique (Fig. 23).

En raison de la nature opportuniste de la prédation, le réseau trophique qui émerge à posteriori est complexe malgré le petit nombre de compartiments ($n=16$, 11 organismes supérieurs + 5 groupes planctoniques). Le réseau trophique modélisé est très connecté, il affiche 140 liens trophiques. La valeur du « Finn's mean path length » (FMPL) qui représente le nombre moyen de groupes à travers lesquels une unité de flux entrant transite avant de quitter le réseau trophique (Finn, 1980) est de 2.24 pour le réseau trophique modélisé par OSMOSE-GoG. Le diagramme du réseau trophique montre aussi que la part la plus importante de biomasse qui transite des bas vers les hauts niveaux trophiques provient du benthos et du microzooplancton.

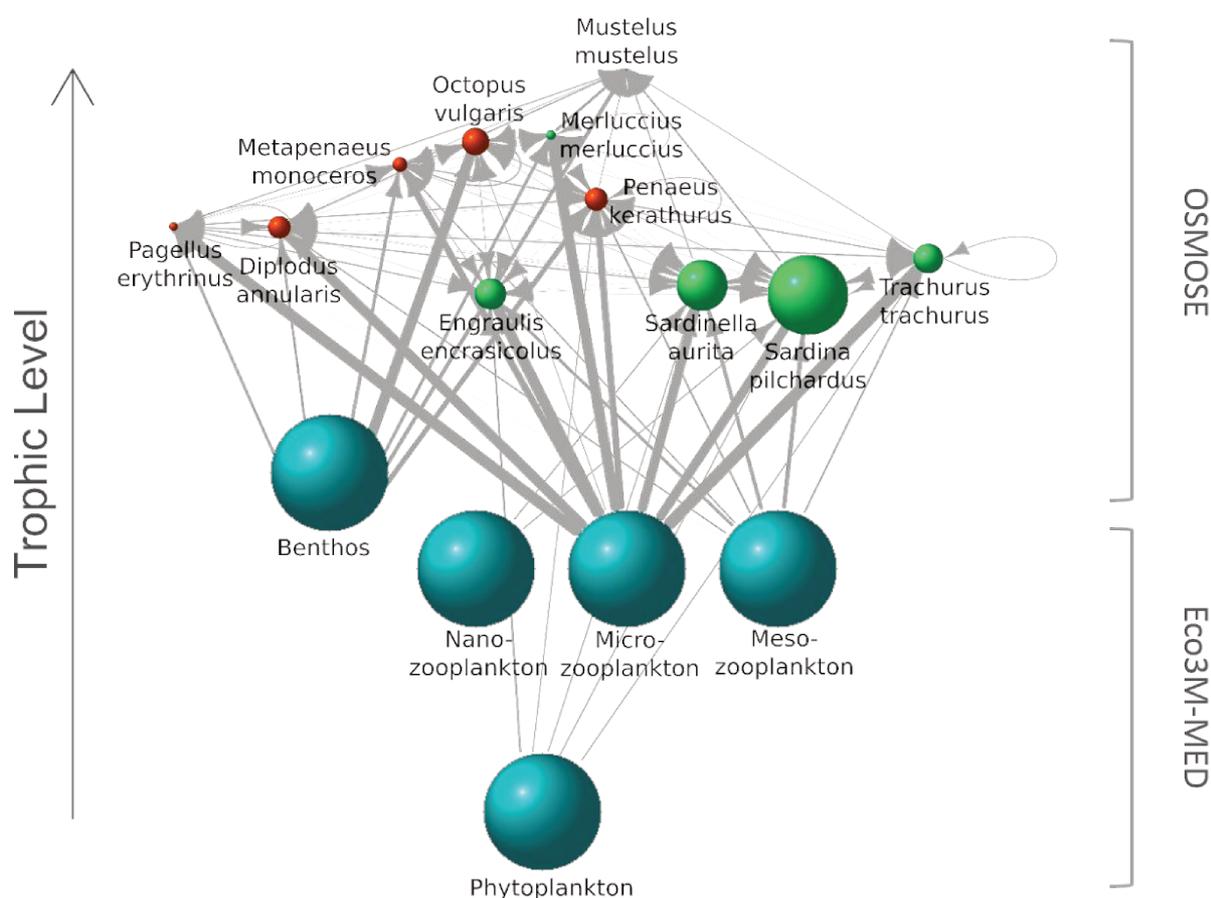


Figure 23 : Représentation du réseau trophique du golfe de Gabès simulé par OSMOSE-GoG. Les sphères représentent les compartiments de l'écosystème (hauts et bas niveaux trophiques). Le volume des sphères des hauts niveaux trophiques est proportionnel à la biomasse des espèces modélisées dans OSMOSE. Pour les bas niveaux trophiques modélisés dans Eco3M-MED, la taille des sphères n'est pas

proportionnelle à la biomasse de chaque groupe (incompatibilité d'échelle). Les flèches représentent les liens trophiques entre les proies et leurs prédateurs. L'épaisseur des flèches correspond à la proportion des proies dans le régime alimentaire des prédateurs. Les boucles indiquent une relation de cannibalisme. Les liens trophiques entre le phytoplancton et les différents groupes de zooplancton ne sont pas représentés.

4. Analyse de scénarios spatialisés de gestion de la pêche

Parmi les objectifs de la gestion des pêches figure la régulation de l'effort déployé dans le temps et dans l'espace de manière à assurer une exploitation durable des ressources marines. La mise en place de politiques des pêches est nécessaire pour concilier les objectifs d'exploitation et ceux de conservation. Il est donc indispensable d'avoir les outils adaptés pour évaluer quantitativement les stratégies des pêches actuelles et futures. Grâce à l'adoption de l'approche écosystémique des pêches et le développement de la modélisation dynamique des pêcheries, il est désormais possible d'évaluer a priori des plans de gestion alternatives (Pelletier et Mahévas, 2005). L'intégration explicite de la dynamique spatiale dans les interactions trophiques, fait que le modèle OSMOSE est un outil pertinent pour répondre à ce type de problématique. En effet, l'importance de la dimension spatiale est de plus en plus reconnue dans le cadre d'une gestion écosystémique des pêches étant donné la nécessité de la prise en compte des patrons de distribution des espèces et leurs mobilité au sein de l'écosystème (Kempf et al., 2013).

Dans ce contexte, la mise en place d'Aires Marines Protégées est une des mesures qui pourrait être appliquée pour réaliser les objectifs de l'approche écosystémique des pêches en réduisant l'effort d'exploitation dans des zones bien définies (Gaines et al., 2010; Pauly et al., 2002; Roberts et al., 2001). Toutefois, des objectifs tels que la reconstruction des ressources exploitées, la restauration de l'écosystème ou encore le développement de la pêche par un éventuel export de biomasse en dehors de l'AMP (Colléter et al., 2014) ne sont pas forcément atteints par l'établissement d'une AMP. D'après Fulton et al., (2015), la réalisation de ces objectifs dépend essentiellement de la nature de la réserve et des espèces à protéger. Par exemple, il est peu probable qu'une réserve statique puisse protéger des poissons

migrateurs. De même, l'efficacité d'une AMP pourrait être réduite lorsque le climat est le principal facteur structurant de l'écosystème.

Etant donné que les bénéfices escomptés de l'établissement des AMPs sont tributaires d'une multitude de paramètres (e.g. taille, position géographique, durée de la mise en place de l'AMP, structure et fonctionnement de l'écosystème), il est intéressant d'évaluer a priori les effets de ces AMPs à travers l'application de modèles écosystémiques spatialisés (Abdou et al., 2016; Yemane et al., 2009). Cette évaluation permet notamment de révéler des processus ou des effets non escomptés comme des changements de régimes (« regime shifts ») ou des cascades trophiques qui ne sont pas intuitives à cause de la complexité des interactions (Fulton et al., 2015). Plusieurs scénarios de mise en place d'AMP dans le golfe de Gabès ont donc été simulés en utilisant le modèle OSMOSE-GoG. Le but de ces simulations est de comprendre la réponse de l'écosystème à travers un ensemble d'indicateurs (i.e. biomasse, niveau trophique, taille moyenne et captures totales) calculés pour chaque espèce, avant, pendant et après la mise en réserve. La capacité du modèle OSMOSE-GoG à apporter des éléments de réponse pour aider les gestionnaires dans la prise de décision et la gestion spatiale des ressources halieutiques a également été discutée.

4.1. Choix des Aires Marines Protégées

Plusieurs scénarios de mise en place d'AMPs dans le golfe de Gabès ont été simulés en utilisant le modèle OSMOSE-GoG. Les propositions d'AMPs ont été choisies après la consultation de gestionnaires à la Direction Générale de la Pêche et de l'Aquaculture (DGPA) en Tunisie. Le choix de ces zones par la DGPA s'est fait sur la base d'études scientifiques, d'enquêtes auprès des pêcheurs et d'investigations sur le terrain. Ces études ont été menées suite à un besoin exprimé par les gestionnaires d'appliquer des mesures de gestion spatialisées pour la protection des habitats et la restauration des ressources.

Dans le cadre des orientations stratégiques de la DGPA, l'option prise pour la réduction de la pêche illicite et la protection des habitats sensibles est l'aménagement de récifs artificiels. Les premières immersions de récifs artificiels dans le golfe de Gabès remontent à 1992. Sur la période 2006 – 2010, plus de 5000 récifs artificiels ont été immergés couvrant une superficie de 505,5 km² (DGPA comm. pers). Le suivi

de ces immersions a révélé la reconstitution de plusieurs communautés benthiques (DGPA comm. pers).

Dans cette étude, nous avons fait l'hypothèse que les Zones d'Immersion de Récifs Artificiels (ZIRAs) pourrait être candidates pour devenir des Aires Marines Protégées. Cinq scénarios de mise en réserve, correspondant à une interdiction totale de la pêche dans les ZIRAs proposées ont été simulés en utilisant OSMOSE-GoG (Fig. 24):

- Scénario 1 : il correspond à une fermeture totale du golfe de Gabès. L'objectif de ce scénario extrême est d'éliminer la stochasticité due au déplacement des individus pour que toutes les espèces passent la totalité de leur cycle de vie à l'intérieur de l'AMP (comme si elles étaient inféodées à leurs habitats). La mise en réserve de tout le golfe permet également de détecter des tendances dans la réponse des indicateurs qui ne sont pas forcément visibles à l'échelle d'AMPs de petites tailles.
- Scénario 2 : il correspond aux zones les plus favorables au déploiement des récifs artificiels anti-chaluts dans le golfe de Gabès. Ces zones ont été identifiées en développant une méthodologie qui combine des modèles d'habitat et une approche de logique floue (pour plus de détails voir (Hattab et al., 2013b)).
- Scénario 3 : il correspond aux ZIRAs proposées par les pêcheurs. Ces zones ont été identifiées sur la base d'une enquête auprès des pêcheurs dans le cadre du « Projet de protection du golfe de Gabès par l'aménagement en récifs artificiels » de la DGPA, réalisée dans les principaux ports de la région.
- Scénario 4 : il correspond aux ZIRAs proposées par les gestionnaires dans le cadre du « Projet de protection du golfe de Gabès par l'aménagement en récifs artificiels » de la DGPA. Ces zones ont été identifiées suite à la superposition de plusieurs couches d'informations géographiques issues d'une étude pluridisciplinaire (e.g. des ateliers de concertation, des prospections de terrain, des mesures de biodiversité, des prélèvements de benthos, des caractérisations sédimentologiques de sites témoins, des mesures in situ de paramètres physico-chimiques etc.)
- Scénario 5 : il correspond à une proposition d'AMPs formulée par des experts dans le cadre d'un projet de consultation sur les AMPs et la gestion des

pêcheries. Les zones proposées ont été identifiées sur des critères de biodiversité afin de protéger les écosystèmes remarquables à l'exemple des herbiers de *Posidonia oceanica* et leurs peuplements benthiques associés (Ben Mustapha et Afli, 2007). Plusieurs modules de récifs anti-chalutages ont été immergés dans ces zones pour réduire la mortalité par pêche et protéger les juvéniles des espèces commerciales (Ben Mustapha et Afli, 2007).

- Scénario de référence : ce scénario a été simulé pour évaluer l'apport de chaque scénario pendant et après la mise en place de l'AMP.

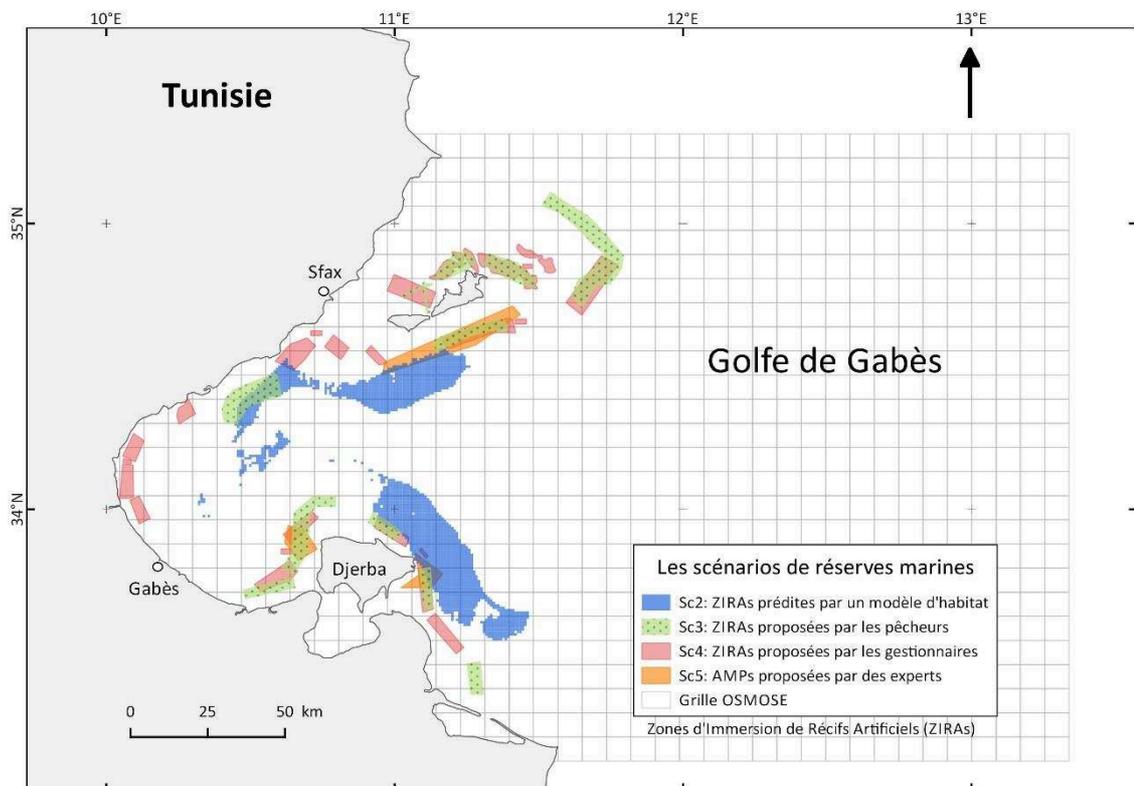


Figure 24 : Etendue géographique de quatre scénarios de mise en réserve (le 1^{er} scénario, non représenté pour des raisons de lisibilité de la carte, est relatif à une fermeture totale du golfe de Gabès).

4.2. Simulation des AMPs dans OSMOSE

La modélisation d'une AMP dans OSMOSE consiste à définir une ou plusieurs zones de mise en réserve ayant une mortalité par pêche égale à zéro. Lorsqu'une AMP est définie dans le modèle, la mortalité par pêche instantanée F_S est redistribuée à

l'extérieur de la zone de mise en réserve puisque l'effort de pêche s'est déplacé en dehors de l'AMP. La nouvelle valeur de la mortalité par pêche est mise à jour par un facteur de correction de telle sorte qu'elle soit proportionnelle au ratio entre la surface de l'AMP et la surface totale de la zone d'étude :

$$F'_s = F_s \times \left(1 - \frac{MPA_{area}}{Total_{area}}\right)^{-1}$$

Avec F'_s la nouvelle valeur de la mortalité par pêche corrigée de l'espèce s , F_s la mortalité par pêche instantanée de l'espèce s , MPA_{area} la superficie de l'AMP et $Total_{area}$ la superficie totale de la zone modélisée. Une fois une AMP implémentée dans le modèle, la nouvelle mortalité par pêche F'_s est appliquée uniformément dans les aires de distribution de chaque espèce.

Afin d'évaluer les effets de la mise en place des AMPs sur l'écosystème, le même protocole de simulation a été appliqué à toutes les propositions d'AMPs. Ainsi, chaque scénario représente 110 ans de simulation avec un pas de temps de 15 jours. Les 50 premières années n'ont pas été prises en considération dans les analyses (« spin up time » pour assurer que les biomasses et les captures ont atteint un équilibre). Pour analyser la performance de chaque scénario, les 60 dernières années ont été divisées en 3 parties égales : avant , pendant et après la mise en place de l'AMP. Afin de réduire la stochasticité du modèle, tous les résultats à l'échelle du golfe de Gabès ont été estimés en moyennant les sorties de 10 simulations. Trois indicateurs écologiques (biomasse, niveau trophique, taille moyenne) et un indicateur d'exploitation (captures totales) ont été calculés par espèce, pour chaque pas de temps et dans l'espace afin de comparer tous les scénarios. Enfin, concernant les résultats des cinq scénarios comparés au scénario de référence, les indicateurs ont été calculés à l'intérieur des AMPs et non pas sur toute l'étendue de la zone d'étude.

4.3. Résultats et discussion des simulations

Les résultats des simulations ont montré que seule une fermeture totale du golfe de Gabès (Sc1) permet de constater clairement les effets de la mise en place d'une AMP (Fig.25). Pour les autres scénarios, les résultats les plus significatifs sont relevés dans le Sc2 relatif aux ZIRAs prédites par un modèle d'habitat mais elles se limitent à

quelques espèces à l'exemple de *Mustelus mustelus*, *Pagellus erythrinus*, *Merluccius merluccius*, *Metapenaeus monoceros* et *Sardinella aurita* (voir les graphiques des captures et des biomasses (Fig. 25 A)). La comparaison des résultats par indicateur montre que les biomasses et les captures par espèce sont les deux indicateurs ayant la plus grande amplitude de variation (couleurs plus vives sur les graphiques). Cette amplitude est moins importante au niveau des résultats de l'indicateur taille moyenne et elle est très faible quand il s'agit de l'indicateur niveau trophique.

Concernant les tendances observées dans la réponse de l'écosystème, ils dépendent essentiellement du type de scénario et ils se réitèrent à travers les indicateurs. En effet, pour les quatre indicateurs (biomasse, niveau trophique, taille moyenne et captures totales) les scénarios 1 et 2 ont toujours des signatures propres alors que les scénarios 3, 4 et 5 ont des réponses assez proches. Ce constat est expliqué par le fort chevauchement spatial entre leurs AMPs respectives à la différence du Sc2 où l'AMP se situe plus au large du golfe. Cette réponse dépend également de la taille des AMPs: plus la taille de la réserve est grande plus il est possible de déceler des tendances (des bandes plus larges sur les graphiques). Dans le cas d'une fermeture totale à la pêche, il est facile de distinguer les tendances pendant et après la mise en place des AMPs. Ces tendances sont parfois visibles dans le scénario Sc2 (ZIRAs prédites par le modèle d'habitat) et plus particulièrement dans les graphiques des captures et de biomasses de *Pagellus erythrinus* ou de *Mustelus mustelus*. Dans les scénarios Sc3, Sc4 et Sc5 ces tendances sont beaucoup moins visibles surtout pour le Sc5 (AMPs proposées par des experts). Le scénario Sc5 ayant la plus petite AMP affiche une stochasticité très marquée en comparaison aux autres scénarios à cause du déplacement des espèces. Ceci est d'autant plus visible dans le graphique des captures totales des deux espèces de crevettes *Metapenaeus monoceros* et *Penaeus kerathurus*. Les vides observés dans le graphique des captures du Sc5 (Fig. 25 B) sont dus au fait que les crevettes qui ont atteint la taille de recrutement ne sont pas toujours présentes dans les AMPs proposées par les experts. Ces vides sont le plus souvent absents dans les résultats des autres indicateurs puisque les juvéniles sont pris en compte dans les calculs.

Par ailleurs, l'emplacement géographique des AMPs est aussi primordial: un faible chevauchement entre la zone de réserve et l'aire de distribution augmente la variabilité des résultats. Ce chevauchement est totalement absent pour le

céphalopode *Octopus vulgaris* qui ne figure que dans les résultats du Sc1 (fermeture totale du golfe) et le Sc2 (ZIRAs prédites par un modèle d'habitat).

Les simulations des différentes AMPs ont montré que les espèces de poissons ayant les biomasses les moins importantes dans l'écosystème sont celles qui réagissent le plus à l'implémentation d'AMPs à l'exemple de *Pagellus erythrinus*, *Merluccius merluccius* et *Mustelus mustelus* (Fig. 25 A). Cette observation pourrait s'expliquer par le fait que ces poissons sont très connectés aux autres compartiments de l'écosystème dans le modèle OSMOSE-GoG. En effet, ces espèces ont un régime alimentaire assez équilibré à la différence des petits pélagiques qui s'alimentent essentiellement de zooplancton ou les crevettes et le céphalopode qui s'alimentent préférentiellement sur le benthos. Toutefois, les résultats des simulations ne sont pas tous intuitifs à cause de la complexité des interactions suite à l'occurrence de cascades trophiques.

L'analyse des sorties du scénario Sc1 a révélé par exemple qu'une fermeture totale du golfe de Gabès pourrait provoquer une baisse substantielle de la biomasse et des captures de *Merluccius merluccius* mais une augmentation de la taille moyenne des individus (Fig. 25 A et C). Ce résultat contraste avec les observations faites au niveau des autres espèces qui ont tendance à enregistrer une baisse dans la taille moyenne de leurs individus à l'exemple de *Pagellus erythrinus*, *Diplodus annularis*, *Sardinella aurita*, *Sardina pilchardus* (Fig. 25 C). Cette baisse pourrait être expliquée par le fait que la mise en place d'une AMP permet à un plus grand nombre d'individus d'atteindre l'âge de la maturité sexuelle et de se reproduire. Par conséquent l'augmentation du nombre de juvéniles fait baisser la taille moyenne. Cette hypothèse se confirme par le fait que ce sont les mêmes espèces qui affichent les augmentations de biomasse les plus marquées dans le scénario Sc1. Un autre résultat non intuitif de l'arrêt de la pêche est la baisse du niveau trophique de la plupart des espèces, particulièrement pour *Pagellus erythrinus* (Fig. 25 D), ce résultat peut être expliqué par l'augmentation de la proportion des juvéniles dans les différentes populations.

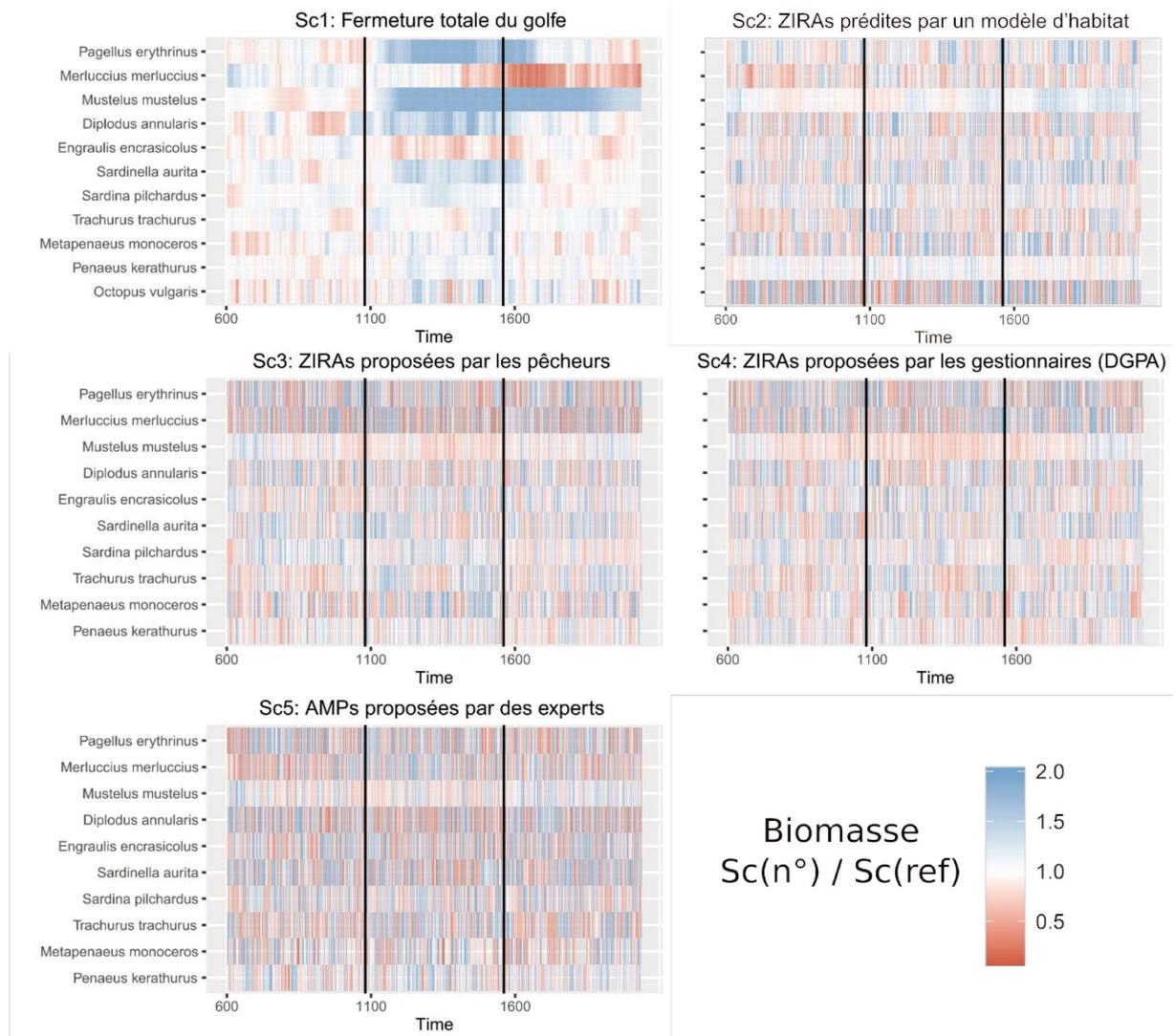
Par ailleurs, la mise en place des AMPs engendre plusieurs changements de régime. Des changements abrupts et persistants ont été enregistrés au niveau de l'abondance et des tailles de la plupart des espèces en cas d'une fermeture totale du golfe (Fig. 25 A et C). Ces changements se sont opérés assez rapidement (dans les 4 – 5 années qui ont suivi la mise en place des AMPs) pour la plupart des espèces

(*Pagellus erythrinus*, *Mustelus mustelus*, *Sardinella aurita*, *Sardina pilchardus*). Il existe néanmoins une exception, *Diplodus annularis* dont le changement de régime est instantané.

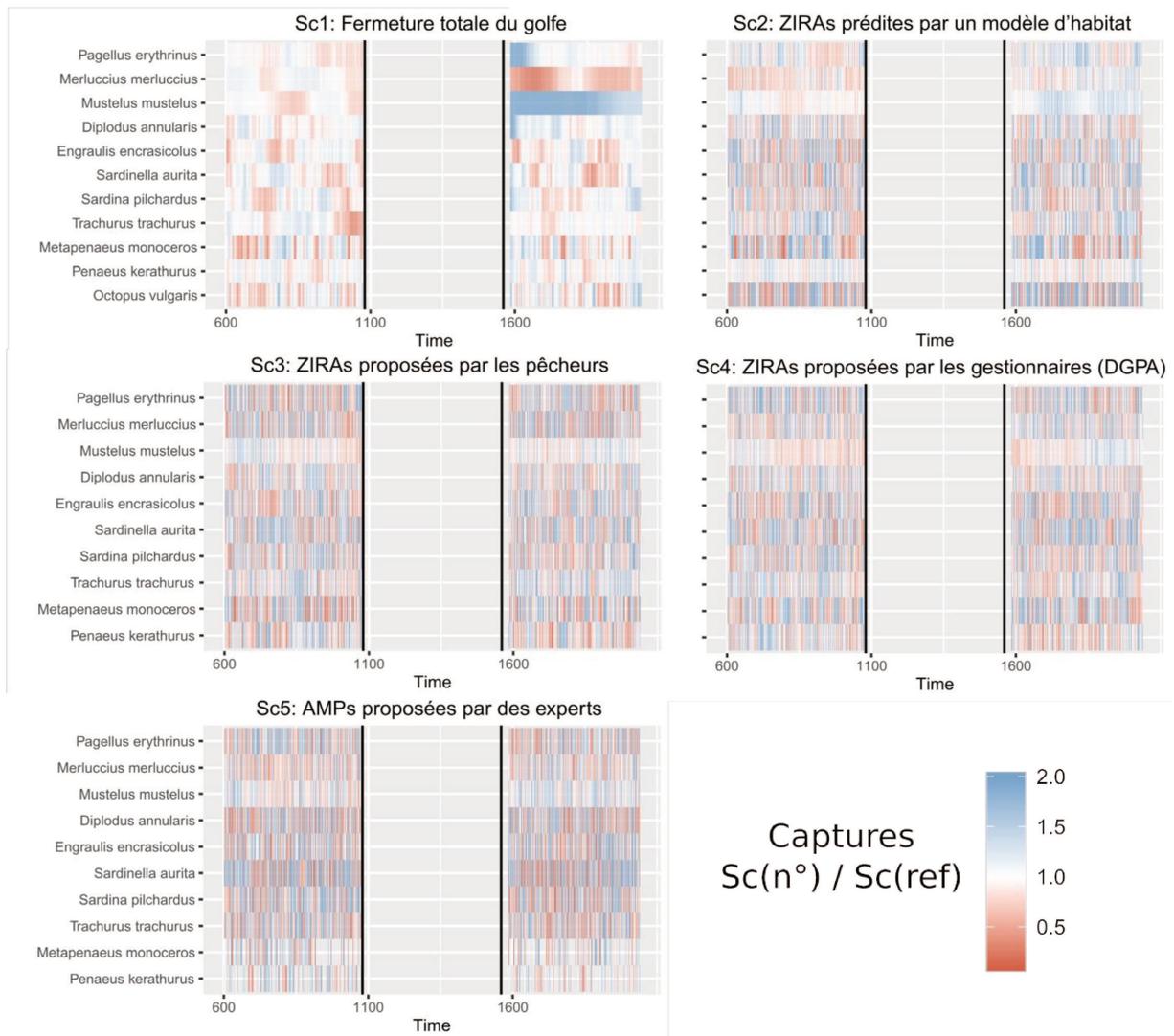
Toujours dans le Sc1, un autre résultat important concerne la réponse de l'écosystème après la réouverture de la pêche. Pour la plupart des espèces « l'effet AMP » se poursuit quelques années jusqu'à ce que l'écosystème retrouve un nouvel équilibre. Cependant, la durée de cet effet varie d'un organisme à un autre et ce en fonction de la durée de vie de l'espèce considérée. Ainsi, « l'effet AMP » sera perceptible plus longtemps sur les espèces qui ont une longévité importante (20 ans) comme *Mustelus mustelus* et *Merluccius merluccius* (voir les graphiques de biomasse (Fig. 25 A)). D'un autre côté, les petits pélagiques qui ont un fort turn-over retrouveront l'ancien équilibre dans les premières années qui suivent l'arrêt de la mise en réserve. Ainsi, bien que les simulations du modèle affichent une augmentation des captures à la reprise de la pêche, ce gain ne durera pas indéfiniment et dépendra de l'espèce exploitée (graphiques des captures (Fig. 25 C)).

La comparaison des résultats de simulation des indicateurs de biomasse, de capture et de taille moyenne relatifs au scénario concernant la fermeture totale du golfe a montré que plusieurs couples d'espèces affichent les mêmes patrons. Après la mise en place d'AMPs, des réponses similaires ont été relevées pour les couples suivants : *Pagellus erythrinus*-*Diplodus annularis*, *Sardina aurita*-*Sardina pilchardus* et *Metapenaeus monoceros*-*Penaeus kerathurus*. Dans le modèle OSMOSE-GoG, ces couples d'espèces peuvent être considérés comme des « tropho-species » c'est-à-dire des espèces partageant les mêmes prédateurs et proies et occupant des positions similaires dans le réseau trophique. Cette similarité n'était pas visible avant la mise en place d'AMP étant donné que les couples d'espèces considérés ne subissent pas forcément le même taux de mortalité par pêche, ce qui influe sur leurs dynamiques respectives.

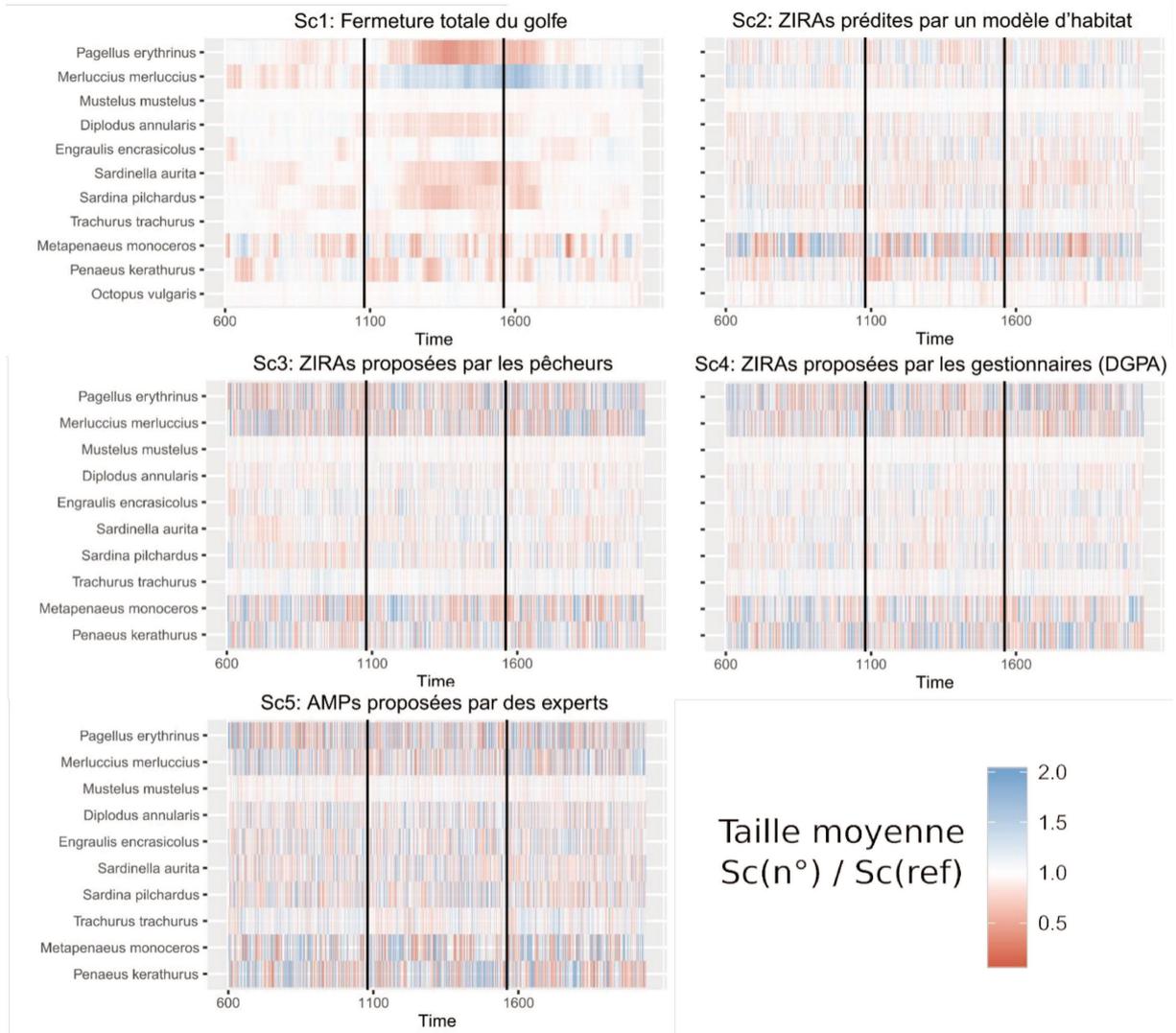
Graphique (A)



Graphique (B)



Graphique (C)



Graphique (D)

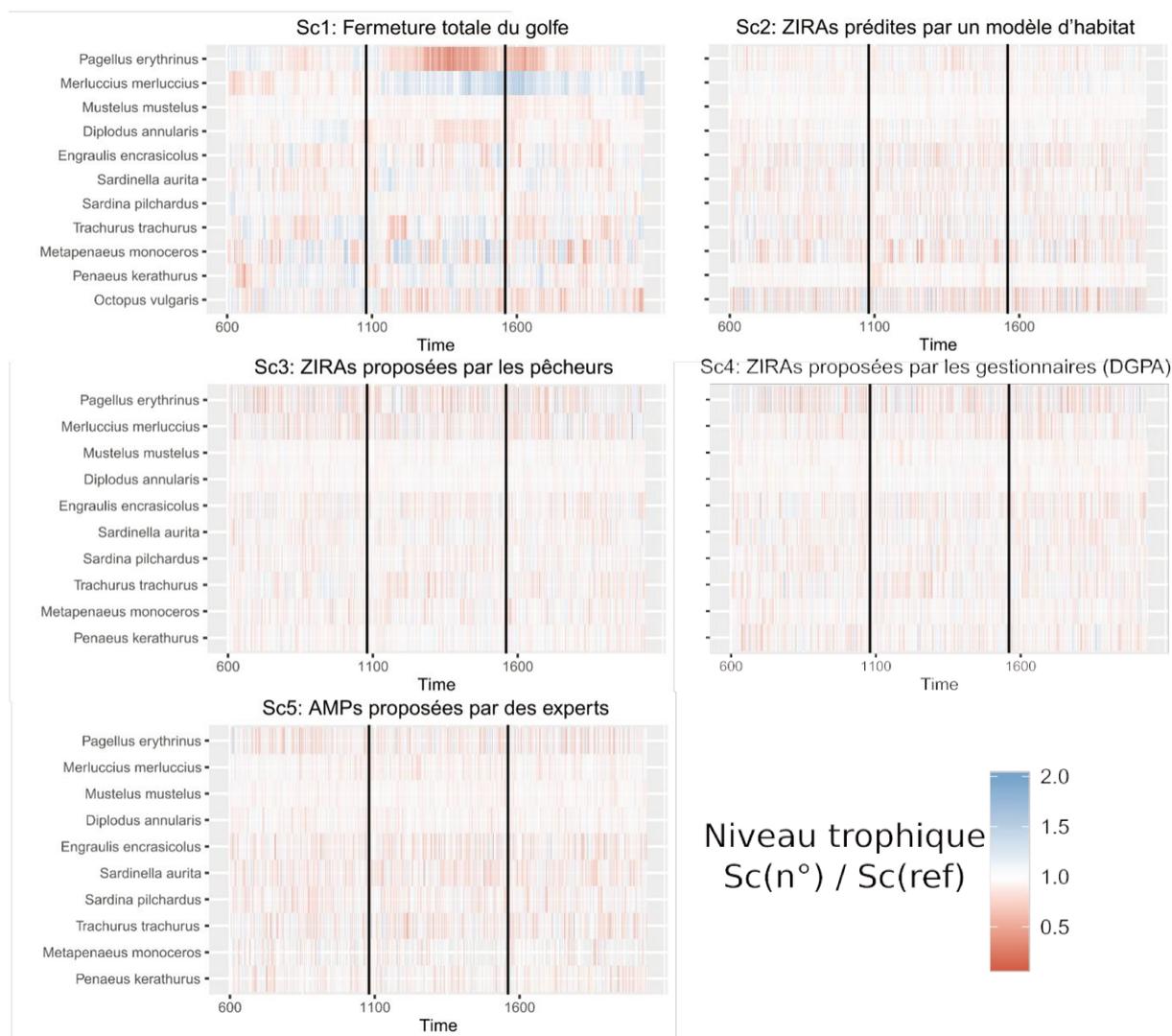


Figure 25: Résultats des indicateurs : biomasse (graphique A), captures totales (graphique B), taille moyenne (graphique C) et niveau trophique (graphique D) par espèce. Les résultats de chaque scénario sont comparés au scénario de référence. Chaque sous-figure est divisée en trois parties égales : avant AMP (à gauche), pendant AMP (milieu), après AMP (à droite).

A la différence de la figure 25 où les indicateurs sont mesurés à l'intérieur de chaque AMP, la figure 26 présente les résultats des indicateurs niveau trophique et taille moyenne des captures à l'échelle de tout le golfe de Gabès. Les simulations montrent que la mise en place d'une AMP entraîne une augmentation du niveau trophique pour toutes les espèces à l'exception de *Mustelus mustelus* et *Octopus*

vulgaris (Fig. 26). Toutefois, bien que cette augmentation soit marquée et perceptible, elle demeure très faible ($\pm 0,01$) pour qu'elle soit significative sur la plan écologique. Concernant la taille moyenne des captures, elle a augmenté pour certaines espèces comme *Pagellus erythrinus* et *Diplodus annularis* et ce, contrairement à la baisse de leurs tailles moyennes respectives (Fig. 25 C et Fig. 27). Cependant, les variations enregistrées sont de l'ordre du millimètre ce qui n'affecte pas la valeur économique des captures.

Niveau trophique moyen

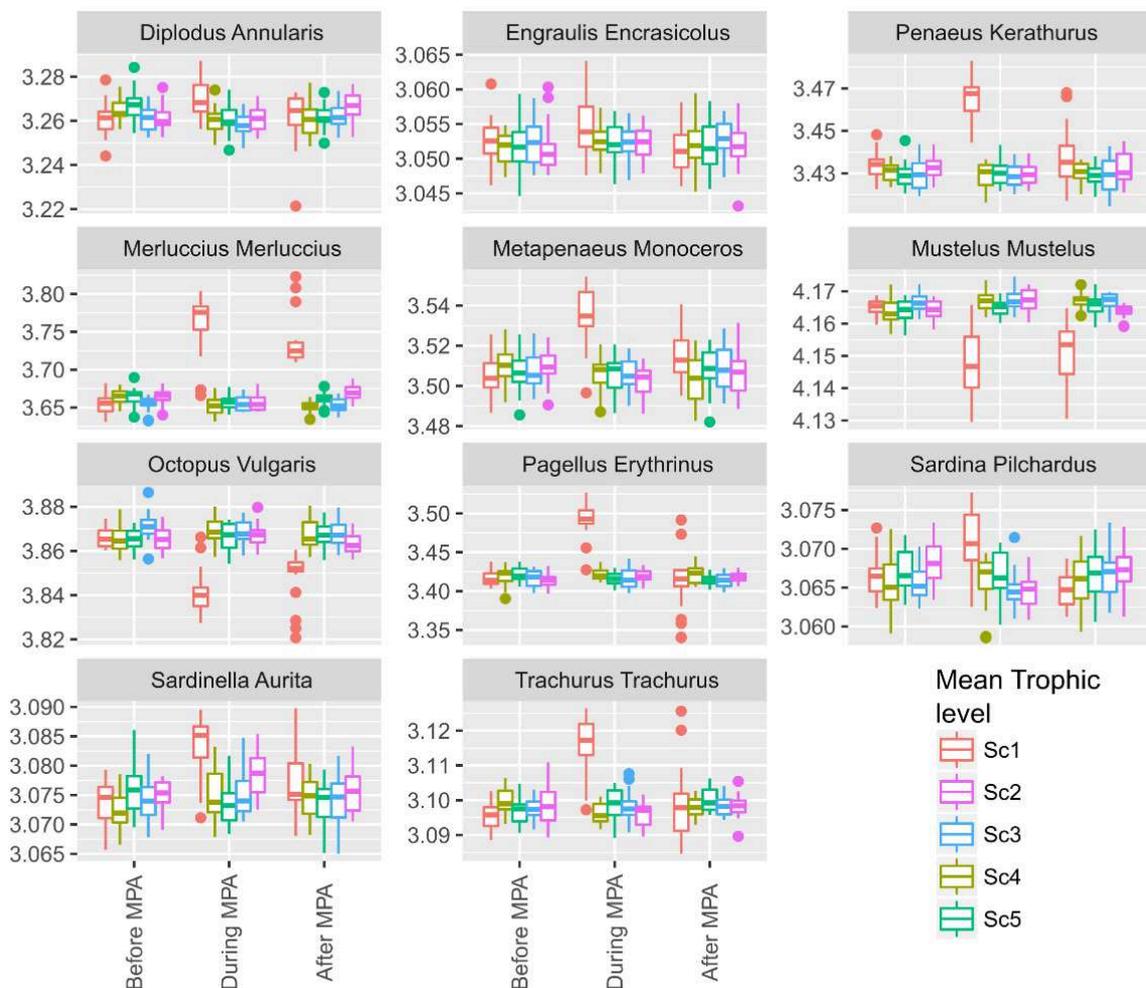


Figure 26 : Résultats de l'indicateur niveau trophique moyen, avant, pendant et après mise en place de l'AMP calculés à l'échelle de tout le golfe de Gabès.

Taille moyenne des captures

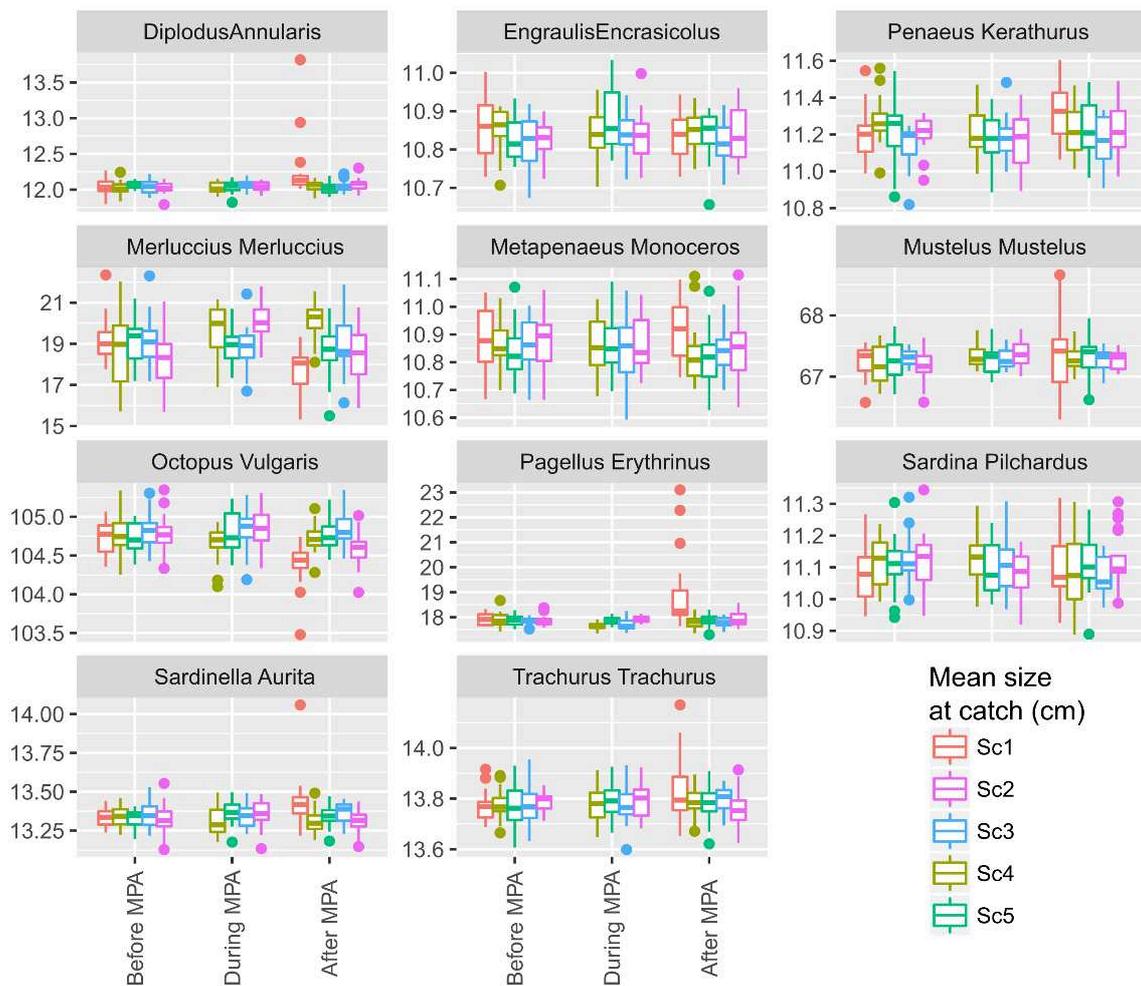


Figure 27 : Résultats de l'indicateur taille moyenne des captures par espèce, avant, pendant et après mise en place de l'AMP calculés à l'échelle de tout le golfe de Gabès.

4.4. Renseignements tirés de la simulation d'AMPs

La simulation de différents scénarios de mise en place d'AMPs a permis d'explorer les multiples réponses de l'écosystème, de comprendre le comportement du modèle et de tirer des renseignements par rapport à l'utilisation d'OSMOSE-GoG comme un outil d'aide à la décision dans la gestion spatiale des pêches.

Les résultats ont montré qu'en dehors du scénario Sc1 (fermeture totale du golfe de Gabès) et le scénario Sc2 (ZIRAs prédites par un modèle d'habitat), le modèle OSMOSE-GoG dans sa configuration actuelle n'est pas efficace pour relever les effets d'une AMP. Ce manque d'efficacité s'explique essentiellement par la configuration du

modèle et plus particulièrement par le choix des espèces. En effet, il est reconnu qu'avec des AMPs statiques, il est peu probable d'atteindre les objectifs de conservation lorsque les espèces concernées sont très mobiles ou qu'elles passent une grande partie de leurs cycles de vie à l'extérieur de la réserve. Dans OSMOSE-GoG, la plupart des espèces ont des aires de distribution plus larges que celles des AMPs modélisées et plusieurs occupent la totalité du golfe de Gabès à l'exemple des petits pélagiques. Ceci explique pourquoi le modèle n'a pas été apte à relever les effets des AMPs de petites tailles. Le modèle OSMOSE-GoG, dans sa version actuelle, nécessite donc quelques améliorations pour répondre à des questions de gestion spatiale. Pour que le modèle soit plus robuste, il faut apporter plus d'informations spatialisées à certains processus par exemple :

- Définir les zones de ponte et les habitats des juvéniles s'ils n'occupent pas les mêmes aires de distribution que les adultes,
- Renseigner dans le modèle les informations relatives aux migrations saisonnières des espèces,
- Affiner la résolution en espèces du compartiment benthos,
- Ajouter dans le modèle plus d'espèces qui sont inféodées à des habitats particuliers comme l'herbier de posidonie,
- Améliorer la résolution spatiale du modèle.

Malgré les limites d'OSMOSE-GoG à détecter les effets des AMPs à petite échelle, les résultats des simulations à l'échelle de tout le golfe sont explicites. Les renseignements tirés de la réponse des espèces peuvent être transposés à l'échelle des AMPs proposées par les gestionnaires. L'établissement d'une réserve marine avec une interdiction totale de la pêche, a permis de relever les tendances suivantes:

- Une baisse de la taille moyenne de chaque espèce mais une légère augmentation de la taille moyenne des captures.
- L'apparition d'un changement de régime (« regime shift ») à partir de 4 – 5 ans après la mise en place de l'AMP. Cette durée correspond au turnover des espèces qui ont une forte production.
- Après l'arrêt de la mise en réserve et la réouverture de la pêche, il y a un « effet AMP » qui peut persister dans le temps mais il dépend de la longévité de

l'espèce considérée. Par conséquent, les espèces ayant un cycle de vie court retrouveront très rapidement un nouvel équilibre.

- Des modifications dans le fonctionnement du réseau trophique: étant donné que toutes les espèces ne sont pas exploitées au même niveau, elles ne sont pas susceptibles d'avoir la même réponse suite à un arrêt total de la pêche. C'est un résultat assez trivial mais parfois non intuitif d'où l'intérêt de la modélisation des AMPs.
- Certaines limites dans l'utilisation de l'indicateur niveau trophique: la réponse de cet indicateur face à des perturbations subies par l'écosystème (e.g. arrêt et/ou réouverture de la pêche) est significative mais assez faible. Il n'est donc pas très adapté pour réaliser le suivi in situ d'une AMP (l'erreur de mesure est beaucoup plus importante).

5. Evaluer l'impact de la pêche dans le Golfe de Gabès : quels indicateurs choisir ?

Actuellement, il est largement reconnu que les activités humaines et en particulier la pêche affectent les écosystèmes marins en modifiant leurs structures, fonctionnement et dynamique. Il est donc nécessaire de concevoir des indicateurs pour simplifier et quantifier la complexité de l'écosystème et également communiquer aux gestionnaires et au grand public.

L'élaboration et l'évaluation des indicateurs constituent le point focal de la gestion des pêcheries (Browman et Stergiou, 2004) et de la prise de décision. Par conséquent, l'utilisation d'indices écologiques est indispensable pour décrire les interactions complexes entre la pêche et les écosystèmes marins et pour soutenir la mise en place de l'approche écosystémique de la gestion des pêches (Pennino et al., 2011). Ainsi, il est primordial de choisir les indicateurs les plus appropriés pour répondre à des questions écologiques ou des objectifs stratégiques de gestion bien définis. Ce choix est tributaire de la réponse des indicateurs à des forçages divers et de leur capacité à refléter l'état de l'écosystème. Dans ce contexte, les modèles écosystémiques sont des outils judicieux pour tester et évaluer les performances d'indicateurs potentiels et identifier des points de références (FAO , 2008). L'identification et l'évaluation des indicateurs demandent une variété d'approches

telles que les analyses empiriques, l'opinion d'experts ou encore les simulations basées sur des modèles pour caractériser la réponse de l'écosystème (Boldt et al., 2014).

Dans cette section, une application du modèle OSMOSE-GoG a permis d'étudier la capacité d'un ensemble d'indicateurs à mettre en évidence les effets de la pêche sur l'écosystème. L'objectif de cette étude est d'identifier un ensemble d'indicateurs pertinents à l'échelle de l'écosystème du golfe de Gabès qui pourraient être utilisés pour aider les gestionnaires à détecter les changements induits par la pêche. Ce travail a été réalisé en collaboration avec d'autres chercheurs dans le cadre du groupe de travail IndiSeas (« Indicators for the Seas » <http://www.indiseas.org/>).

5.1. Choix des indicateurs

D'après (Hayes et al., 2012), il existe plusieurs définitions des indicateurs écologiques dans la littérature scientifique, mais elles s'accordent toutes sur deux propriétés principales :

- « Les indicateurs représentent des composants ou des processus de l'écosystème qui peuvent être mesurés afin de nous informer sur les impacts des activités humaines sur la santé ou la durabilité du système. »
- « Les indicateurs réduisent la complexité du monde réel en un petit ensemble de caractéristiques clés utiles à des fins de gestion et de communication. »

Etant donné la complexité des écosystèmes marins, un seul indicateur ne serait pas adéquat pour évaluer les effets de la pêche sur différentes échelles d'organisation de l'écosystème. Dans la littérature, il y a un accord général sur l'intérêt d'utiliser un ensemble d'indicateurs pour une meilleure compréhension des impacts de diverses pressions sur le fonctionnement de l'écosystème (Fulton et al., 2005; Greenstreet et al., 2012). Plusieurs types d'indicateurs (taille, abondance, niveaux trophiques, biomasse et production) ont été sélectionnés à partir des sorties du modèle OSMOSE-GoG pour analyser la réponse de l'écosystème face à la pression de pêche (Tableau 6). Le but est d'étudier la performance des indicateurs à travers l'analyse de leur sensibilité à la pêche, c'est-à-dire leur capacité de varier d'une façon significative sous la pression de la pêche.

Tableau 6 : Liste des indicateurs évalués par OSMOSE-GoG.

Indicateur	Description	Détails
Taille moyenne	$\bar{L} = \frac{\sum_i L_i}{N}$ <p>L : longueur totale en cm, N : abondance i : individu</p>	Calculé par rapport à toutes les espèces de la communauté
LFI (Large Fish Indicator)	<p>Le LFI est un indicateur basé sur la taille. Il mesure la proportion en poids des poissons ayant une taille supérieure à un seuil donné (Greenstreet et al., 2011). La proportion des grands poissons au seuil 40 cm (LFI_{40cm}) est calculée comme suit :</p> $LFI_{40cm} = \frac{W_{>40cm}}{W_{Total}}$ <p>$W_{>40cm}$: le poids des poissons ayant une taille supérieure à 40 cm dans l'échantillon et W_{Total} : le poids total des poissons dans l'échantillon.</p>	Calculé par groupe d'espèce (espèces démersales*, espèces suivies**, toutes les espèces) et par gamme de taille (20, 30 et 40 cm).
Niveau trophique des captures	$TL_{catch} = \frac{\sum_s TL_s \times Y_s}{\sum_s Y_s}$ <p>TL_{catch} : niveau trophique des captures TL_s : niveau trophique de l'espèce s Y_s : les captures de l'espèce s</p>	Calculés par espèce
Abondance	N_s : abondance de l'espèce s	
Biomasse	B_s : Biomasse de l'espèce s	
Captures	Y_s : Captures de l'espèce s	

*Les espèces démersales (Penaeus kerathurus, Metapenaeus monoceros, Octopus vulgaris, Mustelus mustelus)

**Les espèces « suivies » sont celles échantillonnées par les chercheurs dans le cadre de leurs suivis réguliers du stock ou dans le cadre de campagnes halieutiques (Trachurus trachurus, Sardina pilchardus, Sardina aurita, Engraulis encrasicolus, Diplodus annularis, Merluccius meluccius, Pagellus erythrinus).

5.2. Plan de simulation

La première étape du plan de simulation est l'estimation du paramètre F_{MSY} pour les espèces exploitées du modèle OSMOSE-GoG. La courbe des captures en fonction

de la mortalité par pêche a été reconstruite pour chaque espèce en simulant une augmentation de la mortalité par pêche F de 0 jusqu'à $F_{collapse}$ (correspondant à $B = 10\%B_0$ avec B : biomasse et B_0 : biomasse de l'espèce en question lorsque $F = 0$) (Fig. 28). Lors de la simulation du F_{MSY} d'une espèce donnée, les mortalités par pêche des autres espèces ont été maintenues à leurs F actuelles respectives.

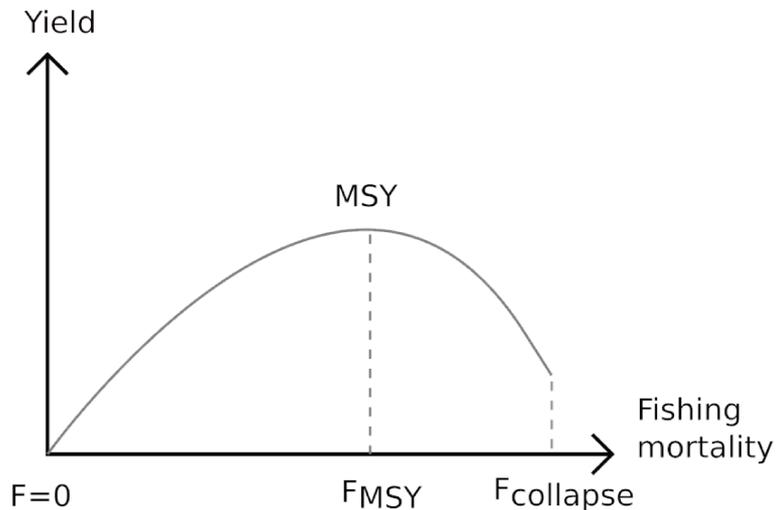


Figure 28 : Simulation de la courbe des captures en fonction de la mortalité par pêche F pour estimer la valeur F_{MSY} des différentes espèces du modèle OSMOSE-GoG.

L'étape suivante consiste à évaluer la performance des indicateurs par l'étude de leur sensibilité à la pression de pêche sous trois scénarios de stratégies de pêche. Pour chaque scénario un multiplicateur de F_{MSY} (λ) est appliqué à un groupe d'espèces cibles alors que les autres espèces restent exploitées à leur niveau de mortalité par pêche actuelle F_{curr} . Afin de simuler une variation de l'effort de pêche, 20 valeurs de λ (multiplicateur de F_{MSY}) ont été appliquées avec des intervalles irréguliers :

$\lambda \in \{0 ; 0,2 ; 0,4 ; 0,6 ; 0,8 ; 1 ; 1,2 ; 1,4 ; 1,6 ; 1,8 ; 2 ; 2,2 ; 2,4 ; 2,6 ; 3 ; 3,4 ; 3,8 ; 4,2 ; 4,6 ; 5\}$

Ainsi, $F_{groupe\ cible} = \lambda \times F_{MSY}$ la mortalité par pêche F est exprimée en année⁻¹.

Les stratégies de pêche choisies dans ces simulations sont les suivantes :

- Stratégie bas niveaux trophiques : la pêche cible les poissons fourrage qui s'alimentent essentiellement sur les compartiments planctoniques
- Stratégie hauts niveaux trophiques : la pêche cible les espèces prédatrices

- Stratégie indifférenciée : la pêche cible toutes les espèces du modèle.

Pendant les simulations, tous les indicateurs sont calculés par valeur de λ et par stratégie de pêche. Etant donné la stochasticité du modèle OSMOSE, 20 réplicas pour chaque λ ont été simulés et moyennés. Pour garantir que le modèle soit à l'équilibre, OSMOSE-GoG a été exécuté sur 70 ans de simulation. La moyenne de chaque indicateur est calculée par la suite sur la base des 10 dernières années de simulation.

5.3. Analyse de la performance des indicateurs

Plusieurs indicateurs ont été simulés pour étudier leurs réponses à une augmentation progressive de la pression de pêche et évaluer leurs performances respectives. Les 54 indicateurs avaient des réponses différentes en fonction de la stratégie de pêche et l'espèce cible. Ces différences résident essentiellement dans l'amplitude de la réponse, la présence d'une tendance (positive ou négative) et la linéarité de cette réponse. En raison de la différence des unités, les données en sortie des simulations ont été centrées et réduites pour faciliter la comparaison des indicateurs. Comme le montre la figure 29, les réponses des indicateurs sont très diversifiées. Afin de les comparer objectivement, trois paradigmes définissant les propriétés d'un bon indicateur ont été spécifiés :



Figure 29 : Réponse de l'ensemble des indicateurs simulés par OSMOSE-GoG en fonction du multiplicateur de F_{MSY} et pour chaque stratégie de pêche. Les valeurs de tous les indicateurs ont été centrées et réduites pour faciliter la comparaison.

1^{er} Paradigme : La valeur d'un indicateur diminue avec l'augmentation de la pression de pêche.

L'intérêt de ce paradigme est de faciliter l'interprétation des indicateurs par les gestionnaires notamment lorsqu'ils sont amenés à en utiliser plusieurs à la fois pour évaluer l'état de santé de l'écosystème. La baisse d'un indicateur suite à une augmentation de l'effort de pêche est un résultat assez intuitif. Pour déterminer la direction d'évolution de l'indicateur, nous avons appliqué une régression linéaire simple expliquant la réponse des indicateurs en fonction du multiplicateur du F_{MSY} ($Y = ax + b$) et calculé la valeur de la pente a pour chaque modèle. Par conséquent, lorsque le coefficient $a < 0$, la tendance générale est négative ce qui signifie que l'indicateur diminue avec l'augmentation de la pression de pêche.

La figure (30 A) affiche la valeur du coefficient a du modèle relatif à chaque indicateur. La direction d'évolution d'un indicateur peut varier en fonction de la stratégie de pêche. Par exemple, les indicateurs de biomasse ou de captures des petits pélagiques (*Sardina pilchardus*, *Sardinella aurita* et *Engraulis encrasicolus*) diminuent lorsque la stratégie de pêche cible uniquement les bas niveaux trophiques, par contre cette tendance s'inverse avec l'application d'une stratégie de pêche qui cible les hauts niveaux trophiques. Cette réponse s'explique par les effets de la cascade trophique. La forte pression de pêche subie par les prédateurs provoque une diminution de la mortalité par prédation de leurs proies. A contrario, le requin *Mustelus mustelus*, garde toujours la même réponse (tendance négative) face à l'augmentation de la pression de pêche quelle que soit la stratégie de pêche. Ceci s'explique par le fait que les top prédateurs peuvent être directement affectés par la pêche et/ou indirectement par la diminution de leurs proies à cause de l'application d'une stratégie bas niveaux trophiques. Globalement, la plupart des indicateurs sont performants (particulièrement les indicateurs trophiques), lorsque la stratégie de pêche cible toutes les espèces exploitées. Cependant, à l'exception des indicateurs de tailles, les autres indicateurs ne sont pas appropriés à évaluer l'état de l'écosystème lorsqu'il y a des changements dans la stratégie de pêche.

2^{ème} paradigme : Un indicateur répond d'une manière linéaire à l'augmentation de la pression de pêche.

Afin d'étudier la linéarité de la réponse des indicateurs, le pouvoir explicatif de la régression a été estimé en calculant le coefficient R^2 des modèles de régression linéaire simple de chaque indicateur. Dans notre cas, le R^2 est égal au carré du coefficient de corrélation linéaire de Pearson. Ce coefficient permet d'évaluer la qualité de la régression et il varie entre 0 et 1. Un R^2 égal à 0 signifie que la droite de régression linéaire n'apporte aucune information pour expliquer la réponse de l'indicateur. Un R^2 égal à 1, signifie que la droite de régression linéaire explique à 100% la réponse de l'indicateur. Par conséquent, un bon indicateur doit avoir un R^2 élevé.

La figure (30, B) affiche le coefficient de détermination R^2 de la régression linéaire relatif à chaque modèle. Sur le graphique, la valeur $R^2 = 0,8$ a été définie comme seuil pour déterminer les indicateurs ayant une réponse linéaire. La présence d'une tendance claire dans la réponse des indicateurs dépend également de la stratégie de pêche. Par exemple, les indicateurs de niveau trophique sont plus performants lorsqu'une stratégie hauts niveaux trophiques est appliquée. Notons qu'en général, la réponse des indicateurs est plus linéaire lorsque la stratégie de pêche ne cible pas un seul niveau trophique en particulier (stratégie indifférenciée). A la différence des indicateurs d'abondance, de capture et de biomasse, les indicateurs de niveaux trophiques affichent les mêmes patrons quelle que soit l'espèce à travers les stratégies de pêche.

3^{ème} paradigme : La réponse d'un indicateur doit être homogène quelle que soit la stratégie de pêche.

Le but de ce 3^{ème} paradigme est d'identifier les indicateurs ayant des réponses analogues à travers les trois stratégies de pêche. L'objectif est de simplifier le suivi de l'impact de la pêche sur l'écosystème pour les gestionnaires afin qu'ils ne soient pas contraints de changer d'indicateurs après un éventuel changement de la politique de pêche ou de groupe d'espèces exploitées. Pour cela, le coefficient de corrélation de Pearson a été calculé entre les trois stratégies de pêche, deux à deux (Fig. 30, C).

L'analyse des résultats montre qu'il n'y a pas beaucoup d'indicateurs ayant une réponse homogène à travers les différentes stratégies de pêche. Les réponses des indicateurs de biomasse des espèces sujettes à la cascade trophique (i.e. les petits pélagiques) présentent une forte corrélation négative entre la stratégie hauts et bas

niveaux trophiques. D'un autre côté, les indicateurs de taille présentent la réponse la plus homogène par rapport aux autres types d'indicateurs. Les deux stratégies de pêche ayant les impacts les plus similaires sur l'écosystème sont la stratégie indifférenciée et la stratégie hauts niveaux trophiques. En effet, plus de 35% des indicateurs affichent une corrélation supérieure à 0,8 entre ces deux stratégies. En ce qui concerne les deux stratégies hauts et les bas niveaux trophiques, seulement 24% des indicateurs présentent une corrélation supérieure à 0,8.

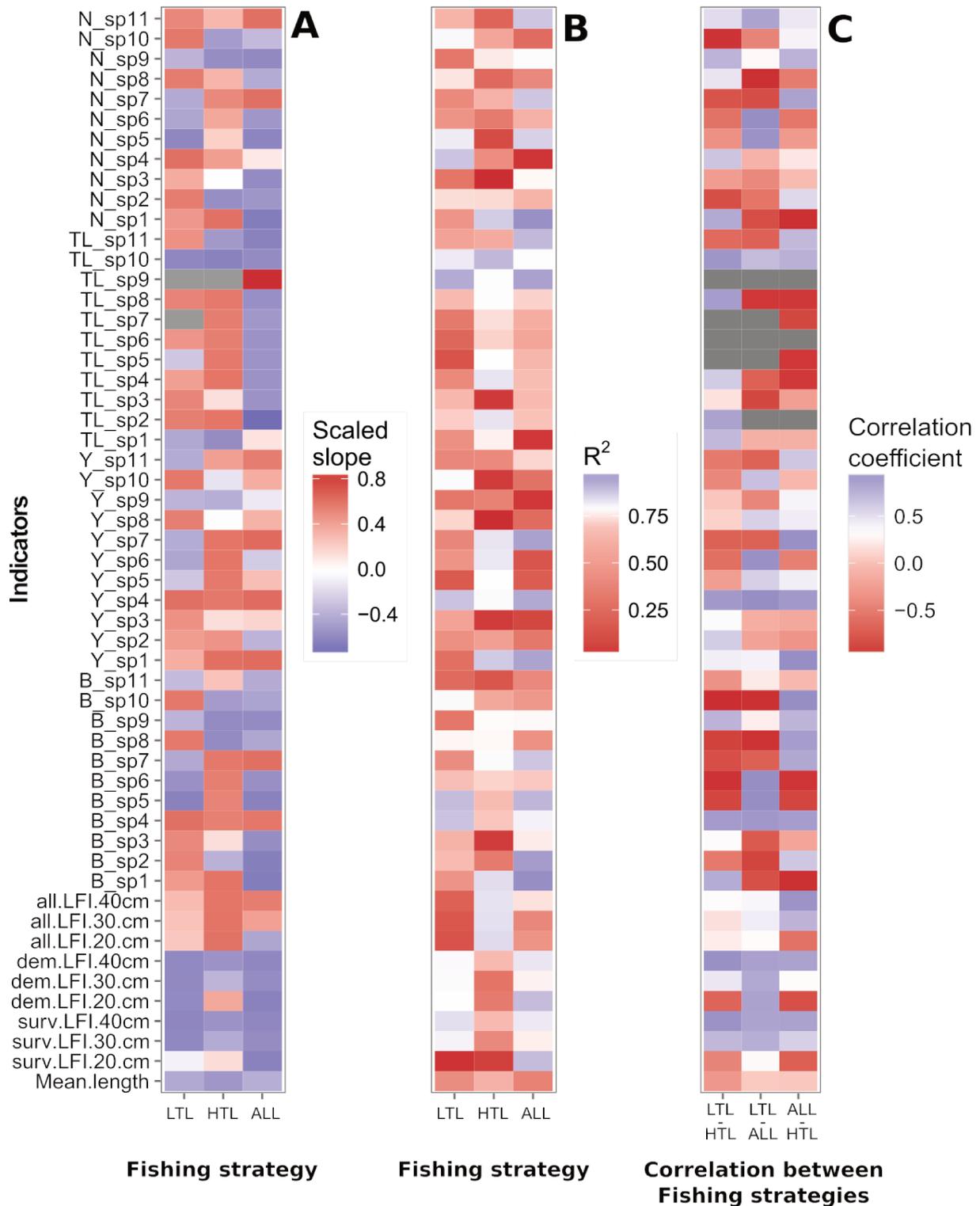


Figure 30 : Réponses des indicateurs par stratégie de pêche par rapport à chaque paradigme : la direction de la réponse (graphique « A »), la linéarité de la réponse (graphique « B ») et la conformité de la réponse entre les différentes stratégies de pêche (graphique « C »). Dans les zones grisées, l'indicateur n'a pas été calculé du fait que pour certaines simulations, il arrive qu'une espèce ne se maintienne plus dans l'écosystème à cause d'une forte augmentation de la mortalité par pêche.

5.4. Quel indicateur pour le golfe de Gabès ?

Le choix du meilleur indicateur pour la gestion de la pêche dans le golfe de Gabès consiste à identifier l'indicateur qui répond le plus aux trois paradigmes. L'analyse des résultats a montré que globalement, les indicateurs basés sur la taille sont les plus appropriés à évaluer l'impact de la pêche sur l'écosystème, toutes stratégies confondues (Fig. 31). Bien que les performances de tous les indicateurs par rapport à la direction et la linéarité de la réponse soient assez proches, les indicateurs basés sur les tailles sont les plus robustes quand il s'agit de changer de stratégie de pêche (Fig. 30 C). L'analyse en détail des résultats relatifs aux indicateurs basés sur la taille (Fig. 30) a montré que les deux indicateurs dem.LFI.40cm et surv.LFI.40cm qui dérivent du LFI (Large Fish Indicator) sont les plus adéquats dans le contexte du golfe de Gabès :

- dem.LFI.40cm qui correspond à la proportion en poids des espèces démersales dont la taille dépasse 40 cm.
- surv.LFI.40cm qui correspond à la proportion en poids des espèces qui font l'objet d'un suivi scientifique et dont la taille dépasse 40 cm.

La performance des indicateurs a été évaluée sur la base du modèle OSMOSE-GoG développé pour le golfe de Gabès, les résultats de simulation ne sont donc pas forcément transposables à d'autres écosystèmes. Un écosystème d'upwelling dépendant des conditions de l'environnement et contrôlé par la variation du recrutement exige d'autres types d'indicateurs pour évaluer l'impact de la pêche. Par contre, pour des écosystèmes semblables, ayant un plateau continental développé, il est plus probable que les indicateurs aient des réponses similaires à celles observées dans le golfe de Gabès.

Dans cette étude, les indicateurs ont été évalués sur la base de leurs sensibilités à la pêche mais il existe d'autres caractéristiques à prospector pour compléter cette analyse. Parmi les attributs à explorer nous pouvons citer :

- La spécificité, c'est-à-dire à quel point un indicateur est capable de répondre en premier lieu à la pression de pêche en cas de présence d'autres forçages (e.g. l'environnement)
- La réactivité, c'est-à-dire la rapidité de la réponse d'un indicateur à la pêche.

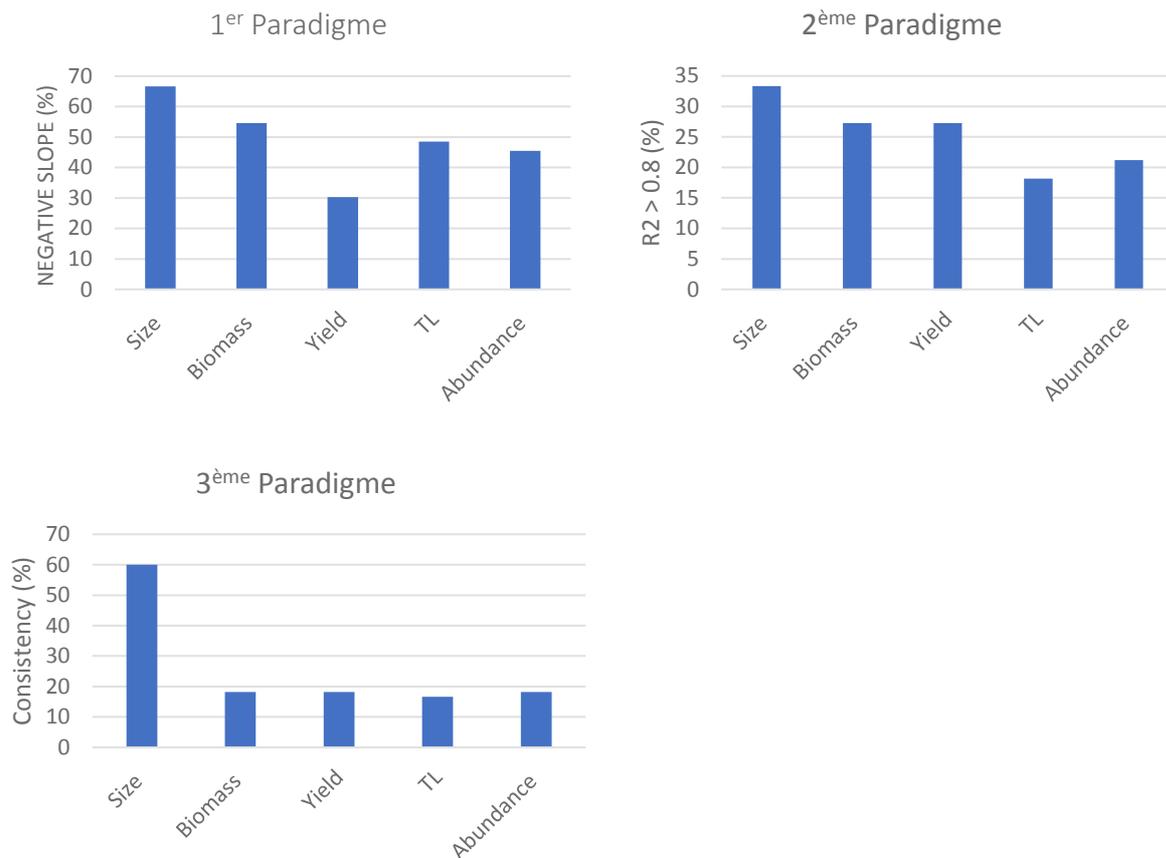


Figure 31 : Pourcentage des différents types d'indicateurs (taille, biomasse, captures, niveau trophique et abondance) qui correspondent aux critères des trois paradigmes : la direction de la réponse, la linéarité de la réponse et la conformité de la réponse entre les différentes stratégies de pêche.

6. Conclusion

Dans ce chapitre, nous avons présenté le principe de la modélisation end-to-end, les étapes de la mise en place du modèle OSMOSE dans le golfe de Gabès, ainsi que des applications pratiques de ce modèle dans une optique d'aide à la gestion.

Le développement d'un modèle end-to-end dans le plateau continental du golfe de Gabès a permis d'intégrer différentes sources d'information à partir d'études physiques, biogéochimiques et biologiques pour caractériser la dynamique de l'écosystème. Malgré la complexité des interactions trophiques dans le milieu marin, cette approche s'est avérée appropriée pour représenter le réseau trophique d'une façon réaliste. En se basant sur l'hypothèse de la prédation opportuniste, le modèle OSMOSE-GoG forcé par le modèle biogéochimique Eco3M-Med a rendu possible l'émergence d'une structure trophique en accord avec nos connaissances sur

l'écosystème du golfe de Gabès. Par ailleurs, la comparaison d'OSMOSE-GoG avec Ecopath-GoG (Hattab et al., 2013a) a montré une convergence totale entre les deux modèles malgré le fait qu'ils soient basés sur des hypothèses différentes et construits à partir de deux ensembles de données indépendants.

Après une validation à différents niveaux hiérarchiques, à l'échelle de l'individu, de la population et de la communauté, le modèle OSMOSE-GoG a été utilisé pour répondre à des problématiques de gestion de la pêche dans un contexte écosystémique. La simulation de différents scénarios de mise en place d'Aires Marines Protégées a permis de mieux comprendre l'effet de l'interdiction de la pêche sur la structure et le fonctionnement de l'écosystème. Ces simulations ont aussi relevé certaines limites du modèle OSMOSE-GoG dans sa configuration actuelle à répondre à des questions de gestion spatialisées à petite échelle.

Nous avons également utilisé OSMOSE-GoG pour étudier la sensibilité d'un ensemble d'indicateurs à la pression de pêche au cours d'une collaboration avec d'autres chercheurs dans le cadre du projet IndiSeas. Dans cette étude, nous avons défini un ensemble de règles pour évaluer la performance de plusieurs indicateurs et identifier ceux qui répondent le mieux à la pression de la pêche. Suite à la simulation de différents niveaux d'effort et de différentes stratégies de pêche, les indicateurs dérivés du LFI (Large Fish Indicator) se sont révélés les plus adéquats pour réaliser le suivi de l'impact de la pêche dans le golfe de Gabès.

Au final, le modèle OSMOSE-GoG est un outil approprié tant sur le plan théorique que pratique pour comprendre le fonctionnement de l'écosystème et répondre aux questionnements des gestionnaires. Toutefois, cette première version n'est pas complètement aboutie, il est toujours possible de l'améliorer en apportant plus d'informations sur la dynamique des espèces modélisées.

Chapitre 4

Analyse des effets de la pêche entre différents écosystèmes marins Méditerranéens : le modèle EcoTroph

1. Introduction

EcoTroph est un modèle plus récent qui exploite les sorties d'autres modèles trophiques, à l'exemple d'Ecopath with Ecosim, afin de représenter la structure de l'écosystème sous forme de spectres trophiques et évaluer l'impact de la pêche à travers la simulation de plusieurs niveaux d'exploitation (Gascuel, 2005; Gascuel et al., 2011; Gascuel et Pauly, 2009). Dans sa représentation de l'écosystème, EcoTroph s'appuie sur un ensemble d'équations de flux pour modéliser la distribution de plusieurs paramètres tels que la biomasse, les captures, la production ou la mortalité par pêche en fonction du niveau trophique. A la différence de la pyramide écologique d'Elton, (1927), où la biomasse de tous les compartiments de l'écosystème est contenue dans des niveaux trophiques entiers, EcoTroph est basé sur des niveaux trophiques fractionnés. Ce choix se justifie par le fait que la plupart des organismes marins sont omnivores (Odum et al., 1975). L'intérêt de cette approche réside dans sa capacité de prendre en considération tout le spectre trophique et de fournir une représentation simplifiée de tout l'écosystème.

En faisant abstraction de la notion d'espèce, le modèle EcoTroph permet d'explorer le fonctionnement de l'écosystème en le modélisant comme un flux de biomasse transitant des bas vers les hauts niveaux trophiques (Gasche et Gascuel, 2013). Cette propriété permet également de faciliter la mise en place d'approches comparatives entre écosystèmes qui n'ont pas forcément la même structure trophique. En raison de leur sensibilité aux changements qui peuvent affecter la structure de l'écosystème, les spectres trophiques sont aptes à analyser des effets potentiels de la pêche par niveau trophique (Gasche et al., 2012). D'après (Rombouts et al., 2013), les spectres trophiques pourraient devenir des indicateurs écosystémiques en raison de leur capacité à considérer des paramètres comme la biomasse ou les captures sur

plusieurs niveaux trophiques simultanément. En étant complémentaire à d'autres modèles écosystémiques à l'exemple d'Ecopath with Ecosim ou OSMOSE (Gasche et Gascuel, 2013), EcoTroph est un outil de simulation approprié pour représenter l'écosystème d'une façon simplifiée et tester différents scénarios de pression de pêche. Dans ce chapitre, le modèle EcoTroph a été appliqué à plusieurs écosystèmes Méditerranéens pour explorer de manière théorique leurs réponses à différents niveaux de pression de pêche.

A la fois la plus grande et la plus profonde mer semi-fermée dans le monde, la mer Méditerranée est considérée aujourd'hui comme un point chaud de biodiversité en dépit de son oligotrophie (Bianchi et Morri, 2000; Coll et al., 2010; Tortonese, 1985). Toutefois, les pressions anthropiques se font de plus en plus ressentir et plus particulièrement celles relatives à l'exploitation des ressources marines (Coll et al., 2012). La mer Méditerranée connaît aujourd'hui un large éventail d'impacts humains (surpêche, pollution, dégradation des habitats, changement climatiques, etc.) dont plusieurs sont susceptibles d'interagir d'une manière imprévue (Coll et al., 2012; Libralato et al., 2008). La présence de gradients Est – Ouest et Nord – Sud des facteurs physiques, écologiques et socio-économiques fait que la mer Méditerranée peut être considérée comme un modèle de l'océan mondial (Coll et Libralato, 2012).

C'est dans ce contexte que plusieurs modèles écosystémiques (Ecopath with Ecosim) ont été développés pour les principales pêcheries de la Méditerranée dans l'objectif d'étudier la structure et le fonctionnement de chaque écosystème. En dehors du golfe de Gabès, la plupart de ces modèles ont été construits pour les écosystèmes du Nord et Nord – Ouest de la Méditerranée (e.g. Mer Catalane et Mer Adriatique). Afin de mieux comprendre les impacts de la pêche à différents niveaux d'exploitation, une approche comparative a été mise en place avec l'outil EcoTroph entre cinq écosystèmes Méditerranéens exploités en se basant sur leurs modèles Ecopath sous-jacents. Nous avons comparé leurs structures et explorer les effets de plusieurs niveaux d'exploitation à travers l'analyse des spectres trophiques de chaque écosystème.

2. Construction des modèles EcoTroph dans les différents écosystèmes Méditerranéens

2.1. Les modèles Ecopath déjà existants

Dans cette étude, cinq écosystèmes méditerranéens ont été choisis : le golfe de Gabès, le sud de la mer Catalane, le nord et le centre de la mer Adriatique, la mer Ionienne et le nord de la mer Égée, en se référant à leurs modèles Ecopath respectifs (Coll et al., 2007, 2006; Hattab et al., 2013a; Piroddi et al., 2011; Tsagarakis et al., 2010) (Fig. 32). Le choix de ces écosystèmes est justifié par la disponibilité de leurs modèles respectifs.

A l'exception du modèle Ecopath de la mer Ionienne composé de 19 groupes fonctionnels, les autres modèles possèdent des structures similaires (≈ 40 groupes fonctionnels) (Tableau 7). Bien qu'il soit structurellement différent, le modèle de la mer Ionienne a été inclus dans notre analyse afin de visualiser comment les simulations d'EcoTroph sont affectées par la structure du modèle Ecopath sous-jacent. Les sorties des modèles Ecopath ont été utilisées comme des données d'entrée pour construire les spectres trophiques de biomasse, de captures et de mortalité par pêche en fonction du niveau trophique pour chaque écosystème. Ce travail nous a permis également de nouer des collaborations avec des chercheurs méditerranéens dans le cadre d'un réseau de recherche.

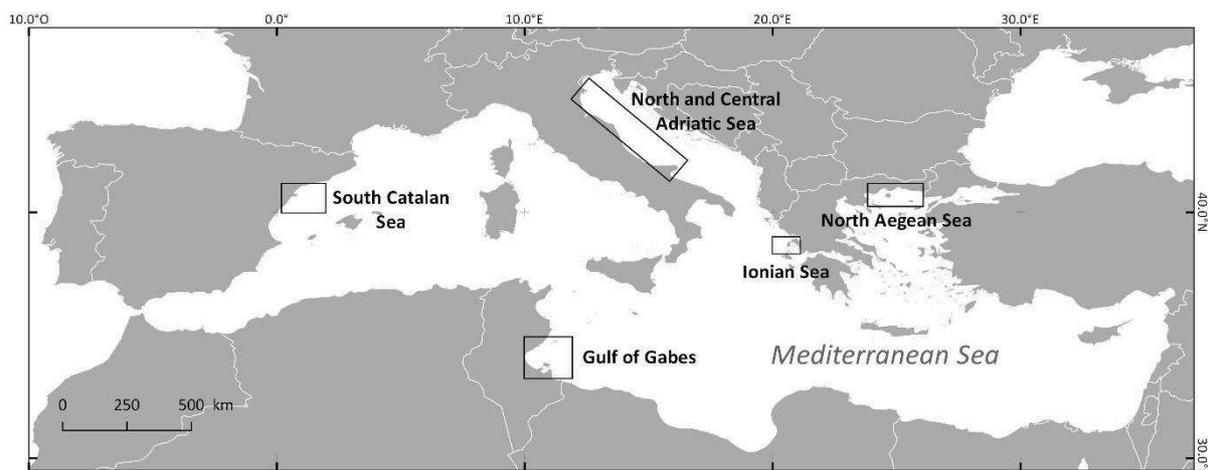


Figure 32 : Localisation géographique des cinq modèles Ecopath des écosystèmes étudiés.

Tableau 7: Détails clés des modèles Ecopath développés dans chaque écosystème.

	Golfe de Gabès	Sud de la mer Catalane	Nord et centre de la mer Adriatique	Nord de la mer Egée	Mer Ionienne
Période du modèle (année)	2000-2005	1994	Années 1990	Milieu des années 2000	2007
Nombre de groupes fonctionnels	41	40	40	40	19
TST (Total System Throughput)	3799	1657	3844	1976	2266
Biomasse totale (sans les détritux) (t km ⁻² yr ⁻¹)	73,75	58,99	130,3	33,04	44,3
Production nette du système (t km ⁻² yr ⁻¹)	746,20	59,52	728,76	265,99	161,6
Niveau trophique moyen des captures	3,44	3,12	3,07	3,47	3,10
Captures totales (t km ⁻² yr ⁻¹)	1,72	5,36	2,44	2,35	1,10

2.2. Le principe du modèle EcoTroph

Le modèle EcoTroph est basé sur le fait que les biomasses dans l'écosystème sont distribuées d'une manière continue en fonction du niveau trophique (Gascuel, 2005; Gascuel et al., 2009). La biomasse de la production primaire générée par l'activité photosynthétique et le recyclage des détritux par la boucle microbienne s'introduit dans l'écosystème au niveau trophique 1. Entre les niveaux trophiques 1 et 2, en général, il n'y a pas de biomasse. Le niveau trophique 2 est occupé par consommateurs primaires représentés par les espèces détritivores, suspensivores et herbivores. A partir du niveau trophique 2 (i.e. espèces omnivores et carnivores), la biomasse est distribuée tout au long d'un continuum de niveaux trophiques (Fig. 33). La variabilité du régime alimentaire des différents consommateurs devrait conduire à ce que toutes les fractions des niveaux trophiques soient occupées (Gascuel et Pauly, 2009). La représentation graphique de la distribution de la biomasse exprimée en fonction des niveaux trophiques constitue le spectre trophique de biomasse.

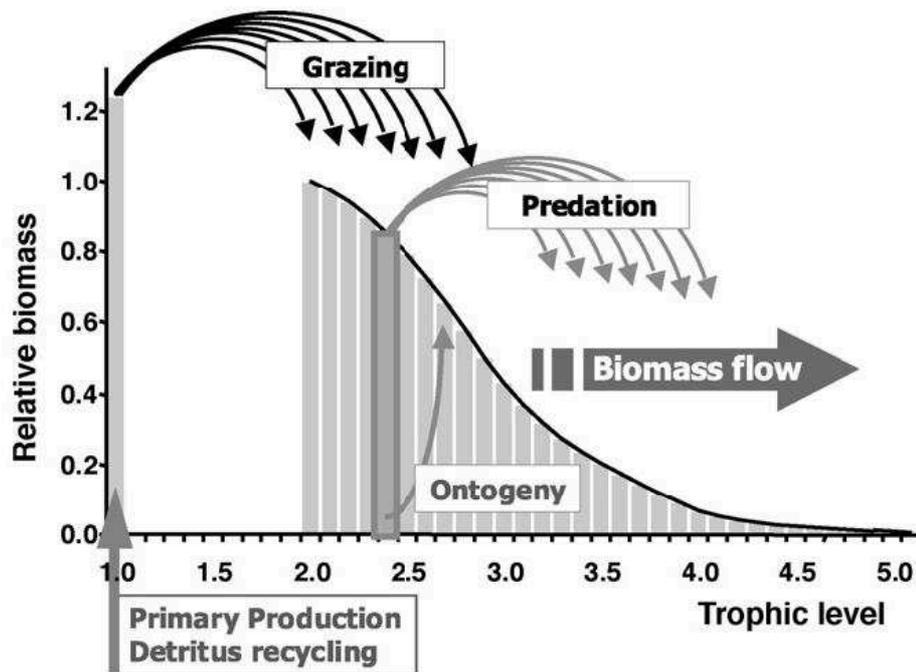


Figure 33 : Diagramme du fonctionnement de l'écosystème : la distribution théorique de la biomasse par niveau trophique et les processus du transfert trophique. (Gascuel et Pauly, 2009).

Une approximation discrète de la distribution continue des biomasses est appliquée dans le modèle EcoTroph pour des raisons de simplification mathématique. Cette simplification consiste à travailler avec de petites classes trophiques, chacune ayant une largeur conventionnelle de $\Delta_{\tau} = 0,1 \times TL$ avec TL : niveau trophique (« Trophic Level »).

Une autre caractéristique principale du modèle EcoTroph repose sur le fait que le fonctionnement trophique des écosystèmes marins peut être modélisé comme un flux continu de biomasse. Ce flux transite dans le réseau des bas vers les hauts niveaux trophiques par la prédation et les processus de développement ontogénique. Chaque particule organique se déplace plus ou moins rapidement dans le réseau suivant des processus continus (e.g. des changements ontogéniques) ou par des sauts abrupts suite à la prédation. L'ensemble de toutes les particules considérées conjointement constitue le flux de biomasse (Gascuel et al., 2008). Ce flux est caractérisé par deux variables : i/ la biomasse du flux qui se rapporte à la quantité de biomasse transitant dans le réseau trophique (exprimé en $t \text{ année}^{-1}$) et ii/ la vitesse du flux (appelé aussi la cinétique du flux) qui quantifie la vélocité du transfert de la

biomasse au sein du réseau trophique (exprimée en TL année⁻¹, c'est-à-dire le nombre de niveaux trophiques traversés par an).

A l'état d'équilibre, la biomasse présente dans un niveau trophique donné peut être calculée par les équations classiques de la dynamique des flux :

Eq (5)

$$B_{\tau} = \frac{\Phi_{\tau}}{K_{\tau}} \times \Delta_{\tau}$$

Avec, B_{τ} la biomasse présente dans la classe trophique $[\tau, \tau + \Delta_{\tau}]$, Φ_{τ} le flux moyen de biomasse transitant à travers la classe trophique $[\tau, \tau + \Delta_{\tau}]$ et K_{τ} la vitesse moyenne du flux transitant à travers la classe trophique $[\tau, \tau + \Delta_{\tau}]$, Δ_{τ} la plus petite classe trophique ($\Delta_{\tau} = 0,1 \times TL$).

L'intensité du flux de biomasse n'est pas conservée et diminue en fonction du niveau trophique à cause des pertes naturelles qui se produisent durant les transferts trophiques (e.g. mortalités naturelles, respiration, excrétion) et des prélèvements par la pêche. Le flux de biomasse s'exprime comme suit :

Eq (5)

$$\Phi_{(\tau+\Delta_{\tau})} = \Phi_{\tau} \times \exp[-(\mu_{\tau} + \varphi_{\tau}) \times \Delta_{\tau}]$$

Avec, Φ_{τ} le flux moyen de biomasse transitant à travers la classe trophique $[\tau, \tau + \Delta_{\tau}]$, μ_{τ} le taux de la perte naturelle du flux de biomasse, φ_{τ} le taux de perte par pêche du flux de biomasse et Δ_{τ} la plus petite classe trophique ($\Delta_{\tau} = 0,1 \times TL$). Le terme $\exp(-\mu_{\tau})$ définit l'efficacité de transfert (ET) entre les niveaux trophiques. Dans la plupart des écosystèmes marins la valeur de ET est égale à 0,1 (Pauly et al., 1995).

La vitesse du flux de biomasse K_{τ} dépend du turnover de la biomasse, quant au paramètre $1/K_{\tau}$ il correspond à l'espérance de vie moyenne d'un organisme au sein de la classe trophique $[\tau, \tau + \Delta_{\tau}]$ (Gascuel et al., 2008). La vitesse de flux dépend également de la mortalité par pêche et de la mortalité naturelle (elle aussi tributaire de l'abondance des prédateurs).

Dans EcoTroph, le paramètre K_{τ} est exprimé en utilisant une procédure à deux étapes. A l'état actuel d'exploitation (appelé aussi état de référence) et sous l'hypothèse d'équilibre, la relation (Allen, 1971) est appliquée : $(P/B = M + F)$. Pour un niveau

trophique donné, la vitesse de flux $K_{cur,\tau}$ est calculée comme suit : $K_{cur,\tau} = (P/B)_\tau$. L'estimation du ratio $(P/B)_\tau$ est dérivée à partir du modèle Ecopath sous-jacent. Concernant la vitesse du flux lors de la simulation de différents niveaux d'exploitation, elle se calcule à partir de $K_{cur,\tau}$ en utilisant l'équation du contrôle top-down :

Eq (7)

$$K_\tau = [K_{cur,\tau} - F_{cur,\tau}] \cdot \left[1 + \alpha_\tau \cdot \frac{B_{pred}^\gamma - B_{pred,cur}^\gamma}{B_{pred,cur}^\gamma} \right] + F_\tau$$

Avec :

- K_τ et $K_{cur,\tau}$ les vitesses du flux au niveau trophique τ respectivement à n'importe quel état de l'écosystème et à l'état de référence,
- F_τ et $F_{cur,\tau}$ les mortalités par pêche respectivement à n'importe quel état de l'écosystème et à l'état de référence,
- B_{pred} et $B_{pred,cur}$ la biomasse des prédateurs des groupes trophiques $TL_{\tau+1}$ respectivement à n'importe quel état de l'écosystème et à l'état de référence,
- α_τ détermine la proportion de la mortalité naturelle au niveau trophique TL_τ qui dépend de la biomasse des prédateurs (α_τ varie entre 0 et 1),
- γ un paramètre de forme variant entre 0 et 1 définissant la relation fonctionnelle entre une proie et ses prédateurs. Une valeur élevée de γ ($\gamma = 1$) signifie que l'abondance des prédateurs a un effet linéaire sur la vitesse du flux alors qu'une valeur faible de γ reflète des effets non linéaires à cause de la compétition entre prédateurs.

L'équation (7) permet de prendre en considération les effets indirects de la pêche dans les simulations d'EcoTroph. En réduisant l'espérance de vie des espèces ciblées, la pêche contribue à l'accélération des flux dans l'écosystème. Cette équation introduit également un contrôle top-down dans le modèle dont l'intensité est définie par le coefficient α .

Le modèle EcoTroph est capable de prendre en compte le fait que le flux de biomasse introduit au niveau trophique 1 est en partie issu du recyclage des détrit. L'hypothèse qui en découle est que ce processus dépend (au moins en partie) de la biomasse totale de l'écosystème. De ce fait, ce processus introduit un effet de

rétroaction sur la production primaire, appelé « biomass-input control » (ou contrôle de la biomasse d'entrée) exprimé comme suit :

Eq (8)

$$\Phi_1 = (1 - \beta) \cdot \Phi_{cur,1} + \beta \cdot \Phi_{cur,1} \cdot \frac{B_{tot}}{B_{tot,cur}}$$

Avec :

- Φ_1 le flux de biomasse au niveau trophique 1,
- β le coefficient de contrôle de la biomasse d'entrée,
- $\Phi_{cur,1}$ la biomasse au niveau trophique 1 (à l'état de référence),
- B_{tot} et $B_{tot,cur}$ la biomasse totale de l'écosystème respectivement à n'importe quel état de l'écosystème et à l'état de référence.

Par conséquent, lorsque $\beta = 0$ toute la production secondaire de l'écosystème provient de la production primaire tandis que le recyclage des détritux est insignifiant. Une valeur de β qui s'approche de 1 signifie que la part de la biomasse recyclée est importante dans l'écosystème et/ou le recrutement contribue d'une façon notable dans la biomasse d'entrée.

Dans la version 1.6 d'EcoTroph, la biomasse est divisée en deux compartiments : biomasse accessible et biomasse inaccessible à la pêche. Les équations (5), (6) et (7) sont appliquées avec différents paramètres, une fois à la biomasse totale B_τ et une autre fois seulement à la biomasse accessible B_τ^* . Ce choix s'explique par le fait que les groupes trophiques exploités et non exploités n'ont pas la même cinétique de flux (Gascuel et al., 2011). Ceci est en particulier le cas des bas niveaux trophiques et des niveaux trophiques intermédiaires qui ont un taux de turnover relativement élevé. Par exemple, la vitesse de flux K_τ est plus élevée pour *Squilla mantis* (un crustacé benthique) que pour les thonidés. Finalement, les captures par classe trophique sont dérivées des équations précédentes (voir (Gascuel et al., 2011) pour les démonstrations) et elles s'expriment comme suit :

Eq (9)

$$Y_\tau = \varphi_\tau \times \Phi_\tau \times \Delta_\tau \text{ ou } Y_\tau = F_\tau \times B_\tau$$

Avec :

- F_τ la mortalité par pêche annuelle (année⁻¹) définie comme le ratio Y_τ/B_τ et égal à $\varphi_\tau \times K_\tau$
- B_τ la biomasse présente dans la classe trophique $[\tau, \tau + \Delta_\tau]$
- φ_τ le taux de perte par pêche du flux de biomasse
- Φ_τ le flux moyen de biomasse transitant à travers la classe trophique $[\tau, \tau + \Delta_\tau]$
- Δ_τ la plus petite classe trophique ($\Delta_\tau = 0.1TL$)

2.3. Paramétrisation des modèles EcoTroph

Les paramètres suivants sont les entrées du modèle EcoTroph: niveau trophique moyen (TL_i), biomasse (B_i), captures (Y_i) et production (P_i). Ces paramètres ont été définis pour chaque groupe fonctionnel en se basant sur les sorties du modèle Ecopath sous-jacent. La routine « ET-Transpose » du package R EcoTroph (version 1.6) (Colléter et al., 2013) a été utilisée pour transformer les données d'Ecopath des cinq écosystèmes et les convertir en classes trophiques. Cette routine permet d'afficher les spectres trophiques représentant les distributions de la biomasse ($B_{cur,\tau}$), la production ($P_{cur,\tau}$) et les captures ($Y_{cur,\tau}$) à travers les niveaux trophiques.

Des paramètres additionnels relatifs à l'état de référence sont dérivés à partir de ces spectres trophiques : la cinétique du flux ($K_{cur,\tau} = P_{cur,\tau}/B_{cur,\tau}$), la mortalité par pêche ($F_{cur,\tau} = Y_{cur,\tau}/B_{cur,\tau}$), le taux de perte par pêche ($\varphi_{cur,\tau} = Y_{cur,\tau}/P_{cur,\tau}$) et le taux des pertes naturelles ($\mu_{cur,\tau}$) dérivé à partir de l'équation (2). Les paramètres de mortalité par pêche et le taux de perte par pêche illustrent les motifs actuels d'exploitation de chaque écosystème en résumant la pression de pêche le long du spectre trophique.

Pour tous les groupes fonctionnels d'Ecopath, les distributions de biomasse, de production ou de captures sont supposées suivre des courbes log-normales. Ces courbes sont définies par la moyenne du niveau trophique du groupe fonctionnel et/ou l'espèce en question (TL_i) et par un écart-type σ_τ (une mesure de la variabilité des niveaux trophiques au sein d'un groupe fonctionnel). La valeur de σ_τ est conventionnellement définie selon un modèle empirique (voir (Gascuel et al., 2009) pour plus de détails). Le spectre trophique est ainsi la courbe obtenue après l'addition des biomasses ou des productions ou des captures de tous les groupes fonctionnels. Concernant les paramètres relatifs au contrôle top-down (α et γ) et le coefficient de

contrôle de la biomasse d'entrée (β), nous avons utilisé les valeurs par défaut pour les cinq écosystèmes. Afin de faciliter les simulations de différents niveaux de pressions de pêche, ces paramètres ont été supposés constants à travers le spectre trophique.

2.4. Simulation de différents niveaux d'effort de pêche

Le modèle EcoTroph a été utilisé pour simuler différents niveaux d'effort de pêche dans chaque écosystème. Ces simulations ont été réalisées en modifiant la mortalité par pêche et en supposant que le taux de pertes naturelles μ_τ , ainsi que les coefficients α , β et γ restent inchangés. Les différentes simulations ont été exécutées à l'aide de la routine « ET-Diagnosis » du package EcoTroph sous l'environnement R (Colléter et al., 2013). Cette routine simule les mêmes changements de F sur tous les niveaux trophiques en utilisant des multiplicateurs de mortalité par pêche (mE) dont la gamme de valeurs varie de 0 à 5. Un mE égal à 0 représente un écosystème non-exploité, un mE entre 0 et 1 correspond à une diminution de la mortalité par pêche par rapport à l'état de référence et une valeur de mE supérieure à 1 signifie une augmentation de la mortalité par pêche par rapport à l'état de référence.

Pour chaque valeur de multiplicateur de mortalité par pêche mE, la routine d'EcoTroph calcule successivement la nouvelle mortalité par pêche simulée ($F_\tau = mE \cdot F_{cur,\tau}$), les taux de perte par pêche ($\varphi_\tau = F_\tau \cdot K_\tau$), le flux de biomasse au niveau trophique 1 (Φ_1) et à travers les niveaux trophique (Φ_τ), la cinétique (K_τ), la biomasse (B_τ) et les captures (Y_τ) à partir des équations (8), (6), (7), (5) et (9) respectivement. Etant donné que certains paramètres sont indépendants (B_τ et K_τ d'un côté et B_τ et Φ_τ d'un autre côté) le système doit être résolu d'une façon itérative en commençant par les valeurs de référence de $K_{cur,\tau}$ et $\Phi_{cur,1}$ pour une mortalité par pêche donnée F_τ , ensuite B_τ .

Une analyse de sensibilité a été effectuée sur une large gamme de (α et β). L'objectif de cette analyse est de tester la réponse de chaque modèle à ces paramètres de contrôle à différents niveaux d'effort de pêche et de caractériser le fonctionnement de chaque écosystème à travers une approche comparative. Les coefficients α et β ont été testés individuellement tandis que tous les autres paramètres sont restés constants. Pour α des valeurs entre 0 et 1 par incrément de 0,1 ont été testées et pour

β les valeurs testées se trouvent dans un intervalle entre 0 et 0,3 par incrément de 0,05 (les valeurs supérieures à 0,3 sont très peu susceptibles d'être trouvées dans les écosystèmes marins (Gasche et al., 2012)).

3. Comparaison des résultats des simulations des modèles EcoTroph

3.1. Réponse des écosystèmes méditerranéens à l'état de référence

3.1.1. Spectres trophiques des biomasses et des captures

Les densités moyennes de biomasse les plus élevées ont été observées dans l'écosystème du golfe de Gabès suivi par le sud de la mer Catalane et le nord et la mer Adriatique. Ce résultat peut s'expliquer par la forte productivité des plateaux continentaux (le golfe de Gabès et la mer Adriatique) et plus généralement par les patterns de la production primaire en Méditerranée caractérisés par un gradient croissant du Sud-Est au Nord-Ouest (Bosc et al., 2004). Pour les cinq écosystèmes, les espèces au voisinage du niveau trophique 3,0 représentent la plus grande part des biomasses et des captures totales (Fig. 34). Ceci est dû au fait que les petits pélagiques suivis des invertébrés benthiques sont les groupes les plus ciblés par la pêche en mer Méditerranée (Palomera et al., 2007; Papaconstantinou et Farrugio, 2000).

Dans les cinq écosystèmes, une importante diminution des biomasses des bas vers les hauts niveaux trophiques est enregistrée. La présence de deux pics au niveau de tous les spectres trophiques de biomasse est notable sauf pour le spectre de la mer Catalane (un seul pic). Un premier pic aux niveaux trophiques 2 – 2,3 correspond aux mesozooplancton, mollusques et autres invertébrés benthiques. Un second pic aux alentours des niveaux trophiques 2,6 – 3,3 est relatif aux petits pélagiques comme la sardine *Sardina pilchardus* et l'anchois *Engraulis encrasicolus*. Ceci pourrait s'expliquer par le faible nombre des groupes fonctionnels autour du niveau trophique 2,5 dans tous les modèles Ecopath. Quant à la variabilité observée dans la position des pics, elle est due au fait que des groupes similaires peuvent avoir des niveaux trophiques légèrement différents en fonction de l'écosystème. Par exemple, dans le modèle de la mer Egée le niveau trophique du mesozooplancton est de 2,3 alors que dans de la mer Catalane il est égal à 2,05.

Cette étude a montré également que le mer Méditerranée est affectée par l'épuisement des hauts niveaux trophiques, ce fait est visible dans les spectres trophiques de biomasse des cinq écosystèmes étudiés. Ce résultat est particulièrement marquant dans le sens qu'il est inhabituel en comparaison avec d'autres écosystèmes marins où la biomasse des prédateurs (niveau trophique > 4,0) est relativement plus importante à l'exemple du Sud du Benguela (Gasche et al., 2012), l'écosystème Guinéen (Gascuel et al., 2011) ou encore la mer Celtique et le golfe de Gascogne (Lassalle et al., 2012). Les résultats de cette étude reflètent ce qui se passe actuellement dans la mer Méditerranée, à savoir l'épuisement des espèces de poissons de grande taille (Lotze et al., 2011; Maynou et al., 2011) et dans un deuxième lieu des mammifères marins.

Les spectres trophiques des captures des écosystèmes étudiés ont des allures similaires à l'exception de celui du sud de la mer Catalane dont le pic au niveau trophique 2,9 est particulièrement important. Ce pic illustre clairement la prédominance des petits pélagiques et des poissons démersaux juvéniles dans la pêche catalane (Fig. 34). Les décalages observés entre les pics des cinq écosystèmes sont liés à des différences dans la valeur des niveaux trophiques des espèces fourrages.

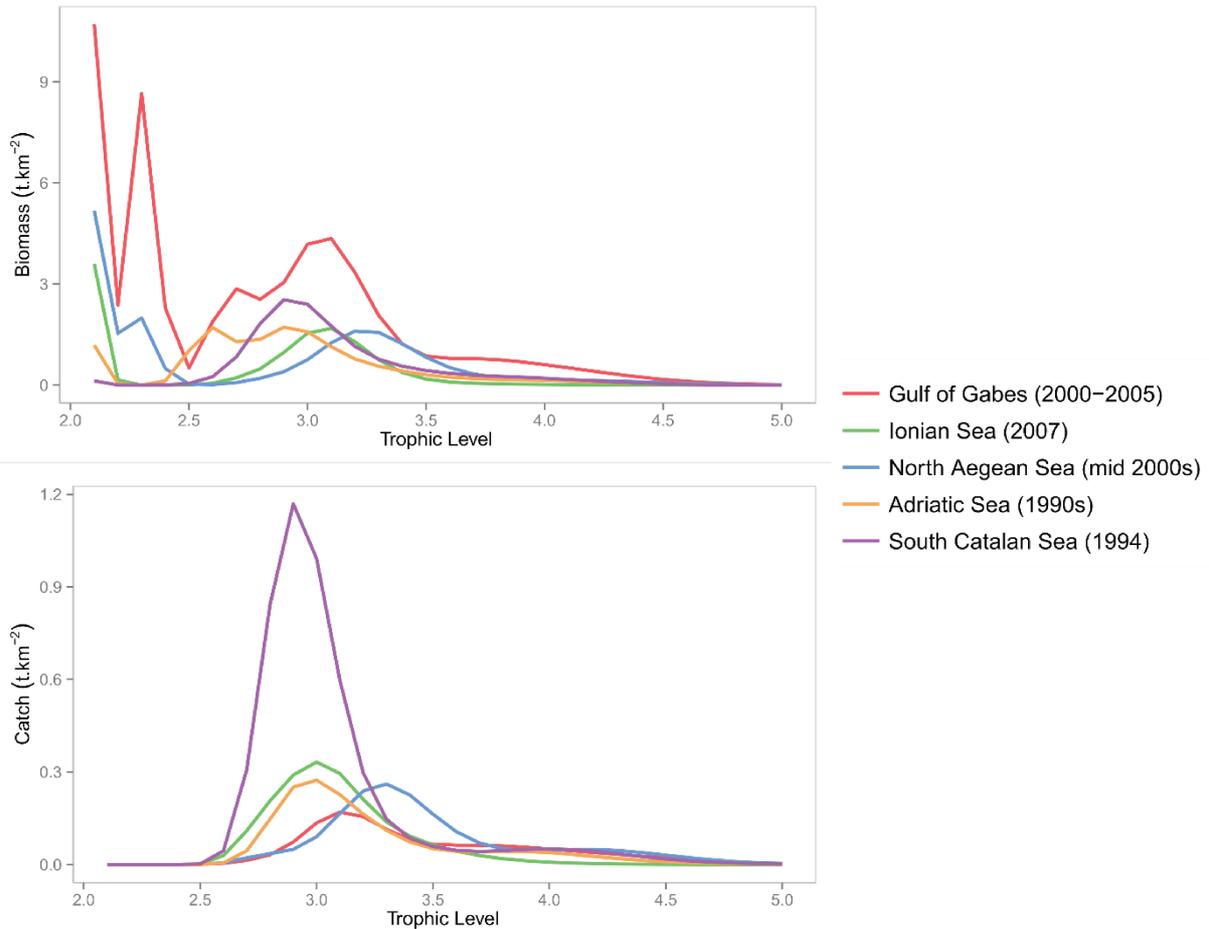


Figure 34 : Spectres trophiques de biomasse (en haut) et des captures (en bas) des cinq écosystèmes Méditerranéens étudiés. Les niveaux trophiques 1 et 2 n'ont pas été affichés pour améliorer la représentation graphique des spectres trophiques.

3.1.2. Spectres trophiques de la mortalité par pêche et du taux de perte par pêche

Les spectres de mortalité par pêche montrent les niveaux trophiques les plus ciblés par la pêche. L'analyse des différents spectres révèle que les organismes de haut niveau trophique (TL > 3,5) sont les plus ciblés par les pêcheurs. La mortalité par pêche de ces organismes est en général supérieure à 0,2 année⁻¹ et peut dépasser 0,5 année⁻¹ dans la mer Ionienne à cause de la forte exploitation du merlu. En ce qui concerne les niveaux trophiques intermédiaires (entre 3,0 et 3,5), les valeurs moyennes de F sont comprises entre 0,1 et 0,2 année⁻¹ à l'exception du sud de la mer Catalane. Notons également que la forte exploitation des bas niveaux trophiques (entre 2,5 et 3,0) concerne les écosystèmes dépourvus de plateau continental à savoir la mer Ionienne, le nord de mer Egée et le sud de la mer Catalane.

Le taux de perte par pêche (φ_{τ}) mesure la proportion de la production capturée chaque année. Comme les impacts de la pêche dépendent de la productivité de l'espèce cible, ce paramètre est plus approprié à identifier les niveaux trophiques les plus affectés par la pression de pêche que le paramètre F. Par conséquent, les spectres trophiques des taux de perte par pêche sont plus aptes à refléter les effets de l'exploitation à l'échelle de tout l'écosystème. La figure 35 montre que les prédateurs au sommet du réseau trophique de tous les sites d'étude sont les plus affectés par la pression de pêche. En effet, plus que 40% de la production des espèces ayant un niveau trophique supérieur à 4 est prélevée de l'écosystème. Ces espèces correspondent généralement aux poissons démersaux et aux grands poissons pélagiques. Ces résultats concordent avec des études précédentes réalisées en et en dehors de la mer Méditerranée (Coll et al., 2008; Gasche et al., 2012; Gascuel et Pauly, 2009). En revanche, l'estimation de cette proportion est inférieure à 10% pour les petits pélagiques. Ceci suggère qu'actuellement pour la plupart des écosystèmes méditerranéens, ce compartiment est beaucoup moins affecté par l'exploitation. Le sud de la mer Catalane demeure une exception étant donné que le taux de perte par pêche pour les petits pélagiques est égal à $0,3 \text{ année}^{-1}$.

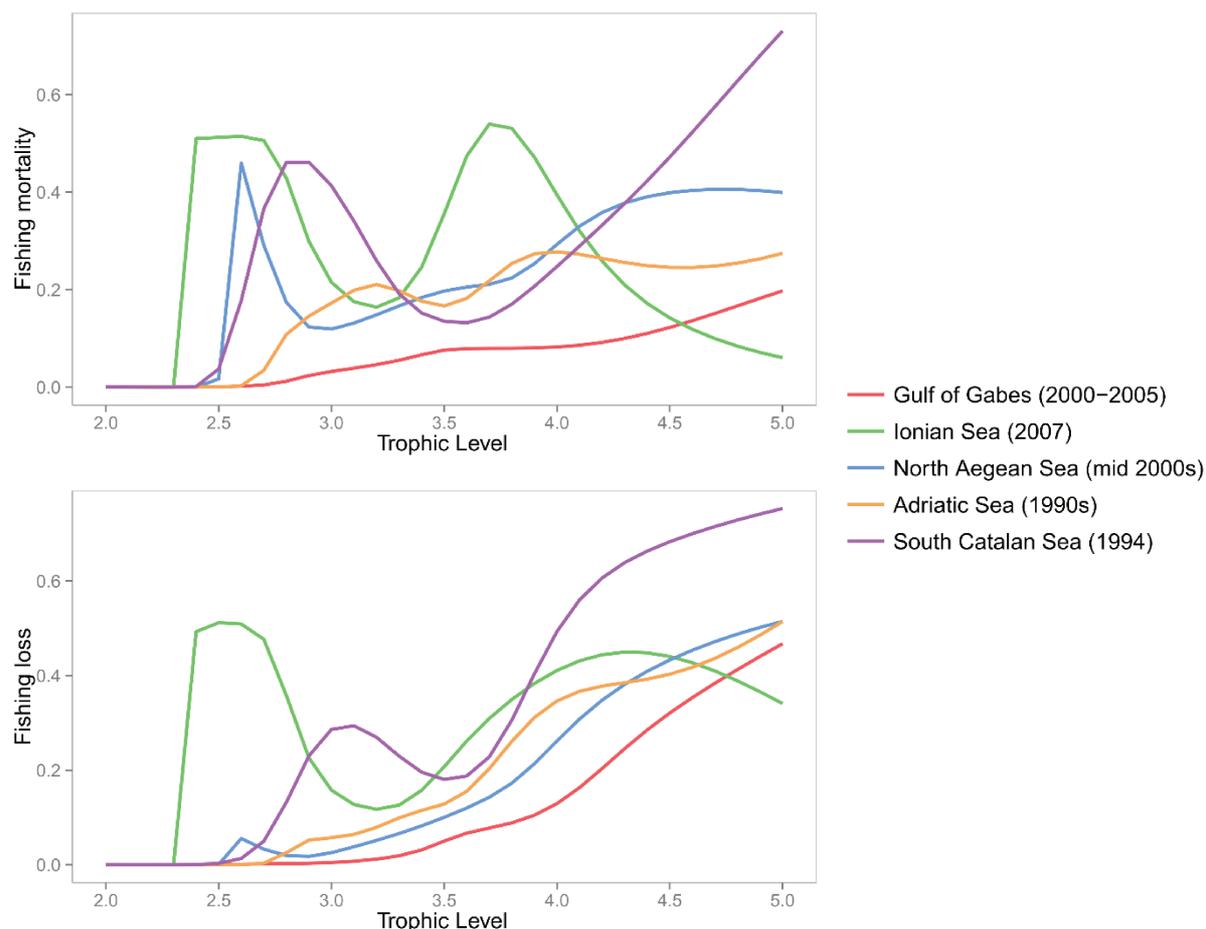


Figure 35 : Spectres trophiques de la mortalité par pêche (haut) et du taux de perte par pêche (bas) des cinq écosystèmes Méditerranéens étudiés.

3.2. Réponses des écosystèmes méditerranéens à différents niveaux d'exploitation

3.2.1. Impacts de la pression de pêche sur les spectres trophiques de biomasse

La simulation de différents niveaux d'exploitation est un moyen pour évaluer la sensibilité de l'écosystème à la pression de pêche. La modification du multiplicateur de la mortalité par pêche (mE) a conduit à des changements dans la forme des spectres trophiques de biomasse (Fig. 36). Dans cette analyse, le golfe de Gabès et la mer Adriatique semblent être moins affectés par la variation de la mortalité par pêche que le sud de la mer Catalane et la mer Ionienne (Fig. 36). Les différences observées entre les écosystèmes sont dues au fait que chaque réponse est tributaire de la

structure du réseau trophique et de la stratégie de pêche. Par ailleurs, à l'échelle du même écosystème, tous les niveaux trophiques n'affichent pas la même sensibilité à la variation de la pression de pêche. Par exemple, la biomasse des petits pélagiques du sud de la mer Catalane ou de la mer Ionienne est particulièrement sensible à l'effort de pêche déployé. Cette sensibilité pourrait s'expliquer par la nature des pêcheries opérant dans ces écosystèmes ciblant principalement les petits pélagiques et par le fait que ces écosystèmes sont très exploités (Coll et Libralato, 2012; Libralato et al., 2008). D'un autre côté, les biomasses des niveaux trophiques inférieurs (entre 2,0 et 2,5) dans tous les écosystèmes ne varient presque pas étant donné que la plupart des espèces qui se situent dans cette partie du spectre ne sont pas exploitées et du fait que leur forte productivité pourrait compenser les éventuels effets de la pêche.

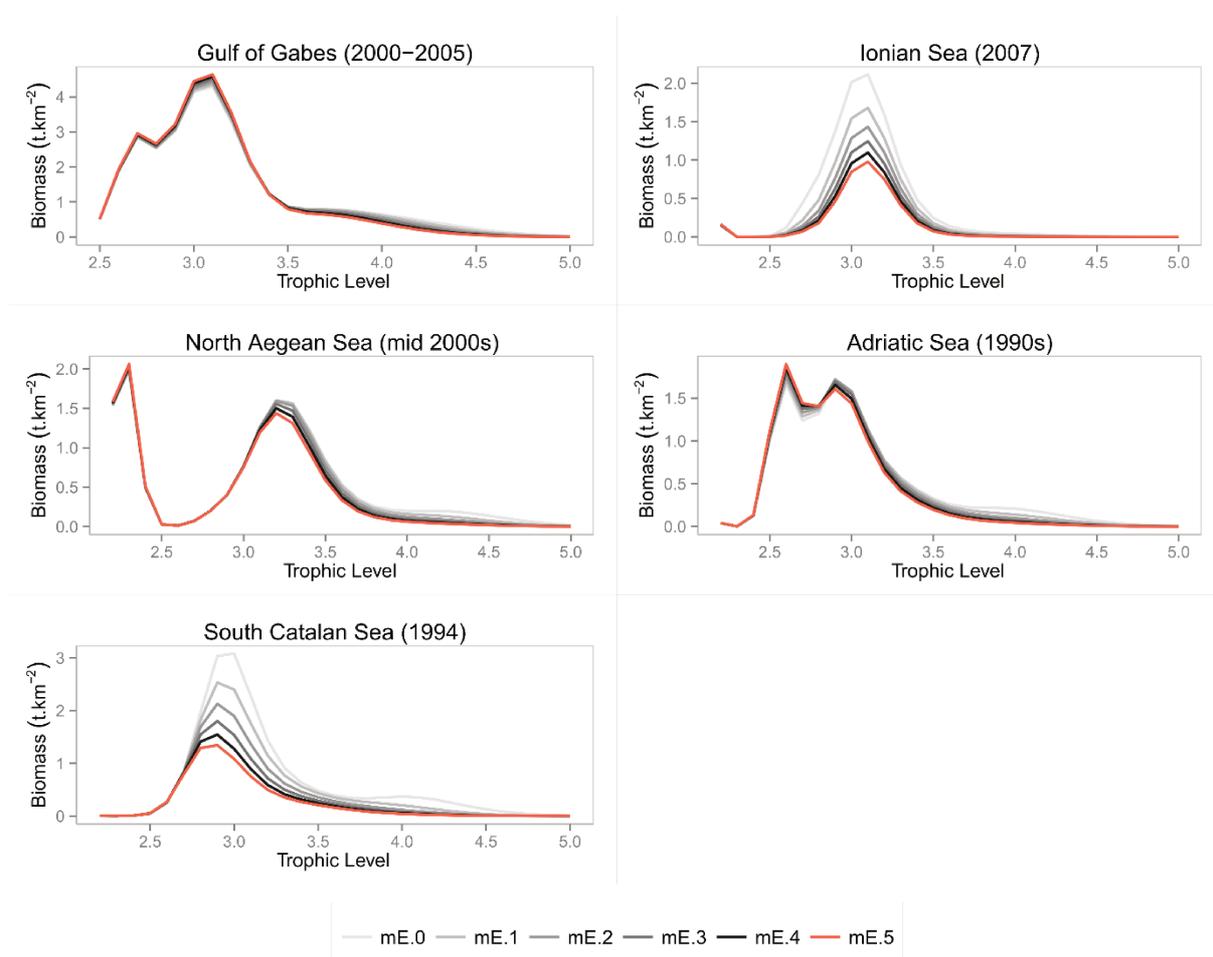


Figure 36: Spectres trophiques des biomasses simulées par multiplicateur de mortalité par pêche mE (mE variant de 0 à 5) et par écosystème.

3.2.2. Impacts de la pression de pêche sur les spectres trophiques des captures

Les simulations de spectres trophiques de captures montrent une augmentation des captures totales dans les cinq écosystèmes étudiés en fonction des mortalités par pêche (Fig. 37). Toutefois, le potentiel d'accroissement des captures totales varie d'un écosystème à un autre. Ce potentiel s'avère très limité pour le sud de la mer Catalane et se restreint aux niveaux trophiques situés entre 2,8 et 3,5. Ce résultat pourrait être expliqué par le fait que l'écosystème du sud de la mer Catalane soit le plus exploité (les captures des petits pélagiques avoisinent le $1,2 \text{ t.km}^{-2}$ alors qu'elles ne dépassent pas $0,3 \text{ t.km}^{-2}$ dans les autres écosystèmes étudiés) et que l'effort de pêche déployé se rapproche du F_{MSY} (la mortalité par pêche qui donnerait la production maximale équilibrée). Notons aussi que l'augmentation des captures par niveau trophique n'est pas toujours proportionnelle à celle de la mortalité par pêche et qu'en général, elle est limitée aux espèces fourrages aux alentours du niveau trophique 3.

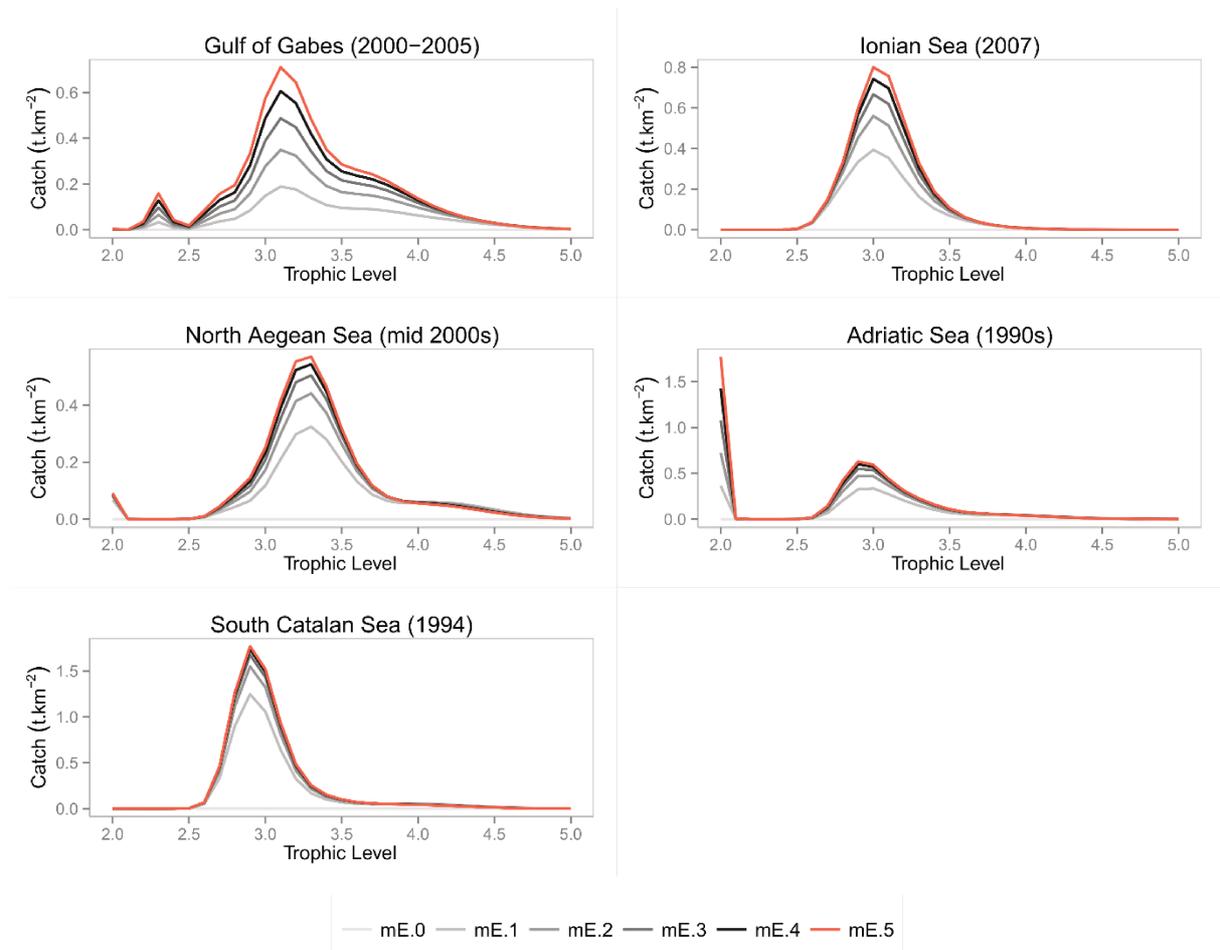


Figure 37 : Spectres trophiques des captures simulées par multiplicateur de mortalité par pêche mE (mE variant de 0 à 5) et par écosystème.

L'impact de la pêche sur les spectres trophiques de captures est encore plus explicite lorsque les captures simulées sont comparées aux captures de l'état de référence (Fig. 38). La simulation d'une augmentation de la mortalité par pêche montre que les bas niveaux trophiques (à partir de 2,5) et les hauts niveaux trophiques sont les plus sensibles à la pêche. Dans les cinq écosystèmes étudiés, les hauts niveaux trophiques montrent des signes de surexploitation puisque leurs captures diminuent par rapport à l'état de référence malgré une augmentation de la pression de pêche (Fig. 38). En revanche, un accroissement dans les captures des niveaux trophiques inférieurs est observé ce qui indique que les mortalités par pêche simulées sont en dessous du F_{MSY} . Cette augmentation est aussi expliquée par le fait que les biomasses des bas niveaux trophiques sont moins affectées par l'augmentation de l'effort de pêche (Fig. 37), en raison de leur ratio production/biomasse relativement élevé. L'analyse des captures relatives des cinq écosystèmes révèle la présence d'une

bande dans les spectres de captures entre les niveaux trophiques 3,7 et 4,5 dans laquelle les captures ne sont pas sensibles à l'intensité de l'effort de pêche (zone blanche dans la figure 38). La diminution de la mortalité par prédation suite à la baisse des top-prédateurs dans les différents écosystèmes pourrait expliquer ce résultat. Il y a eu une compensation entre l'augmentation de la mortalité par pêche et la diminution de la mortalité par prédation. Notons également que lorsque la pression de pêche augmente, cette fenêtre se décale vers la gauche c'est-à-dire vers des niveaux trophiques inférieurs. Ce résultat suggère que l'intensification de l'exploitation des ressources marines en Méditerranée provoque la diminution du niveau trophique moyen des captures ce qui renvoie au phénomène de « Fishing down marine food webs » mis en évidence par (Pauly et al., 1998). Ces simulations ont permis d'illustrer la complexité des impacts directs et indirects de la pêche sur la structure trophique des écosystèmes marins.

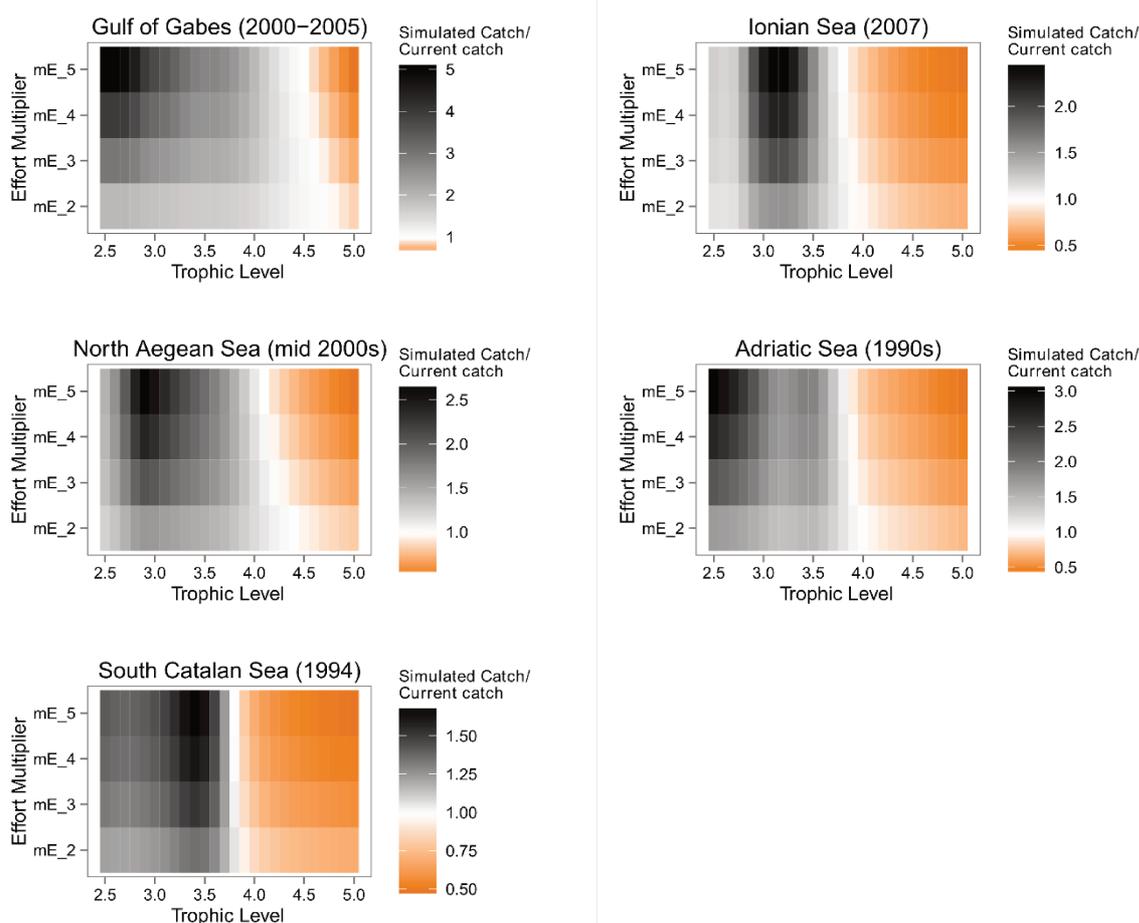


Figure 38 : Captures relatives simulées (captures simulées/captures à l'état de référence) par multiplicateurs de mortalité par pêche (mE) et par écosystème.

4. Contrôle top-down et stabilité de l'écosystème

D'après les simulations des spectres trophiques de biomasse, l'impact d'une augmentation de la pression de pêche dans le golfe de Gabès et la mer Adriatique suggère la présence d'un contrôle top-down (Fig. 39). Sur les deux spectres trophiques représentant la biomasse relative (biomasse simulée/biomasse à état de référence), une augmentation de la biomasse est observée des bas niveaux trophiques entre 2,5 et 2,8 pour la mer Adriatique et des niveaux trophiques intermédiaires entre 2,7 et 3,4 pour le golfe de Gabès (Fig. 39).

Ces augmentations de biomasse s'expliquent par la diminution de la biomasse des top-prédateurs (niveau trophique $> 3,5$) ce qui a pour conséquence la baisse de la mortalité par prédation. Ce résultat concorde avec d'autres études qui portent sur les changements de régime (« regime shifts ») et les cascades trophiques amorcées par la surpêche (Daskalov et al., 2007). Concernant le sud de la mer Catalane et la mer Ionienne, l'impact de la variation de la biomasse des prédateurs sur leurs proies est visible au niveau de la simulation de l'arrêt total de la pêche ($mE = 0$). Dans cette simulation, l'augmentation de la biomasse des top-prédateurs provoque la diminution de celle de leurs proies et l'augmentation de la biomasse des proies de leurs proies. Des résultats similaires ont été discutés dans la littérature en relation avec le fonctionnement des écosystèmes méditerranéens (Coll et al., 2009; Hattab et al., 2013a).

L'analyse des différentes simulations montre que la biomasse totale de l'écosystème est moins sensible à l'intensité de la mortalité par pêche lorsqu'il y a un phénomène de contrôle top-down (e.g. golfe de Gabès, mer Adriatique). En effet, avec la cascade trophique une augmentation de l'abondance des proies pourrait compenser, du moins partiellement, l'impact de la pêche sur les prédateurs. D'après les statistiques des modèles Ecopath sous-jacents, les écosystèmes du golfe de Gabès et de la mer Adriatique affichent le « mean path length » (i.e. le nombre total de liens trophiques, divisé par le nombre de chemins) (Coll et al., 2007; Hattab et al., 2013a) le plus court en comparaison aux autres écosystèmes étudiés. Ceci suggère que la stabilité d'un écosystème pourrait être liée à l'intensité du contrôle top-down et que la topologie du réseau trophique est susceptible d'influencer ce type de contrôle (De Angelis, 1975; De Ruiter et al., 1995). Ce constat a été confirmé par l'analyse de sensibilité faite sur le paramètre α (i.e. le paramètre qui détermine la proportion de la

mortalité naturelle qui dépend de la biomasse des prédateurs). Cette analyse a identifié le golfe de Gabès et la mer Adriatique comme les écosystèmes les plus stables et a montré que leur sensibilité à la pression de pêche est inversement proportionnelle à la valeur de α .

Au final, le golfe de Gabès et la mer Adriatique présentent plusieurs caractéristiques communes, parmi lesquelles la présence des deux plus larges plateaux continentaux en mer Méditerranée. Cette caractéristique géologique pourrait impliquer un couplage benthopélagique plus marqué par rapport aux autres écosystèmes méditerranéens.

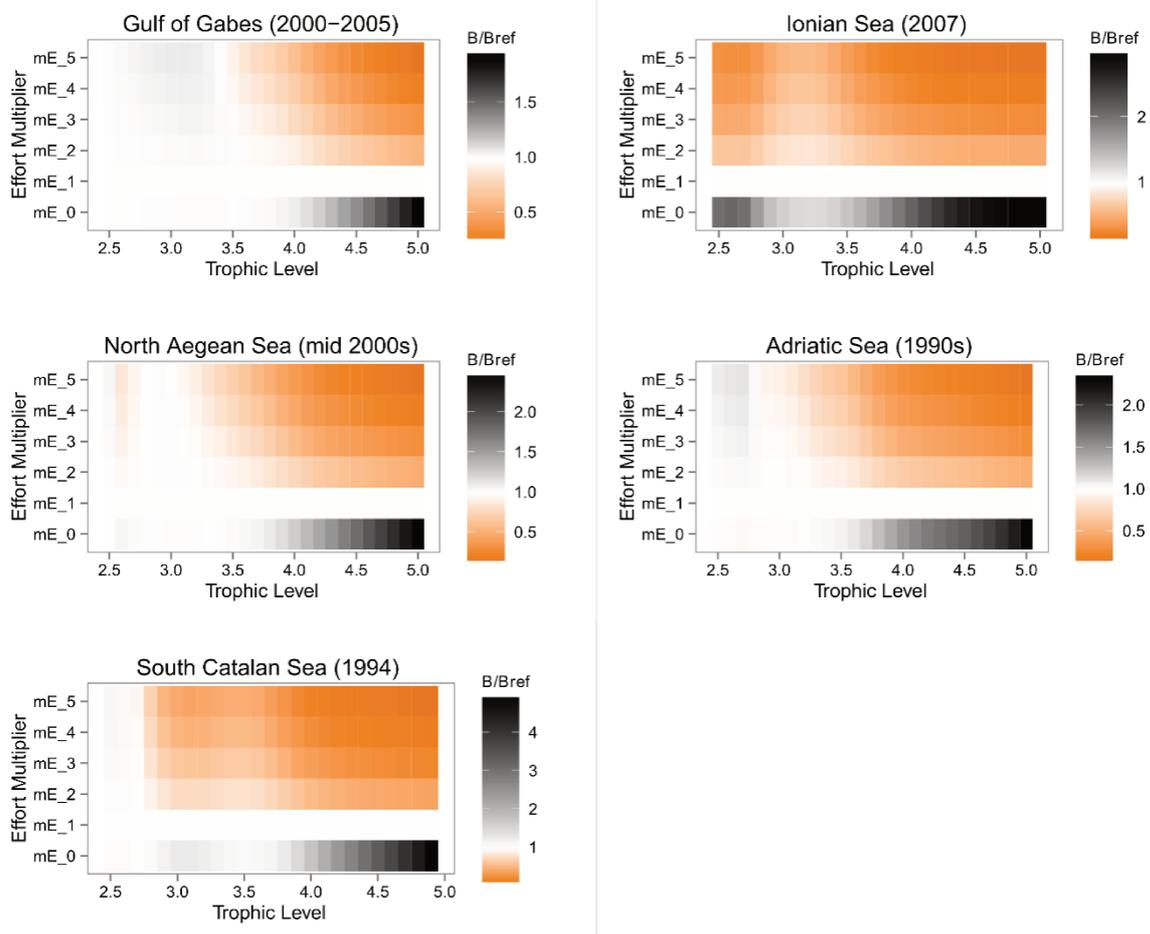


Figure 39 : Biomasses relatives simulées (biomasses simulées/biomasses à l'état de référence) par multiplicateur de mortalité par pêche (mE) et par écosystème.

5. Analyse de sensibilité du modèle EcoTroph

Une analyse de sensibilité a été réalisée sur les paramètres α et β qui correspondent respectivement au paramètre du contrôle top-down et au coefficient de contrôle de la biomasse d'entrée. L'objectif de cette analyse est d'explorer la réponse du modèle par rapport à la biomasse totale de chaque écosystème en fonction de la mortalité par pêche.

Les résultats de cette analyse ont montré que le choix du paramètre β dans un intervalle entre 0 et 0,3 n'affecte pas la réponse du modèle, la variation de la biomasse totale de l'écosystème n'a pas dépassé les 3% (Fig. 40). Pour tous les écosystèmes l'augmentation de β , autrement dit la proportion de la biomasse recyclée, la sensibilité de l'écosystème à la pression de pêche devient plus marquée. Ceci pourrait être expliqué par le fait que les impacts directs ou indirects de la pêche sur les organismes détritivores se répercutent sur la production primaire issue du recyclage de la matière organique. La linéarité de la réponse diffère notamment selon l'écosystème étudié.

Pour ce qui est du paramètre α , l'analyse de sensibilité a montré que le coefficient de contrôle top-down a un impact significatif sur la biomasse totale au niveau de tous les écosystèmes (Fig. 41). Par exemple, pour le sud de la mer Catalane la variation de la biomasse totale peut atteindre 12 t km⁻², l'équivalent de 25% de la biomasse de référence lorsque la mortalité par pêche est multipliée par 5. Notons également que le golfe de Gabès et la mer Adriatique sont les deux écosystèmes les moins sensibles au choix du paramètre α .

Chapitre 4 : Analyse des effets de la pêche entre différents écosystèmes marins Méditerranéens : le modèle EcoTroph

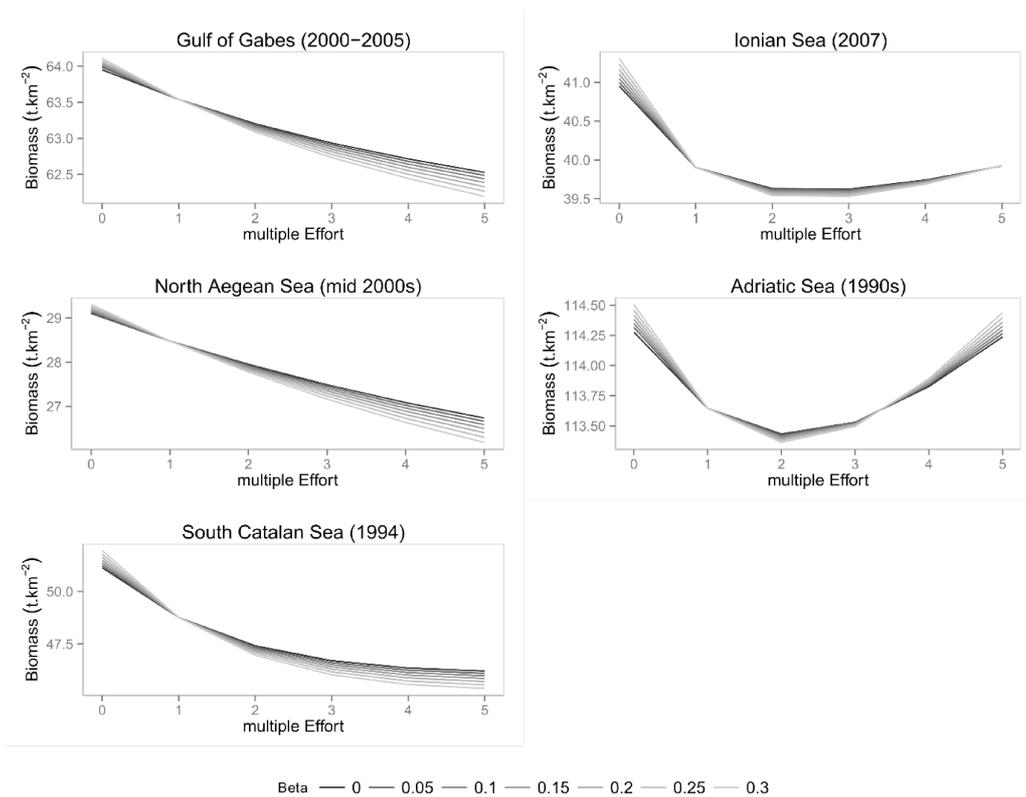


Figure 40 : Analyse de sensibilité de la biomasse totale de l'écosystème à l'intensité du recyclage de biomasse (β) dans les écosystèmes méditerranéens étudiés.

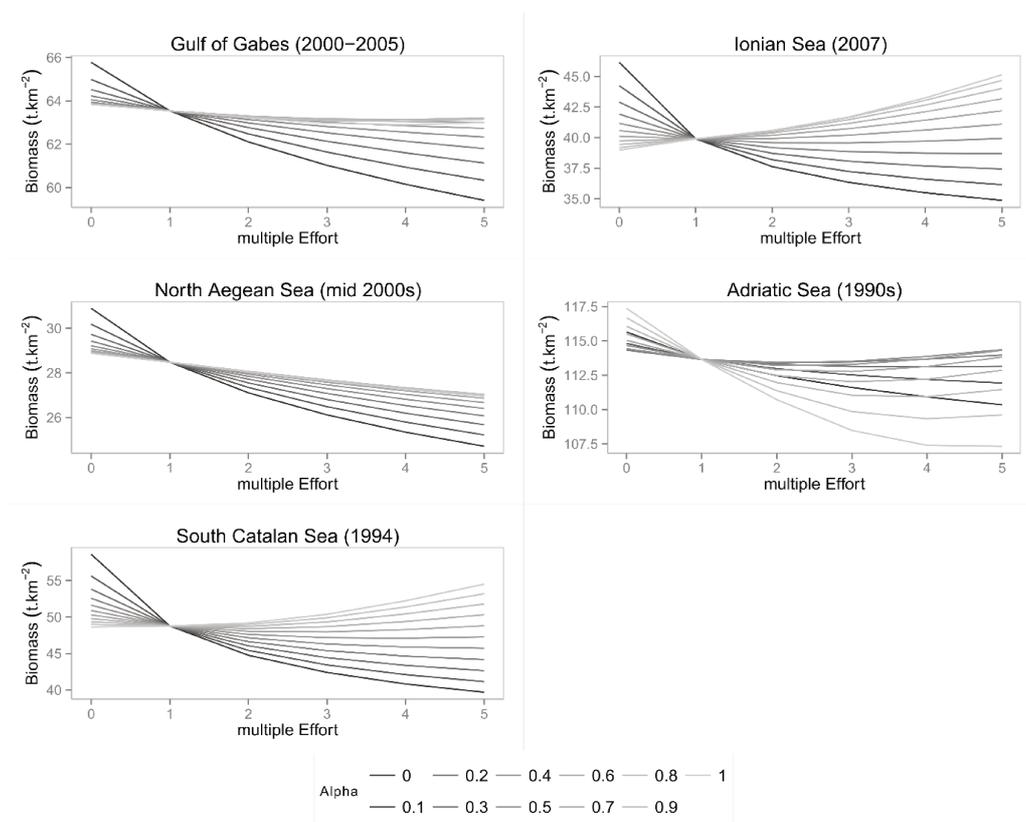


Figure 41 : Analyse de sensibilité de la biomasse totale de l'écosystème à l'intensité du contrôle top-down (α) dans les écosystèmes méditerranéens étudiés.

6. Conclusion

Le développement du modèle Ecopath à partir de 1984 (Polovina, 1984) a apporté une contribution importante à la modélisation des écosystèmes marins. Cette approche de modélisation a permis l'utilisation des niveaux trophiques pour décrire la structure des écosystèmes et le développement d'indicateurs écologiques. Parmi les indicateurs développés pour évaluer l'état de santé de l'écosystème, nous pouvons citer : le Marine Trophic Index (Pauly et Watson, 2005), le Fishing-in-Balance (FIB) index (Christensen, 2000) ou le L index (Libralato et al., 2008).

A la différence d'Ecopath, dans EcoTroph, les niveaux trophiques ont été utilisés comme des données d'entrée du modèle pour construire les spectres trophiques et fournir une image synthétique de l'écosystème. D'après (Rombouts et al., 2013), les spectres trophiques de biomasse pourraient être utilisés comme des indicateurs écosystémiques pour leur capacité de représenter plusieurs niveaux trophiques à la fois. En plus de la biomasse, cette approche permet de considérer plusieurs caractéristiques de l'écosystème (e.g. les captures, les mortalités par pêche, la production ou le niveau d'exploitation).

Le modèle EcoTroph ne considère pas explicitement chaque espèce et/ou groupe fonctionnel, il s'avère donc un outil pertinent pour comparer les structures trophiques de différents écosystèmes marins et analyser leur fonctionnement en termes de flux trophiques (Gascuel et Pauly, 2009). En outre, le modèle EcoTroph est approprié pour explorer plusieurs niveaux de pression de pêche, ce qui est primordial pour une meilleure compréhension des propriétés des réseaux trophiques (e.g. cascade trophique, stabilité et robustesse de l'écosystème). La comparaison des spectres trophiques réalisée dans cette étude nous a permis de montrer certaines propriétés des écosystèmes méditerranéens à l'exemple du probable lien entre la réponse de l'écosystème et l'intensité du contrôle top-down. Le modèle EcoTroph est également utile pour révéler les analogies dans les réponses des écosystèmes face à la pêche afin de mieux prédire les patrons de leur comportement tant sur l'aspect écologique qu'exploitation de la pêche.

En plaçant le golfe de Gabès dans un contexte méditerranéen, cette étude a permis de souligner ses particularités et les points communs qu'il partage avec les autres écosystèmes méditerranéens. L'analyse des différents spectres a montré que

l'écosystème le plus proche du golfe de Gabès sur le plan fonctionnement est celui de la mer Adriatique. Les similarités observées dans les réponses des deux écosystèmes à la pression de pêche s'explique en partie par la présence d'un large plateau continental et l'importance du compartiment benthique. Par rapport aux autres écosystèmes méditerranéens, la principale particularité du golfe de Gabès est l'importance du flux de biomasse qui transite à travers les niveaux trophiques dû à la forte production primaire.

Chapitre 5

Conclusion générale

Il existe désormais un large consensus selon lequel le changement global et plus particulièrement la pêche, a des effets directs sur les ressources marines exploitées mais également des effets indirects sur les habitats et les autres compartiments de l'écosystème (Coll et al., 2010). Il est donc impératif d'avoir une vision globale qui considère la complexité des interactions trophiques et des dynamiques spatiales pour assurer la gestion de ces ressources. Dans un contexte de fortes pressions anthropiques, l'approche écosystémique des pêches est passée du stade conceptuel à l'appel international visant à son application pour concilier objectifs d'exploitation et conservation des écosystèmes (Cochrane et De Young, 2008). Afin d'atteindre cet objectif, les modèles écosystémiques sont devenus des outils incontournables (Cury et al., 2008). Dans le cadre de cette thèse, plusieurs de ces modèles ont été élaborés pour explorer les problématiques de gestion dans le golfe de Gabès.

Ce chapitre est une synthèse des principaux résultats et des limites de chaque approche de modélisation. Nous terminons par les perspectives de recherches possibles à la suite de ces travaux.

1. Synthèse des principaux résultats

La mise en œuvre de l'approche écosystémique des pêches nécessite l'intégration d'une grande quantité de données afin de représenter la structure et le fonctionnement de l'écosystème étudié. L'application de différents modèles écosystémiques dans le cadre de cette étude était un moyen d'associer les connaissances spatiales et temporelles disponibles au niveau du golfe de Gabès afin de mieux comprendre sa dynamique et analyser sa réponse à plusieurs scénarios de gestion. Une telle approche a impliqué l'intégration de différents types d'informations allant de l'hydrodynamisme et la biogéochimie de la zone d'étude jusqu'à l'effort de

pêche en passant par les processus physiologiques et les liens trophiques entre les espèces et leur environnement abiotique associé. En choisissant l'écosystème du golfe de Gabès comme site d'étude, l'objectif de cette thèse était d'étudier l'écosystème depuis les producteurs primaires jusqu'aux derniers consommateurs, les top-prédateurs.

Dans un premier temps, les effets potentiels de plusieurs scénarios de gestion dérivés de la réglementation en vigueur dans le golfe ont été évalués pour aider à comprendre la réponse de l'écosystème à d'éventuelles mesures de gestion. Les résultats ont montré la complexité des interactions entre les deux principales activités de pêche, à savoir le chalutage benthique et la pêche côtière. Ces interactions se sont avérées significatives pour les espèces exploitées en commun lorsqu'il y a un chevauchement spatial entre les deux activités de pêche. L'analyse de tous les scénarios à la fois a révélé que pour la majorité des groupes trophiques, les mesures de gestion de la pêche sont effectives dans des zones bien définies. Ce résultat est particulièrement intéressant pour mieux cibler les efforts de gestion ou de conservation. En prenant en compte la dimension spatiale dans la gestion des pêches, ce travail a permis de quantifier les compromis entre divers objectifs stratégiques qui ne convergent pas forcément.

La prise en compte de l'impact de la pêche à plusieurs niveaux d'organisation de l'écosystème a nécessité l'intégration de modèles multidisciplinaires : un modèle hydrodynamique (NEMOMED-12), un modèle biogéochimique (Eco3M-MED) et un modèle représentant les hauts niveaux trophiques (OSMOSE) pour construire le modèle end-to-end du golfe de Gabès. Le développement de ce modèle basé sur l'hypothèse de la prédation opportuniste a permis l'émergence d'une structure trophique en adéquation avec nos connaissances sur l'écosystème. La validation du modèle end-to-end à plusieurs niveaux hiérarchiques, à l'échelle de l'individu, à l'échelle de la communauté et à l'échelle de la population a été considérée convenable pour les besoins de cette étude. Après validation, le modèle a été utilisé pour étudier des questions de gestion relatives à l'implémentation des aires marines protégées. La simulation de différents scénarios de fermeture spatiale a permis d'explorer les multiples réponses de l'écosystème et de comprendre le comportement du modèle. Les renseignements tirés de la simulation des différents scénarios laissent penser que le modèle end-to-end du golfe de Gabès dans sa configuration actuelle n'est pas

efficace pour relever les effets d'une AMP de petite taille en raison de la nature des espèces modélisées (très mobiles et ayant une large distribution) et du manque d'informations sur les relations espèce-habitat. L'amélioration de la performance du modèle nécessite l'intégration de plus de données relatives au mouvement et à l'habitat des espèces modélisées. En contrepartie, les résultats des simulations à l'échelle de tout le golfe étaient explicites et pourraient être transposés à l'échelle des AMPs proposées par les gestionnaires. Ces résultats révèlent :

- Une baisse de la taille moyenne des individus et une légère augmentation de la taille des captures.
- L'apparition d'un nouvel équilibre après l'implémentation d'une AMP.
- La persistance des effets de l'aire marine protégée sur l'écosystème après l'arrêt de la période de la mise en réserve, la durée de cet effet dépend de la longévité de l'espèce considérée.

Le modèle end-to-end du golfe de Gabès a également été exploité pour identifier l'indicateur le plus adapté à détecter les effets de la pêche sur l'écosystème. La réponse de plusieurs indicateurs à une augmentation progressive de l'effort de pêche a été évaluée pour trois stratégies de pêche (stratégie bas niveaux trophiques, stratégie hauts niveaux trophiques, stratégie indifférenciée). L'évaluation des indicateurs consistait à analyser la direction, la linéarité et la conformité de la réponse entre les différentes stratégies de pêche. Les résultats ont montré que les indicateurs basés sur la taille (e.g. LFI Large Fish Indicators) sont les plus performants quand il s'agit d'appliquer différentes stratégies de pêche. Les indicateurs dem.LFI.40cm et surv.LFI.40cm correspondant respectivement à la proportion en poids des espèces démersales et celles qui font l'objet d'un suivi scientifique et dont la taille est supérieure à 40 cm, se sont avérés les plus pertinents pour réaliser le suivi de l'impact de la pêche dans le golfe de Gabès. Au final, bien que le modèle end-to-end développé pour le golfe de Gabès ait permis une meilleure compréhension du fonctionnement du réseau trophique, il existe encore une grande marge d'amélioration pour qu'il soit plus efficace à répondre aux questions des gestionnaires notamment sur le plan gestion spatialisée de l'écosystème et des pêcheries. Néanmoins, nous pouvons considérer que ces résultats préliminaires peuvent permettre une meilleure communication avec les gestionnaires.

La dernière étape de la thèse a consisté à placer le golfe de Gabès dans son contexte régional en analysant la réponse des spectres trophiques de plusieurs écosystèmes méditerranéens à différents niveaux de mortalité par pêche. Comme les spectres trophiques ne considèrent pas explicitement les espèces mais les niveaux trophiques, leur utilisation est pertinente dans le cadre d'une approche comparative de différents modèles trophiques. Au cours de cette étude, le modèle EcoTroph a été utilisé pour analyser la réponse de chaque écosystème à une augmentation progressive de l'effort de pêche par niveau trophique. La comparaison des spectres trophiques a permis d'explorer certaines propriétés des écosystèmes méditerranéens (e.g. stabilité, cascade trophique) et le lien éventuel entre la réponse de l'écosystème et l'intensité du contrôle top-down. En effet, les résultats de simulation ont montré que les écosystèmes les plus stables (i.e. le golfe de Gabès et la mer Adriatique) sont ceux qui affichent la cascade trophique la plus marquée. L'intérêt d'une telle approche comparative est de souligner les analogies et les différences dans les réponses des écosystèmes face à la pression de la pêche. Cette démarche permet ainsi de mieux anticiper leurs réponses tant sur l'aspect écologique que sur l'exploitation afin de parvenir à une gestion plus efficace des ressources marines.

Une synthèse des différentes approches de modélisation mise en œuvre pour l'écosystème du golfe de Gabès est présentée dans le Tableau 8 afin d'illustrer les particularités de chaque modèle.

Tableau 8 : Récapitulatif des caractéristiques des trois modèles trophiques mis en place pour l'écosystème du le golfe de Gabès.

Modèles trophiques	Ecopath with Ecosim	OSMOSE	EcoTroph
Description du modèle			
Objectif	Evaluation de différents plans de gestion spatialisée de la pêche	- Représentation de la structure trophique de l'écosystème - Simulation de scénarios d'AMP - Evaluation de la performance d'indicateurs écologiques à détecter les effets de la pêche	Etude comparative de la structure trophique de cinq écosystèmes méditerranéens et de leurs réponses à la pêche
Zone d'étude	Golfe de Gabès	Golfe de Gabès	Golfe de Gabès Mer Catalane Mer Adriatique Mer Ionienne Mer Égée
Hypothèse de base	Modélisation du réseau trophique en se basant sur le principe d'équilibre de masse	Modélisation du réseau trophique en se basant sur l'hypothèse de la prédation opportuniste	L'écosystème est représenté comme un flux de biomasse transitant des bas vers les hauts niveaux trophiques
Représentation de l'écosystème	Réseau trophique	Réseau trophique	Spectre trophique
Unité	Biomasse	Biomasse individuelle Taille individuelle	Biomasse par niveau trophique
Degré de complexité			
Discrétisation	Espèces / groupes fonctionnelles (n=41)	Espèces (n=11)	Niveaux trophiques fractionnés
Représentation de la structure taille / âge	Non	Oui	Non
Représentation des processus physiques et/ou biogéochimiques	Non	Oui forçage par le modèle biogéochimique Eco3M-MED	Non
Représentation de l'habitat	Oui	Non	Non
Réponse fonctionnelle à la prédation	Basée sur la théorie du «Foraging Arena»	Emerge à partir des interactions individuelles et du taux d'ingestion maximale	Absence de prédation

Modèles trophiques	Ecopath with Ecosim	OSMOSE	EcoTroph
Pêche	Mortalité par pêche totale et par flottille	Mortalité par pêche totale	Mortalité par pêche totale
Dimension spatiale			
Structure spatiale	Grille régulière 2D	Grille 2D	Non
Résolution	(1,8 km × 1,8 km) 24638 cellules	≈ (10 km × 10 km) 1040 cellules	
Mouvement des espèces	Gouverné par le taux de dispersion et la nature de l'habitat	Aléatoire dans l'aire aire de distribution de chaque espèce	
Migration des espèces	Non	Non	
Dimension temporelle			
Dimension temporelle	Oui	Oui	Non
Pas de temps	1 mois	15 jours	
Scénario de gestion			
Type de scénario	- Simulation de mesures de gestion dans l'espace et dans le temps - Simulation d'une diminution de l'effort de pêche	- Simulation d'aires marines protégées - Simulation de différentes stratégies de gestion	Simulation de plusieurs niveaux d'effort de pêche
Performance du modèle			
Validation du modèle	- Validation des séries temporelles de captures - Absence de validation spatiale	Validation à différents niveaux hiérarchiques : - Individu - Population - Communauté	La performance du modèle EcoTroph dépend de la qualité des sorties des modèles Ecopath
Incertitude des paramètres d'entrée	Non évaluée	Non évaluée	Analyse de sensibilité sur les paramètres clés du modèle

2. Les limites des modèles trophiques

Quelle que soit l'approche de modélisation utilisée, les limitations dues aux hypothèses sous-jacentes implicites ou explicites de chaque modèle, les approximations imposées pour les besoins du calcul et l'insuffisance de données font que les modèles écosystémiques sont des simplifications plus ou moins proches de la réalité observée. Pour Ivanović et Freer, (2009), le seul moyen de tenir pleinement compte de la dimension spatiale et de l'échelle temporelle pour comprendre et représenter tous les processus serait de simuler l'univers à l'échelle de l'univers ! Dans toute approche de modélisation, la recherche d'une meilleure représentativité des processus écologiques implique la considération d'un très grand nombre de paramètres pouvant induire à une complexité inextricable. Il est donc préconisé d'adopter le principe de parcimonie ou principe du rasoir d'Ockham pour éviter une situation de surparamétrage et limiter le temps de calcul afin de faire le compromis entre la qualité des prédictions et la complexité du modèle. Etant donné l'impossibilité de mettre en place un modèle intégré avec le même degré de résolution à tous les niveaux trophiques, il s'avère pratique d'appliquer une approche de modélisation « rhomboïde » (DeYoung et al., 2004). Cette approche propose de mettre l'accent sur les processus relatifs à un groupe d'espèces cibles, en l'occurrence les hauts niveaux trophiques lorsqu'il s'agit d'un modèle orienté vers la gestion écosystémique des pêches et de faire des simplifications au niveau des autres compartiments de l'écosystème.

2.1. *Limites du modèle d'équilibre de masse*

Lors de son élaboration, le modèle Ecopath with Ecosim du golfe de Gabès a nécessité des approximations pour le calcul de certains paramètres. Par exemple, le ratio production/biomasse a été estimé à partir de la formule d'(Allen, 1971)) qui s'applique lorsque l'écosystème est en équilibre, la mortalité naturelle calculée à partir de la formule empirique de (Pauly, 1980) ou encore le ratio consommation/biomasse déterminé par l'équation empirique de Palomares et Pauly (1998). Le fait que la matrice des régimes alimentaires soit figée tout au long des simulations constitue également une approximation non négligeable inhérente à la structure du modèle.

En plus des limites relatives aux hypothèses de base du modèle d'équilibre de masse (voir Christensen et Walters(2004) pour plus de détails), il existe d'autres limites

résultants des choix de paramétrisation. Par exemple, le nombre et le choix des groupes fonctionnels à modéliser est un facteur important susceptible d'influencer l'efficacité du modèle à reproduire les propriétés réelles de l'écosystème (Fulton et al., 2003). L'incertitude associée aux données d'entrée est également une limite commune à toutes les approches de modélisation qui doit être prise en considération lors de la construction du modèle et l'interprétation des résultats. Il n'est pas rare que certaines données soient absentes étant donné que les connaissances existantes sur la plupart des écosystèmes sont presque toujours insuffisantes pour élaborer des modèles écosystémiques. Ce problème a été contourné en collectant des données estimées dans des écosystèmes similaires, ce qui en revanche augmente l'incertitude sur les sorties du modèle. Par ailleurs, le fait que les groupes fonctionnels du modèle Ecopath soient composés d'espèces commerciales et non-commerciales pourrait induire une sous-estimation des effets de la pêche.

Au niveau du modèle Ecospace, en plus des limites héritées d'Ecopath et d'Ecosim, la contrainte principale concerne la disponibilité des données spatialisées. Malgré la possibilité de prendre en considération les mouvements des espèces, il a été construit comme un écosystème « clos ». Les mouvements de migration n'ont pas été modélisés en dépit de l'ouverture du golfe de Gabès à la face orientale de la Méditerranée et l'absence de frontières physiques avec les écosystèmes adjacents.

Concernant le modèle EcoTroph, les contraintes peuvent être résumées comme suit : i/ les données des hauts niveaux trophiques (espèces charismatiques et commerciales) sont moins agrégées que celles des bas niveaux trophiques. Il pourrait donc y avoir des lacunes dans le spectre trophique de biomasse autour des bas niveaux trophiques à cause de l'absence de certains groupes, ii/ l'estimation des captures diffère entre les cinq écosystèmes étudiés à cause de la prise en compte ou pas des rejets et des autres sources de mortalité par pêche comme la pêche récréative ou la pêche illégale, non-régulée, non reportée, iii/ le modèle EcoTroph permet d'omettre la notion d'espèce sauf que lorsque le niveau d'agrégation des groupes trophiques est très élevé, il y a une perte d'information dans le spectre trophique.

2.2. Limites du modèle end-to-end

La mise en place du modèle end-to-end est une première étape pour intégrer des processus physiques et biologiques à différentes échelles pour représenter la

dynamique du réseau trophique. Le forçage du modèle des hauts niveaux trophiques OSMOSE par le modèle biogéochimique Eco3M-MED lui-même forcé par le modèle hydrodynamique NEMOMED12 et l'intégration des prédictions d'un modèle de niche fait que la modélisation end-to-end peut devenir rapidement très complexe. Nous abordons ici quelques limites du modèle end-to-end du golfe de Gabès :

- Disponibilité des données : le modèle OSMOSE nécessite une grande quantité de données relatives à la biologie et l'écologie des espèces. Cependant, à cause du manque d'informations sur la migration des espèces, l'écosystème a été modélisé comme étant un écosystème « clos » à l'instar du modèle Ecospace. Pour les mêmes raisons, nous avons supposé que les adultes et les juvéniles occupent les mêmes aires de distribution à cause d'un manque de connaissances sur la dérive larvaire et que la mortalité par pêche est constante tout au long de l'année.
- L'incertitude relative aux données : la plupart des données d'entrée du modèle ont été collectées à partir d'études réalisées dans le golfe de Gabès ou dans des écosystèmes adjacents, en revanche certains paramètres biologiques comme la taille des œufs et le poids des œufs ont été obtenus à partir d'autres écosystèmes méditerranéens. L'incertitude due aux sources de données pourrait être importante au niveau de certains paramètres comme c'est le cas pour « la fécondité relative » qui varie considérablement selon la zone d'étude. Le manque de connaissances nous a contraints à garder les valeurs par défauts de quelques paramètres tels que « l'efficacité critique de prédation », « la détermination du succès de prédation » ou encore « le taux d'ingestion maximale » (<http://www.osmose-model.org/>) (Grüss et al., 2015; Shin et Cury, 2004, 2001b). Par ailleurs, pour les espèces *Octopus vulgaris*, *Diplodus annularis*, *Mustelus mustelus*, *Merluccius merluccius* et *Pagellus erythrinus*, la comparaison entre les groupes fonctionnels d'Ecopath et les espèces d'OSMOSE est une des limites de la validation du régime alimentaire. L'incertitude relative au régime alimentaire des groupes fonctionnels étant plus importante.
- Validation du modèle des bas niveaux trophiques : les performances du modèle biogéochimique Eco3M-MED ont été évaluées par (Guyennon et al., 2015). Le modèle est capable de reproduire les principaux patrons de distribution spatiale

et saisonnière des groupes planctoniques sur la totalité du bassin Méditerranéen. Toutefois, les sorties du modèle doivent être finement validées à l'échelle locale en les confrontant à des données de diversité et de densité de plancton mesurées in situ (Bel Hassen et al., 2010).

- Le groupe benthos : Le golfe de Gabès est un écosystème de plateau continental caractérisé par un fort couplage benthopélagique du fait que plusieurs espèces pélagiques s'alimentent sur des organismes benthiques (Hattab et al., 2013a). Afin de prendre en considération le benthos, une « boîte noire » a été implémentée dans le modèle OSMOSE du golfe de Gabès pour les organismes benthiques dont la taille varie entre 0,2 cm et 5 cm à cause de l'absence de données. Une biomasse non limitante a été assignée à ce compartiment de l'écosystème. Cependant, cette représentation sommaire du groupe benthos doit être affinée en raison de : i/ la grande diversité de ce compartiment dans le golfe de Gabès représenté par plusieurs embranchements tels que les échinodermes, les crustacés, les tuniciers, les mollusques, les porifères, les cnidaires, les bryozoaires et les annélides (Lakhrech, 2013). Les individus appartenant à ses embranchements sont des proies potentielles pour les espèces de haut niveau trophique, ii/ le rétro-contrôle de la prédation des hauts niveaux trophiques sur le groupe benthos n'a pas été modélisé bien qu'il soit potentiellement important en raison du couplage benthopélagique (Hattab et al., 2013a), et iii/ l'hypothèse de la prédation opportuniste basée sur l'adéquation de la taille entre prédateur et proie n'est pas toujours applicable pour les organismes benthiques. Par exemple, pour les petits annélides la prédation ne dépend pas forcément de la taille. Afin d'améliorer la représentativité du modèle, il est donc nécessaire d'étudier les préférences alimentaires des organismes benthiques pour mieux considérer leurs dynamiques au sein du réseau trophique.
- L'approche par banc : l'intérêt d'agréger les individus de chaque espèce en banc est de réduire le temps de calcul des simulations. Néanmoins, cette approximation présente une limite étant donné qu'elle ne considère pas la variabilité entre les individus du même banc partageant la même niche écologique.

3. *Perspectives d'amélioration des modèles écosystémiques*

Dans le cadre de cette thèse, plusieurs modèles trophiques ont été développés pour le golfe de Gabès. Comme pour toute approche de modélisation, ce travail a nécessité plusieurs approximations pour prédire le fonctionnement de l'écosystème. Les modèles présentés dans cette étude sont basés sur un ensemble de simplifications et d'hypothèses parcimonieuses dans l'objectif de comprendre la réponse de l'écosystème par la simulation de scénarios contrefactuels. Afin d'améliorer la qualité de ces modèles, il faut apporter plus de précisions à certains processus écologiques, affiner l'ajustement et la validation des modèles et évaluer l'incertitude des résultats obtenus. Ces améliorations sont nécessaires d'autant plus que les modèles s'articulent autour de questions de gestion de l'écosystème.

- **Modèle d'équilibre de masse**

Afin que le module spatial Ecospace du modèle Ecopath with Ecosim du golfe de Gabès soit plus adapté à un usage d'aide à la décision, il est nécessaire d'évaluer sa sensibilité à quelques paramètres clés (e.g. taux de dispersion, taux de dispersion relative dans un habitat non préférentiel, la vulnérabilité relative dans un habitat non préférentiel, etc.). Cette analyse de sensibilité permettra de mieux comprendre le comportement du modèle, quantifier l'effet de chaque paramètre sur la qualité de l'ajustement et identifier les paramètres non-influents (Romagnoni et al., 2015). Par ailleurs, il est indispensable de valider le modèle Ecospace à l'échelle spatiale. Pour pouvoir répondre à des questions de gestion, il faut que le modèle Ecospace soit capable de reproduire dans l'espace les tendances observées des séries temporelles de biomasse et de l'effort de pêche. La validation du modèle avec des données d'observation permet de garantir sa robustesse et sa fiabilité pour envisager son utilisation en tant qu'outil d'aide à la décision. L'amélioration des prédictions du modèle nécessite également d'apporter plus d'informations sur les mouvements des espèces (e.g. migration, dérive larvaire) et de modéliser plus finement leurs distributions en implémentant plus de variables explicatives (e.g. température, salinité) et en augmentant la résolution du modèle.

- **Modèle end-to-end**

Les perspectives d'amélioration du modèle end-to-end portent essentiellement sur sa structure et ses performances. Afin de tenir compte de la rétroaction de la

prédation du plancton par les espèces de haut niveau trophique, il serait pertinent d'effectuer un couplage (two-way) entre le modèle biogéochimique Eco3M-MED et le modèle des hauts niveaux trophiques OSMOSE à la place du forçage.

La qualité des prédictions pourrait également être améliorée en effectuant une calibration inter-annuelle pour affiner la validation et accroître la fiabilité du modèle. Cette calibration serait envisagée en cas de disponibilité de séries temporelles de biomasse des espèces modélisées. En raison des limites du temps imparti pour la thèse, il ne nous a pas été possible de réaliser une étude de sensibilité sur les paramètres clés du modèle à l'exemple des ratios de taille prédateurs/proies qui sont la base de l'hypothèse de la prédation opportuniste. Une étude de sensibilité est nécessaire pour mieux comprendre le comportement du modèle et évaluer la marge d'erreur tolérable de chaque paramètre. Par ailleurs, la large étendue du plateau continental du golfe de Gabès fait que le rôle du compartiment benthique est très important dans le fonctionnement de l'écosystème (Hattab et al., 2013a). Cette particularité exige une meilleure prise en compte de la répartition verticale des espèces dans la colonne d'eau pour améliorer la représentation du couplage benthopélagique et avoir des interactions prédateur/proie plus proches de la réalité. Pour que la discrétisation verticale dans le modèle soit efficace, elle doit être accompagnée par une meilleure représentation de la composante benthique dans l'écosystème. Le compartiment benthique pourrait donc être représenté par des groupes d'espèces, chaque groupe serait associé à un ensemble d'espèces ayant des traits fonctionnels et des traits d'histoire de vie similaires comme cela a été appliqué dans les travaux de Brochier et al., (2012).

Plus généralement, étant donné que les modèles développés dans ce travail s'inscrivent dans le cadre de l'approche écosystémique des pêches, une des pistes d'amélioration de ce travail, consiste à mettre en place une évaluation des stratégies de gestion (« Management Strategy Evaluation (MSE)»). Le but de cette procédure est d'analyser la robustesse d'une ou de plusieurs stratégies candidates à différentes sources d'erreurs et d'incertitudes à travers des simulations de modèle (A'mar et al., 2008). Ces incertitudes peuvent être dues à la structure de base du modèle et/ou à des erreurs de mesures ou d'observation (Punt et al., 2014). Au niveau du logiciel Ecopath, il est possible d'utiliser la routine Monte Carlo pour trouver le meilleur ajustement du modèle Ecosim et quantifier l'incertitude relative à certains paramètres

clés à l'exemple de P/B, Q/B et EE. Il existe également un module « MSE » dans le logiciel Ecopath qui permet d'évaluer des stratégies de pêche en spécifiant les incertitudes relatives à certains paramètres comme la biomasse ou l'effort de pêche. L'évaluation des incertitudes relatives aux données d'entrée figure parmi les bonnes pratiques d'Ecopath dans le cadre d'une gestion basée sur l'écosystème (Heymans et al., 2016). L'utilisation des modèles end-to-end dans la mise en place d'une évaluation des stratégies de gestion est également préconisée pour les pêcheries multispécifiques (Fulton et al., 2014).

Il est donc indispensable de poursuivre les prospections dans le golfe de Gabès pour collecter plus de données relatives aux mouvements et à la distribution spatiale des espèces, à la répartition des habitats, à l'évolution des stocks et aux interactions trophiques dans le compartiment benthique. Ces connaissances sont essentielles pour améliorer la qualité des modèles proposés et fournir des recommandations plus fiables aux gestionnaires.

Fédérer des compétences entre biologistes, écologistes, biogéochimistes et modélisateurs tout en impliquant activement les gestionnaires de la pêche est indispensable afin d'arriver à une mise en place de modèles écosystémiques probants. De manière plus pragmatique, les modèles écosystémiques peuvent être utilisés comme des outils d'aide à la décision pour améliorer les mesures de gestion dans l'objectif de maintenir la bonne santé de l'écosystème et assurer la viabilité de la pêche. D'après (Costello et al., 2016), la réforme des pratiques de gestion pourrait générer un excédent de 16 millions de tonne dans les captures et 53 millions de dollar en termes de profit à l'échelle globale.

Cependant, toutes les perturbations qui sont rencontrées dans le golfe de Gabès et qui font le caractère archétypal de l'écosystème n'ont pas été prises en considération dans le cadre de cette thèse. En effet, il est nécessaire d'intégrer les résultats des études relatives à la pollution par le phosphogypse et par les métaux lourds pour comprendre l'impact de ses pressions anthropiques sur la dynamique de l'écosystème. L'intégration de ces informations permettrait de modéliser les effets de l'accumulation de ces éléments toxiques à travers le réseau trophique et d'évaluer les conséquences de la dégradation des habitats benthiques. Cet aspect est d'autant plus important compte tenu de la régression des herbiers de *Posidonia oceanica* qui semble être le résultat des effets combinés des rejets du phosphogypse et du raclage du fond

par les chalutiers benthiques dans les zones interdites au chalutage de fond (Ben Mustapha et al., 2002; Hattour et Ben Mustapha, 2013).

D'autres phénomènes liés au changement climatique comme la modification des aires de distribution de plusieurs espèces de téléostéens (e.g. *Brama brama*, *Trachinotus ovatus*, *Gnathophis mystax*) et d'élasmobranches (e.g. *Squatina oculata*, *Mustelus asterias*, *Mobula mobular*) ou l'introduction d'espèces lesspessiennes dans le golfe de Gabès sont à prendre en considération dans l'étude de l'écosystème (Bradai et al., 2004). Dans ce contexte, la modélisation end-to-end est un outil pertinent pour évaluer les effets de la variation des paramètres abiotiques sur la structure et le fonctionnement trophique de l'écosystème et prédire son évolution future depuis les producteurs primaires jusqu'aux top prédateurs.

Les modèles trophiques développés dans cette thèse et plus particulièrement le modèle OSMOSE peuvent être utilisés pour comprendre les facteurs expliquant l'installation des espèces exotiques et anticiper les conséquences de leurs introductions dans l'écosystème. Cette question est d'autant plus importante que les poissons d'origine indo-pacifique représentent 2,43 % de la richesse spécifique ichtyologique observée du golfe de Gabès (Bradai et al., 2004).

En plus des aspects écologiques, il est indispensable de tenir compte de la complexité de la dimension socio-économique de la pêche dans le golfe de Gabès pour mieux concilier les enjeux écologiques, économiques et sociaux. Plusieurs types de modèles ont été développés pour étudier la dynamique des flottilles (Soulié et Thébaud, 2006) et les aspects bioéconomiques (Mahévas et Pelletier, 2004; Marchal et al., 2013) afin de prédire le comportement des pêcheurs et la réponse des espèces cibles à diverses options de gestion. Bien que les modèles bioéconomiques n'aient pas été représentés autant que les modèles physiques dans les approches de modélisation end-to-end, l'intégration de la dimension socio-économique d'une façon explicite est considérée parmi les bonnes pratiques de la modélisation end-to-end (Fulton, 2010) (Fig. 42).

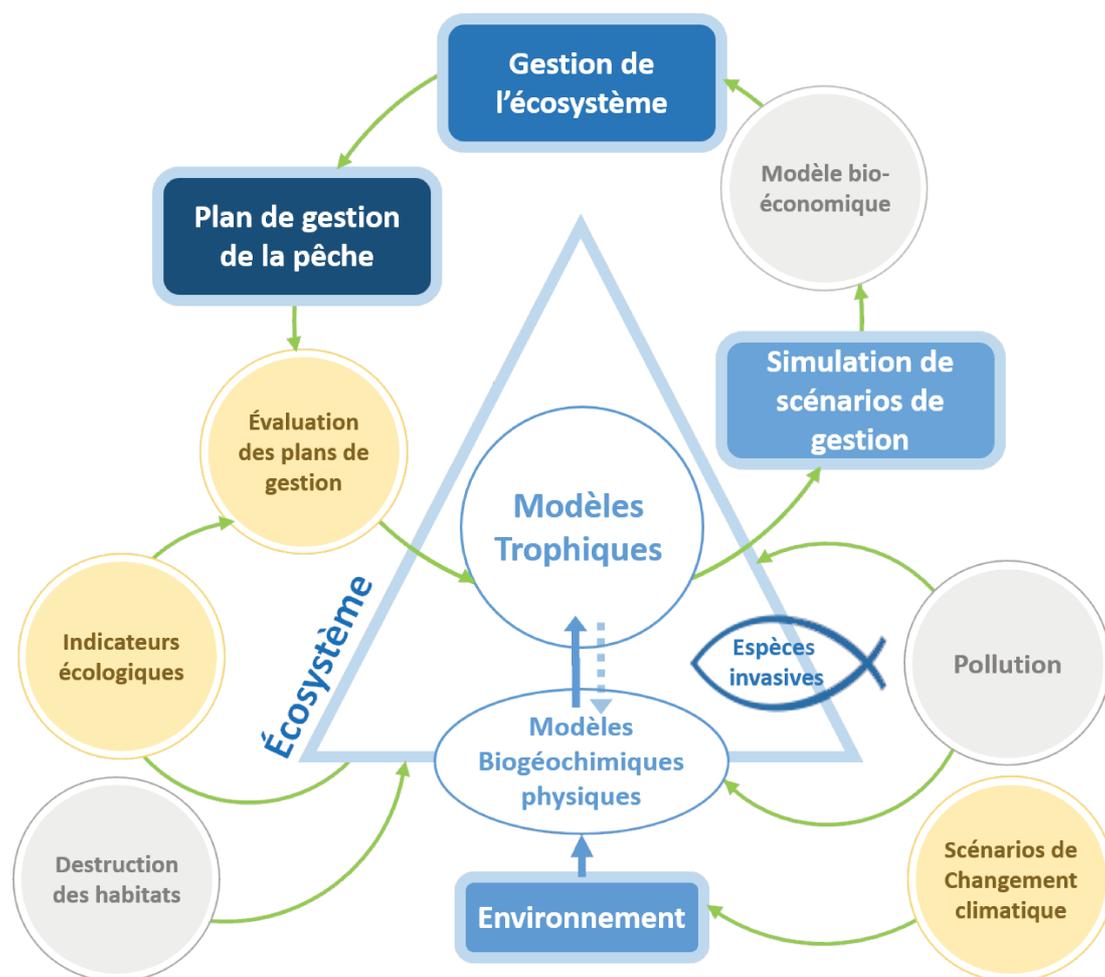


Figure 42 : Diagramme représentant les modèles trophiques développés dans le cadre de cette thèse et les différentes perspectives d'amélioration de ce travail pour assurer une meilleure gestion de l'écosystème.

Au final, il est primordial d'éviter la dégradation de l'écosystème et de mettre en place une gestion robuste et précautionneuse pour assurer une exploitation durable des ressources marines qui tient compte des limites écosystémiques. Ce défi est d'autant plus important qu'avec l'accroissement démographique, l'augmentation des besoins alimentaires se poursuit encore à un rythme soutenu. Des études en Analyse du Cycle de Vie ont montré que les protéines animales issues des produits de la pêche impactent moins l'environnement que les protéines animales d'origine d'élevage (Buchspies et Jungbluth, 2012). Face à ce constat et dans un contexte de sécurité alimentaire, la réduction de l'empreinte écologique à l'échelle globale et particulièrement en Tunisie nécessite la mise en œuvre d'une exploitation raisonnée des ressources halieutiques en adéquation avec les objectifs du développement durable.

Références bibliographiques

- Abdou, K., Halouani, G., Hattab, T., Romdhane, M.S., Ben Rais Lasram, F., Le Loc'h, F., 2016. Exploring the potential effects of marine protected areas on the ecosystem structure of the Gulf of Gabes using the Ecospace model. *Aquat. Living Resour.* 29, 202. doi:10.1051/alr/2016014
- Alekseenko, E., Raybaud, V., Espinasse, B., Carlotti, F., Queguiner, B., Thouvenin, B., Garreau, P., Baklouti, M., 2014. Seasonal dynamics and stoichiometry of the planktonic community in the NW Mediterranean Sea: a 3D modeling approach. *Ocean Dyn.* 64, 179–207. doi:10.1007/s10236-013-0669-2
- Allen, K.R., 1971. Relation between production and biomass. *J. Fish. Board Can.* 28, 1573–1581.
- A'mar, Z.T., Punt, A.E., Dorn, M.W., others, 2008. The management strategy evaluation approach and the fishery for walleye pollock in the Gulf of Alaska. *Resiliency Gadid Stocks Fish. Clim. Change* 317–346.
- Arhonditsis, G.B., Brett, M.T., 2004. Evaluation of the current state of mechanistic aquatic biogeochemical modeling. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 271, 13–26.
- Ayadi, N., Aloulou, F., Bouzid, J., 2014. Assessment of contaminated sediment by phosphate fertilizer industrial waste using pollution indices and statistical techniques in the Gulf of Gabes (Tunisia). *Arab. J. Geosci.* 1–13. doi:10.1007/s12517-014-1291-4
- Ayadi, N., Zghal, I., Aloulou, F., Bouzid, J., 2015. Impacts of several pollutants on the distribution of recent benthic foraminifera: the southern coast of Gulf of Gabes, Tunisia. *Environ. Sci. Pollut. Res.* 1–16. doi:10.1007/s11356-015-5872-x
- Baklouti, M., Diaz, F., Pinazo, C., Faure, V., Quéguiner, B., 2006a. Investigation of mechanistic formulations depicting phytoplankton dynamics for models of marine pelagic ecosystems and description of a new model. *Prog. Oceanogr.* 71, 1–33. doi:10.1016/j.pocean.2006.05.002
- Baklouti, M., Faure, V., Pawlowski, L., Sciandra, A., 2006b. Investigation and sensitivity analysis of a mechanistic phytoplankton model implemented in a new modular numerical tool (Eco3M) dedicated to biogeochemical modelling. *Prog. Oceanogr.* 71, 34–58. doi:10.1016/j.pocean.2006.05.003
- Behrenfeld, M.J., Falkowski, P.G., 1997. Photosynthetic rates derived from satellite-based chlorophyll concentration. *Limnol. Oceanogr.* 42, 1–20.
- Bel Hassen, M., Hamza, A., Zouari, A.B., Drira, Z., Akrouf, F., Messaoudi, S., 2010. Temporal and seasonal scale variations of phytoplankton biomass control in the Gulf of Gabes. *Vie Milieu-Life Environ.* 60, 17–26.
- Ben Abdallah, L., Gaamour, A., 2004. Répartition géographique et estimation de la biomasse des petits pélagiques des côtes tunisiennes (MedSudMed Technical Documents No. 5).
- Ben Abdallah, O., Jarboui, O., Missaoui, H., 2003. Croissance relative, sex-ratio et exploitation de la crevette blanche *Metapenaeus monoceros* (Fabricius, 1798) du golfe de Gabès (Tunisie). *Bull Inst Natn Scien Tech Mer Salammbô* 30.

- Ben Abdallah-Ben Hadj Hamida, O., Ben Hadj Hamida, N., Ghorbel, M., Jarboui, O., 2014. Evaluation des ressources halieutiques dans le golfe de Gabès par chalutage benthique expérimental: campagne Hannibal. Presented at the Journée Nationale sur la valorisation des résultats de la Recherche dans le domaine de la Pêche et de l'Aquaculture, Sidi Thabet, Tunisie, pp. 32–36.
- Ben Meriem, S., Gharbi, H., Bedoui, R., 2005. Les pêcheries multispécifiques du golfe de Gabès, in: Du Court Au Long Terme : Échelles D'analyse et de Gestion Des Pêches. Presented at the 7ème Forum Halieumétrique, Nantes, France.
- Ben Mustapha, K., Afli, A., 2007. Quelques traits de la biodiversité marine de Tunisie: Proposition d'aires de conservation et de gestion (MedSudMed Technical Documents No. 3). Rome, Italy.
- Ben Mustapha, K., El Abed, A., Komatsu, T., Souissi, A., Sammari, C., Zarrouk, S., Hattour, A., 2002. Tunisian mega benthos from Infra (*Posidonia* meadows) and circalittoral (*Coralligenous*) sites.
- Ben Rais Lasram, F., 2009. Diversité ichthyologique en Méditerranée: patrons, modélisation et projections dans un contexte de réchauffement global. Université Montpellier 2 / Institut National Agronomique de Tunisie.
- Beuvier, J., Béranger, K., Lebeaupin Brossier, C., Somot, S., Sevault, F., Drillet, Y., Bourdallé-Badie, R., Ferry, N., Lyard, F., 2012a. Spreading of the Western Mediterranean Deep Water after winter 2005: Time scales and deep cyclone transport. *J. Geophys. Res. Oceans* 117.
- Beuvier, J., Brossier, C.L., Béranger, K., Arsouze, T., Bourdalle-Badie, R., Deltel, C., Drillet, Y., Drobinski, P., Ferry, N., Lyard, F., others, 2012b. MED12, oceanic component for the modeling of the regional Mediterranean Earth System.
- Bianchi, C., Morri, C., 2000. Marine biodiversity of the Mediterranean Sea: situation, problems and prospects for future research. *Mar. Pollut. Bull.* 40, 367–376.
- Blanpied, C., Burrolet, P., Clairefond, P., Sechimi, M., 1979. Cadre géographique et géologique du plateau continental de la Tunisie. *Géologie Méditerranéenne Mer Pélagienne Ann Univ Provence Fr.* 6, 19–22.
- Bosc, E., Bricaud, A., Antoine, D., 2004. Seasonal and interannual variability in algal biomass and primary production in the Mediterranean Sea, as derived from 4 years of SeaWiFS observations. *Glob. Biogeochem. Cycles* 18, 1005. doi:10.1029/2003GB002034
- Bradai, M.N., 2000. Diversité du peuplement ichtyque et contribution à la connaissance des Sparidés du golfe de Gabès. Université de Sfax - Faculté des Sciences Sfax - Institut National des Sciences et Technologies de la Mer, Tunis, Tunisia.
- Bradai, M.N., Quignard, J.-P., Bouain, A., Jarboui, O., Ouannes-Ghorbel, A., Ben Abdallah, L., Zaouali, J., Ben Salem, S., 2004. Ichtyofaune autochtone et exotique des côtes tunisiennes: recensement et biogéographie. *Cybium* 28, 315–328.
- Brochier, T., Ecoutin, J.M., de Morais, L.T., Kaplan, D.M., Lae, R., 2012. A multi-agent ecosystem model for studying changes in a tropical estuarine fish assemblage within a marine protected area. *Aquat. Living Resour.* 26, 147–158. doi:10.1051/alr/2012028

- Browman, H.I., Stergiou, K.I., 2004. Perspectives on ecosystem-based approaches to the management of marine resources. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.* 274, 269–303.
- Buchspies, B., Jungbluth, N., 2012. Fish or meat? Is this a relevant question from an environmental point of view? Presented at the 8th International Conference on Life Cycle Assessment in the Agri-Food Sector Towards Sustainable Food Systems, Saint-Malo, France.
- Chen, Z., Xu, S., Qiu, Y., Lin, Z., Jia, X., 2009. Modeling the effects of fishery management and marine protected areas on the Beibu Gulf using spatial ecosystem simulation. *Fish. Res.* 100, 222–229. doi:10.1016/j.fishres.2009.08.001
- Christensen, V., 2000. Indicators for marine ecosystems affected by fisheries. *Mar. Freshw. Res.* 51, 447–450.
- Christensen, V., Walters, C.J., 2004. Ecopath with Ecosim: methods, capabilities and limitations. *Ecol. Model.* 172, 109–139. doi:10.1016/j.ecolmodel.2003.09.003
- Christensen, V., Walters, C.J., Pauly, D., 2008. Ecopath with Ecosim: a user's guide. *Fish. Cent. Univ. Br. Columbia Vanc.* 154.
- Cochrane, K., De Young, C., 2008. Ecosystem approach to fisheries management in the Mediterranean. *UN Food Agric Organ Options Mediterr. Ser* 62, 71–85.
- Cochrane, K.L., 1999. Complexity in fisheries and limitations in the increasing complexity of fisheries management. *ICES J. Mar. Sci. J. Cons.* 56, 917–926.
- Cohen, J.E., Briand, Fredeiri., 1984. Trophic links of community food webs. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 81, 4105–4109.
- Coll, M., Libralato, S., 2012. Contributions of food web modelling to the ecosystem approach to marine resource management in the Mediterranean Sea: Ecosystem approach in the Mediterranean Sea. *Fish Fish.* 13, 60–88. doi:10.1111/j.1467-2979.2011.00420.x
- Coll, M., Palomera, I., Tudela, S., 2009. Decadal changes in a NW Mediterranean Sea food web in relation to fishing exploitation. *Ecol. Model.* 220, 2088–2102. doi:10.1016/j.ecolmodel.2009.04.049
- Coll, M., Palomera, I., Tudela, S., Dowd, M., 2008. Food-web dynamics in the South Catalan Sea ecosystem (NW Mediterranean) for 1978–2003. *Ecol. Model.* 217, 95–116. doi:10.1016/j.ecolmodel.2008.06.013
- Coll, M., Palomera, I., Tudela, S., Sardà, F., 2006. Trophic flows, ecosystem structure and fishing impacts in the South Catalan Sea, Northwestern Mediterranean. *J. Mar. Syst.* 59, 63–96. doi:10.1016/j.jmarsys.2005.09.001
- Coll, M., Piroddi, C., Albouy, C., Ben Rais Lasram, F., Cheung, W.W.L., Christensen, V., Karpouzi, V.S., Guilhaumon, F., Mouillot, D., Paleczny, M., Palomares, M.L., Steenbeek, J., Trujillo, P., Watson, R., Pauly, D., 2012. The Mediterranean Sea under siege: spatial overlap between marine biodiversity, cumulative threats and marine reserves: The Mediterranean Sea under siege. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 21, 465–480. doi:10.1111/j.1466-8238.2011.00697.x
- Coll, M., Piroddi, C., Steenbeek, J., Kaschner, K., Ben Rais Lasram, F., Aguzzi, J., Ballesteros, E., Bianchi, C.N., Corbera, J., Dailianis, T., Danovaro, R., Estrada, M., Frogliola, C., Galil, B.S., Gasol, J.M., Gertwagen, R., Gil, J., Guilhaumon, F.,

- Kesner-Reyes, K., Kitsos, M.-S., Koukouras, A., Lampadariou, N., Laxamana, E., López-Fé de la Cuadra, C.M., Lotze, H.K., Martin, D., Mouillot, D., Oro, D., Raicevich, S., Rius-Barile, J., Saiz-Salinas, J.I., San Vicente, C., Somot, S., Templado, J., Turon, X., Vafidis, D., Villanueva, R., Voultsiadou, E., 2010. The Biodiversity of the Mediterranean Sea: Estimates, Patterns, and Threats. *PLoS ONE* 5, e11842. doi:10.1371/journal.pone.0011842
- Coll, M., Santojanni, A., Palomera, I., Tudela, S., Arneri, E., 2007. An ecological model of the Northern and Central Adriatic Sea: Analysis of ecosystem structure and fishing impacts. *J. Mar. Syst.* 67, 119–154. doi:10.1016/j.jmarsys.2006.10.002
- Colléter, M., Gascuel, D., Albouy, C., Francour, P., Tito de Moraes, L., Valls, A., Le Loc'h, F., 2014. Fishing inside or outside? A case studies analysis of potential spillover effect from marine protected areas, using food web models. *J. Mar. Syst.* 139, 383–395. doi:10.1016/j.jmarsys.2014.07.023
- Colléter, M., Guitton, J., Gascuel, D., 2013. An Introduction to the EcoTroph R Package: Analyzing Aquatic Ecosystem Trophic Networks 5, 98–107.
- Costello, C., Ovando, D., Clavelle, T., Strauss, C.K., Hilborn, R., Melnychuk, M.C., Branch, T.A., Gaines, S.D., Szuwalski, C.S., Cabral, R.B., others, 2016. Global fishery prospects under contrasting management regimes. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 201520420.
- Cury, P.M., Shannon, L.J., Roux, J.P., Daskalov, G.M., Jarre, A., Moloney, C.L., Pauly, D., 2005. Trophodynamic indicators for an ecosystem approach to fisheries. *ICES J. Mar. Sci. J. Cons.* 62, 430–442.
- Cury, P.M., Shin, Y.-J., Planque, B., Durant, J.M., Fromentin, J.-M., Kramer-Schadt, S., Stenseth, N.C., Travers, M., Grimm, V., 2008. Ecosystem oceanography for global change in fisheries. *Trends Ecol. Evol.* 23, 338–346.
- Daskalov, G.M., Grishin, A.N., Rodionov, S., Mihneva, V., 2007. Trophic cascades triggered by overfishing reveal possible mechanisms of ecosystem regime shifts. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 104, 10518–10523.
- De Angelis, D.L., 1975. Stability and Connectance in Food Web Models. *Ecology* 56, 238–243. doi:10.2307/1935318
- De Fages, E., Ponzevera, C., 1903. *Les pêches maritimes de la Tunisie*, Editions Bouslama Tunis. ed.
- De Ruiter, P.C., Neutel, A.-M., Moore, J.C., 1995. Energetics, patterns of interaction strengths, and stability in real ecosystems. *Science* 269, 1257.
- DeYoung, B., Heath, M., Werner, F., Chai, F., Megrey, B., Monfray, P., 2004. Challenges of modeling ocean basin ecosystems. *Science* 304, 1463–1466.
- Elton, C., 1927. *Animal ecology*. 207 pp. Sidgwick Jackson LTD Lond.
- Evans, G.T., Parslow, J.S., 1985. A model of annual plankton cycles. *Biol. Oceanogr.* 3, 327–347.
- Finn, J.T., 1980. Flow analysis of models of the Hubbard Brook ecosystem. *Ecology* 562–571.
- Fisheries and Oceans Canada, Boldt, J., Martone, R., Samhoury, J., Perry, I., Itoh, S., Chung, I.K., Takahashi, M., Yoshi, N., 2014. *Developing Ecosystem Indicators*

- for Responses to Multiple Stressors. *Oceanography* 27, 116–133. doi:10.5670/oceanog.2014.91
- Food and Agriculture Organization of the United Nations, 2014. State of the world fisheries and aquaculture 2014. Food & Agriculture Organization, Place of publication not identified.
- Food and Agriculture Organization of the United Nations (Ed.), 2008. Fisheries management. 2, The ecosystem approach to fisheries, FAO technical guidelines for responsible fisheries. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- Food And Agriculture Organization Of The United Nations, 2008. Aménagement des pêches: l'approche écosystemique des pêches. Food & Agriculture Organization, S.I.
- Fouzai, N., Coll, M., Palomera, I., Santojanni, A., Arneri, E., Christensen, V., 2012. Fishing management scenarios to rebuild exploited resources and ecosystems of the Northern-Central Adriatic (Mediterranean Sea). *J. Mar. Syst.* 102–104, 39–51. doi:10.1016/j.jmarsys.2012.05.003
- Franks, P.J., 2002. NPZ models of plankton dynamics: their construction, coupling to physics, and application. *J. Oceanogr.* 58, 379–387.
- Froese, R., Stern-Pirlot, A., Winker, H., Gascuel, D., 2008. Size matters: How single-species management can contribute to ecosystem-based fisheries management. *Fish. Res.* 92, 231–241. doi:10.1016/j.fishres.2008.01.005
- Fu, C., Perry, R.I., Shin, Y.-J., Schweigert, J., Liu, H., 2013. An ecosystem modelling framework for incorporating climate regime shifts into fisheries management. *Prog. Oceanogr.* 115, 53–64. doi:10.1016/j.pocean.2013.03.003
- Fulton, E.A., 2010. Approaches to end-to-end ecosystem models. *J. Mar. Syst.* 81, 171 – 183. doi:10.1016/j.jmarsys.2009.12.012
- Fulton, E.A., Bax, N.J., Bustamante, R.H., Dambacher, J.M., Dichmont, C., Dunstan, P.K., Hayes, K.R., Hobday, A.J., Pitcher, R., Plagányi, É.E., Punt, A.E., Savina-Rolland, M., Smith, A.D.M., Smith, D.C., 2015. Modelling marine protected areas: insights and hurdles. *Phil Trans R Soc B* 370, 20140278. doi:10.1098/rstb.2014.0278
- Fulton, E.A., Smith, A.D., Johnson, C.R., 2003. Effect of complexity on marine ecosystem models. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 253, 1–16.
- Fulton, E.A., Smith, A.D.M., Smith, D.C., Johnson, P., 2014. An Integrated Approach Is Needed for Ecosystem Based Fisheries Management: Insights from Ecosystem-Level Management Strategy Evaluation. *PLOS ONE* 9, e84242. doi:10.1371/journal.pone.0084242
- Fulton, E., Smith, A., Punt, A., 2005. Which ecological indicators can robustly detect effects of fishing? *ICES J. Mar. Sci.* 62, 540–551. doi:10.1016/j.icesjms.2004.12.012
- Gaines, S.D., White, C., Carr, M.H., Palumbi, S.R., 2010. Designing marine reserve networks for both conservation and fisheries management. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 107, 18286–18293. doi:10.1073/pnas.0906473107

- Gasche, L., Gascuel, D., 2013. EcoTroph: a simple model to assess fishery interactions and their impacts on ecosystems. *ICES J. Mar. Sci.* doi:10.1093/icesjms/fst016
- Gasche, L., Gascuel, D., Shannon, L., Shin, Y.-J., 2012. Global assessment of the fishing impacts on the Southern Benguela ecosystem using an EcoTroph modelling approach. *J. Mar. Syst.* 90, 1–12. doi:10.1016/j.jmarsys.2011.07.012
- Gascuel, D., 2005. The trophic-level based model: A theoretical approach of fishing effects on marine ecosystems. *Ecol. Model.* 189, 315–332. doi:10.1016/j.ecolmodel.2005.03.019
- Gascuel, D., Guenette, S., Pauly, D., 2011. The trophic-level-based ecosystem modelling approach: theoretical overview and practical uses. *ICES J. Mar. Sci.* 68, 1403–1416. doi:10.1093/icesjms/fsr062
- Gascuel, D., Morissette, L., Palomares, M.L.D., Christensen, V., 2008. Trophic flow kinetics in marine ecosystems: Toward a theoretical approach to ecosystem functioning. *Ecol. Model.* 217, 33–47. doi:10.1016/j.ecolmodel.2008.05.012
- Gascuel, D., Pauly, D., 2009. EcoTroph: Modelling marine ecosystem functioning and impact of fishing. *Ecol. Model.* 220, 2885–2898. doi:10.1016/j.ecolmodel.2009.07.031
- Gascuel, D., Tremblay-Boyer, L., Pauly, D., 2009. EcoTroph (ET): a trophic level based software for assessing the impacts of fishing on aquatic ecosystems. *Fish. Cent. Res. Rep.* 17, 82.
- Gharbi, H., Zaarah, Y., 2001. Rapport sur les résultats des prospections réalisées dans le golfe de Gabès du 14 au 16 novembre 2001 (Rapport de l'Institut National Scientifique et Technique d'océanographie et de pêche). Institut National des Sciences et Technologies de la Mer, Salammbô. Tunisie.
- Global Footprint Network, 2016. National Footprint Accounts, 2016 Edition.
- Greenstreet, S.P., Rossberg, A.G., Fox, C.J., Le Quesne, W.J., Blasdale, T., Boulcott, P., Mitchell, I., Millar, C., Moffat, C.F., 2012. Demersal fish biodiversity: species-level indicators and trends-based targets for the Marine Strategy Framework Directive. *ICES J. Mar. Sci. J. Cons.* 69, 1789–1801.
- Greenstreet, S.P.R., Rogers, S.I., Rice, J.C., Piet, G.J., Guirey, E.J., Fraser, H.M., Fryer, R.J., 2011. Development of the EcoQO for the North Sea fish community. *ICES J. Mar. Sci.* 68, 1–11. doi:10.1093/icesjms/fsq156
- Grimm, V., Revilla, E., Berger, U., Jeltsch, F., Mooij, W.M., Railsback, S.F., Thulke, H.-H., Weiner, J., Wiegand, T., DeAngelis, D.L., 2005. Pattern-oriented modeling of agent-based complex systems: lessons from ecology. *science* 310, 987–991.
- Grüss, A., Schirripa, M.J., Chagaris, D., Drexler, M., Simons, J., Verley, P., Shin, Y.-J., Karnauskas, M., Oliveros-Ramos, R., Ainsworth, C.H., 2015. Evaluation of the trophic structure of the West Florida Shelf in the 2000s using the ecosystem model OSMOSE. *J. Mar. Syst.* 144, 30–47. doi:10.1016/j.jmarsys.2014.11.004
- Grüss, A., Schirripa, M.J., Chagaris, D., Velez, L., Shin, Y.-J., Verley, P., Oliveros-Ramos, R., Ainsworth, C.H., 2016. Estimating natural mortality rates and simulating fishing scenarios for Gulf of Mexico red grouper (*Epinephelus morio*)

- using the ecosystem model OSMOSE-WFS. *J. Mar. Syst.* 154, Part B, 264–279. doi:10.1016/j.jmarsys.2015.10.014
- Guyennon, A., Baklouti, M., Diaz, F., Palmieri, J., Beuvier, J., Lebaupin-Brossier, C., Arsouze, T., Béranger, K., Dutay, J.-C., Moutin, T., 2015. New insights into the organic carbon export in the Mediterranean Sea from 3-D modeling. *Biogeosciences* 12, 7025–7046. doi:10.5194/bg-12-7025-2015
- Halouani, G., Ben Rais Lasram, F., Khalfallah, M., Zeller, D., Pauly, D., 2015. Reconstruction of Marine Fisheries catches for Tunisia (1950-2010). *Fish. Cent. Univ. Br. Columbia Work. Pap.* 2015–95.
- Hardin, G., 1968. The Tragedy of the Commons. *Science* 162, 1243–1248. doi:10.1126/science.162.3859.1243
- Hattab, T., Albouy, C., Ben Rais Lasram, F., Somot, S., Le Loc'h, F., Leprieur, F., 2014. Towards a better understanding of potential impacts of climate change on marine species distribution: a multiscale modelling approach. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 23, 1417–1429. doi:10.1111/geb.12217
- Hattab, T., Ben Rais Lasram, F., Albouy, C., Romdhane, M.S., Jarboui, O., Halouani, G., Cury, P., Le Loc'h, F., 2013a. An ecosystem model of an exploited southern Mediterranean shelf region (Gulf of Gabes, Tunisia) and a comparison with other Mediterranean ecosystem model properties. *J. Mar. Syst.* 128, 159–174. doi:10.1016/j.jmarsys.2013.04.017
- Hattab, T., Ben Rais Lasram, F., Albouy, C., Sammari, C., Romdhane, M.S., Cury, P., Leprieur, F., Le Loc'h, F., 2013b. The Use of a Predictive Habitat Model and a Fuzzy Logic Approach for Marine Management and Planning. *PLoS ONE* 8, e76430. doi:10.1371/journal.pone.0076430
- Hattab, T., Ben Rais Lasram, F., Sammari, C., 2011. Modélisation de l'habitat des ressources halieutiques dans le golfe de Gabès et projections selon un scénario de changement global.
- Hattour, A., 1999. Rapport final des activités de recherche sur les grands pélagiques des eaux tunisiennes. Institut National des Sciences et Technologies de la Mer.
- Hattour, A., 1991. Le chalutage dans les eaux Tunisiennes réalités et considérations législatives particulièrement dans le Golfe de Tunis et de Gabès. (Note de l'Institut National Scientifique et Technique d'océanographie et de pêche). Institut National des Sciences et Technologies de la Mer, Salammbô. Tunisie.
- Hattour, A., Ben Mustapha, K., 2013. Le couvert végétal marin dans le golfe de Gabès: Cartographie et réseau de surveillance de l'herbier de Posidonie. Publication de l'Inst.Natn.Sci.Tech.Mer.
- Haye, A. de D.I. de la, 1994. *Recueil Des Cours: Collected Courses of the Hague Academy of International Law : 1992.* Martinus Nijhoff Publishers.
- Hayes, K., Dambacher, J., Lyne, V., Sharples, R., Rochester, W., Dutra, L., Smith, R., 2012. Ecological Indicators for Australia's Exclusive Economic Zone: Rationale and Approach with Application to the South West Marine Region. A report prepared for the Australian Government Department of Sustainability, Environment, Water, Population and Communities. CSIRO Wealth from Oceans Flagship, Hobart.

- Herrmann, M.J., Somot, S., 2008. Relevance of ERA40 dynamical downscaling for modeling deep convection in the Mediterranean Sea. *Geophys. Res. Lett.* 35.
- Heymans, J.J., Coll, M., Link, J.S., Mackinson, S., Steenbeek, J., Walters, C., Christensen, V., 2016. Best practice in Ecopath with Ecosim food-web models for ecosystem-based management. *Ecol. Model.* doi:10.1016/j.ecolmodel.2015.12.007
- Holland, D., 2010. Management Strategy Evaluation and Management Procedures (OECD Food, Agriculture and Fisheries Papers No. 25).
- Ivanović, R.F., Freer, J.E., 2009. Science versus politics: truth and uncertainty in predictive modelling. *Hydrol. Process.* 23, 2549–2554. doi:10.1002/hyp.7406
- Jabeur, C., Gobert, B., Missaoui, H., 2000. Typologie de la flottille de pêche côtière dans le golfe de Gabès (Tunisie). *Aquat. Living Resour.* 13, 421–428. doi:10.1016/S0990-7440(00)01069-X
- Jarboui, O., Zamouri, N., Ben Hadj Hamida, N., Hechmi, M., 2005. Etude des rejets du chalutage benthique sur les côtes tunisiennes (Rapport de l'Institut National Scientifique et Technique d'océanographie et de pêche). Institut National des Sciences et Technologies de la Mer, Salammbô. Tunisie.
- Jribi, I., Bradai, M., 2012. First record of the Lessepsian migrant species *Lagocephalus sceleratus* (Gmelin, 1789) (Actinopterygii: Tetraodontidae) in the Central Mediterranean. *BiolInvasions Rec.* 1, 49–52. doi:10.3391/bir.2012.1.1.11
- Kempf, A., Stelzenmüller, V., Akimova, A., Floeter, J., 2013. Spatial assessment of predator–prey relationships in the North Sea: the influence of abiotic habitat properties on the spatial overlap between 0-group cod and grey gurnard. *Fish. Oceanogr.* 22, 174–192. doi:10.1111/fog.12013
- Kerr, S.R., Dickie, L.M., 2001. The biomass spectrum: a predator-prey theory of aquatic production. Columbia University Press.
- Laevastu, T., Larkins, H.A., 1981. Marine Fisheries Ecosystem; Its quantitative evaluation and management.
- Lahbib, S., Hattab, T., Cherif, S., 2011. Marine and Coastal Database Management and Geographical Information System - Contribution for marine research: Case of gulf of Gabes, Tunisia, in: Proceedings of CoastGIS 2011 Conference. Oostende, Belgium, pp. 74–82.
- Lakhrech, H., 2013. Etude de la mégafaune benthique du golfe de Gabès : Systématique, biologie et cartographie. (Thèse de doctorat en Sciences Biologiques). Faculté des Sciences de Sfax, Sfax.
- Lamon, L., Rizzi, J., Bonaduce, A., Dubois, C., Lazzari, P., Ghenim, L., Gana, S., Somot, S., Li, L., Canu, D.M., Solidoro, C., Pinardi, N., Marcomini, A., 2013. An ensemble of models for identifying climate change scenarios in the Gulf of Gabes, Tunisia. *Reg. Environ. Change.* doi:10.1007/s10113-013-0430-x
- Lasram, F.B.R., Hattab, T., Halouani, G., Romdhane, M.S., Le Loc'h, F., 2015. Modeling of beta diversity in tunisian waters: predictions using generalized dissimilarity modeling and bioregionalisation using fuzzy clustering. *PloS One* 10, e0131728.

- Lassalle, G., Gascuel, D., Le Loc'h, F., Lobry, J., Pierce, G.J., Ridoux, V., Santos, M.B., Spitz, J., Niquil, N., 2012. An ecosystem approach for the assessment of fisheries impacts on marine top predators: the Bay of Biscay case study. *ICES J. Mar. Sci.* 69, 925–938. doi:10.1093/icesjms/fss049
- Latour, R.J., Brush, M.J., Bonzek, C.F., 2003. Toward ecosystem-based fisheries management: strategies for multispecies modeling and associated data requirements. *Fisheries* 28, 10–22.
- Le Danois, E., 1925. Recherches sur les fonds chalutables des côtes de Tunisie et d'Algérie (Croisière du chalutier "Tanche" en 1924). OSTPM.
- Libralato, S., Coll, M., Tudela, S., Palomera, I., Pranovi, F., 2008. Novel index for quantification of ecosystem effects of fishing as removal of secondary production. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 355, 107–129. doi:10.3354/meps07224
- Link, J.S., 2002. What does ecosystem-based fisheries management mean. *Fisheries* 27, 18–21.
- Link, J.S., Stockhausen, W.T., Methratta, E.T., others, 2005. Food-web theory in marine ecosystems. *Aquat. Food Webs Ecosyst. Approach Oxf. Univ. Press Oxf.* 98–114.
- Lotze, H.K., Coll, M., Dunne, J.A., 2011. Historical Changes in Marine Resources, Food-web Structure and Ecosystem Functioning in the Adriatic Sea, Mediterranean. *Ecosystems* 14, 198–222. doi:10.1007/s10021-010-9404-8
- Mahévas, S., Pelletier, D., 2004. ISIS-Fish, a generic and spatially explicit simulation tool for evaluating the impact of management measures on fisheries dynamics. *Ecol. Model.* 171, 65–84.
- Marchal, P., De Oliveira, J.A., Lorance, P., Baulier, L., Pawlowski, L., 2013. What is the added value of including fleet dynamics processes in fisheries models? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 70, 992–1010.
- Marzloff, M., Shin, Y.J., Tam, J., Travers, M., Bertrand, A., 2009. Trophic structure of the Peruvian marine ecosystem in 2000–2006: Insights on the effects of management scenarios for the hake fishery using the IBM trophic model *Osmose*. *J. Mar. Syst.* 75, 290–304.
- Maynou, F., Sbrana, M., Sartor, P., Maravelias, C., Kavadas, S., Damalas, D., Cartes, J.E., Osio, G., 2011. Estimating Trends of Population Decline in Long-Lived Marine Species in the Mediterranean Sea Based on Fishers' Perceptions. *PLoS ONE* 6, e21818. doi:10.1371/journal.pone.0021818
- Meadows, D.H., Meadows, D., Randers, J., Behrens III, W.W., 1972. *The Limits to Growth : A Report for the Club of Rome's Project on the Predicament of Mankind* (New York: Universe). New York: Univers.
- Missaoui, H., Zaouali, J., 1995. Apparition de nouveaux crustacés dans les pêches crevettières du golfe de Gabès, Tunisie. *Mar. Life* 5, 27–34.
- Mosbah, S., Verdoit-Jarraya, M., Ghorbel, M., Jarbouï, O., Lenfant, P., 2013. Modelling temporal evolution of the production from coastal fishery and bottom trawling during one decade (1995-2006) in the gulf of Gabes (Tunisia).

- Moussa, F., 1985. Vicissitudes de la notion de domaine public maritime en droit tunisien. Le régime des pêcheries fixes de la basse-mer, le k'sir du golfe de Gabès, *Annuaire de l'Afrique du Nord* 1983. Paris : CNRS.
- Mullon, C., Fréon, P., Cury, P., 2005. The dynamics of collapse in world fisheries. *Fish Fish.* 6, 111–120.
- Odum, W., Heald, E.J., Cronin, L., 1975. detritus-based food web of an estuarine mangrove community. *Estuar. Res.* 265–286.
- Oliveros-Ramos, R., 2016. *calibrar: Automated Parameter Estimation for Complex (Ecological) Models.*
- Oliveros-Ramos, R., Shin, Y.-J., 2016. *Calibrar: an R package for fitting complex ecological models.* ArXiv Prepr. ArXiv160303141.
- Oliveros-Ramos, R., Verley, P., Shin, Y.-J., 2015. A sequential approach to calibrate ecosystem models with multiple time series data. ArXiv Prepr. ArXiv150906123.
- Ostrom, E., 1990. *Governing the commons: The evolution of institutions for collective action.* Cambridge University Press Cambridge:
- Palomares, M.L., Pauly, D., 1998. Predicting food consumption of fish populations as functions of mortality, food type, morphometrics, temperature and salinity. *Mar. Freshw. Res.* 49, 447–453.
- Palomera, I., Olivar, M.P., Salat, J., Sabatés, A., Coll, M., García, A., Morales-Nin, B., 2007. Small pelagic fish in the NW Mediterranean Sea: An ecological review. *Prog. Oceanogr.* 74, 377–396. doi:10.1016/j.pocean.2007.04.012
- Papaconstantinou, C., Farrugio, H., 2000. Fisheries in the Mediterranean. *Mediterr. Mar. Sci.* 1, 5–18.
- Pauly, D., 1980. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *J. Cons.* 39, 175–192. doi:10.1093/icesjms/39.2.175
- Pauly, D., Christensen, V., Dalsgaard, J., Froese, R., Torres, F., 1998. Fishing Down Marine Food Webs. *Science* 279, 860–863. doi:10.1126/science.279.5352.860
- Pauly, D., Christensen, V., Guénette, S., Pitcher, T.J., Sumaila, U.R., Walters, C.J., Watson, R., Zeller, D., 2002. Towards sustainability in world fisheries. *Nature* 418, 689–695.
- Pauly, D., Christensen, V., others, 1995. Primary production required to sustain global fisheries. *Nature* 374, 255–257.
- Pauly, D., Watson, R., 2005. Background and interpretation of the “Marine Trophic Index” as a measure of biodiversity. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 360, 415–423. doi:10.1098/rstb.2004.1597
- Pelletier, D., Mahévas, S., 2005. Spatially explicit fisheries simulation models for policy evaluation. *Fish Fish.* 6, 307–349. doi:10.1111/j.1467-2979.2005.00199.x
- Pennino, M.G., Conesa, D., López-Quílez, A., others, 2011. Trophic indicators to measure the impact of fishing on an exploited ecosystem. *Anim. Biodivers. Conserv.* 34, 123–131.
- Pikitch, E.K., Santora, C., Babcock, E.A., Bakun, A., Bonfil, R., Conover, D.O., Dayton, P., Doukakis, P., Fluharty, D., Heneman, B., Houde, E.D., Link, J., Livingston, P.A., Mangel, M., McAllister, M.K., Pope, J., Sainsbury, K.J., 2004. Ecosystem-

- Based Fishery Management. *Science* 305, 346–347. doi:10.1126/science.1098222
- Pimm, S.L., 2002. *Food webs*. University of Chicago Press, Chicago.
- Piroddi, C., Bearzi, G., Gonzalvo, J., Christensen, V., 2011. From common to rare: The case of the Mediterranean common dolphin. *Biol. Conserv.* 144, 2490–2498. doi:10.1016/j.biocon.2011.07.003
- Pitcher, T.J., 2005. Back-to-the-future: a fresh policy initiative for fisheries and a restoration ecology for ocean ecosystems. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 360, 107–121. doi:10.1098/rstb.2004.1575
- Plagányi, É.E., Food, Nations, A.O. of the U., 2007. *Models for an ecosystem approach to fisheries*. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- Plagányi, É.E., Punt, A.E., Hillary, R., Morello, E.B., Thébaud, O., Hutton, T., Pillans, R.D., Thorson, J.T., Fulton, E.A., Smith, A.D.M., Smith, F., Bayliss, P., Haywood, M., Lyne, V., Rothlisberg, P.C., 2014. Multispecies fisheries management and conservation: tactical applications using models of intermediate complexity. *Fish Fish.* 15, 1–22. doi:10.1111/j.1467-2979.2012.00488.x
- Polovina, J., 1984. Model of a coral reef ecosystem. *Coral Reefs* 3, 1–11. doi:10.1007/BF00306135
- Pope, J., 1979. A modified cohort analysis in which constant natural mortality is replaced by estimates of predation levels. International Council for the Exploration of the Sea, Pelagic Fish Committee.
- Punt, A.E., Butterworth, D.S., de Moor, C.L., De Oliveira, J.A.A., Haddon, M., 2014. Management strategy evaluation: best practices. *Fish Fish.* 17, 303–334. doi:10.1111/faf.12104
- Rabaoui, L., Arculeo, M., Mansour, L., Tlig-Zouari, S., 2015. Occurrence of the lessepsian species *Portunus segnis* (Crustacea: Decapoda) in the Gulf of Gabes (Tunisia): first record and new information on its biology and ecology. *Cah. Biol. Mar.* 56, 169–175.
- Rabaoui, L., Balti, R., Zrelli, R., Tlig-Zouari, S., 2013. Assessment of heavy metals pollution in the gulf of Gabes (Tunisia) using four mollusk species. *Mediterr. Mar. Sci.* 0. doi:10.12681/mms.504
- Rees, W.E., 1992. Ecological footprints and appropriated carrying capacity: what urban economics leaves out. *Environ. Urban.* 4, 121–130.
- Roberts, C.M., Bohnsack, J.A., Gell, F., Hawkins, J.P., Goodridge, R., 2001. Effects of Marine Reserves on Adjacent Fisheries. *Science* 294, 1920–1923. doi:10.1126/science.294.5548.1920
- Romagnoni, G., Mackinson, S., Hong, J., Eikeset, A.M., 2015. The Ecospace model applied to the North Sea: Evaluating spatial predictions with fish biomass and fishing effort data. *Ecol. Model.* 300, 50–60. doi:10.1016/j.ecolmodel.2014.12.016
- Rombouts, I., Beaugrand, G., Fizzala, X., Gaill, F., Greenstreet, S.P.R., Lamare, S., Le Loc'h, F., McQuatters-Gollop, A., Mialet, B., Niquil, N., Percelay, J., Renaud, F., Rossberg, A.G., Féral, J.P., 2013. Food web indicators under the Marine

- Strategy Framework Directive: From complexity to simplicity? *Ecol. Indic.* 29, 246–254. doi:10.1016/j.ecolind.2012.12.021
- Romdhane, M.S., 1998. La pêche artisanale en Tunisie. Évolution des techniques ancestrales. *Mélanges Ecole Fr. Rome Antiq.* 110, 61–80. doi:10.3406/mefr.1998.2021
- Rose, K.A., Allen, J.I., Artioli, Y., Barange, M., Blackford, J., Carlotti, F., Cropp, R., Daewel, U., Edwards, K., Flynn, K., Hill, S.L., HilleRisLambers, R., Huse, G., Mackinson, S., Megrey, B., Moll, A., Rivkin, R., Salihoglu, B., Schrum, C., Shannon, L., Shin, Y.-J., Smith, S.L., Smith, C., Solidoro, C., St. John, M., Zhou, M., 2010. End-To-End Models for the Analysis of Marine Ecosystems: Challenges, Issues, and Next Steps. *Mar. Coast. Fish.* 2, 115–130. doi:10.1577/C09-059.1
- Sammari, C., Koutitonsky, V.G., Moussa, M., 2006. Sea level variability and tidal resonance in the Gulf of Gabes, Tunisia. *Cont. Shelf Res.* 26, 338–350. doi:10.1016/j.csr.2005.11.006
- Shin, Y.-J., Cury, P., 2004. Using an individual-based model of fish assemblages to study the response of size spectra to changes in fishing. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 61, 414–431. doi:10.1139/f03-154
- Shin, Y.-J., Cury, P., 2001a. Interactions trophiques fondées sur la taille et dynamiques des communautés de poissons marins : exploration à l'aide d'un modèle spatial individus-centre. *Aquat. Living Resour.* 14, 65–80.
- Shin, Y.-J., Cury, P., 2001b. Exploring fish community dynamics through size-dependent trophic interactions using a spatialized individual-based model. *Aquat. Living Resour.* 14, 65–80.
- Siokou-Frangou, I., Christaki, U., Mazzocchi, M., Montesor, M., Ribera d'Alcalá, M., Vaqué, D., Zingone, A., 2010. Plankton in the open Mediterranean Sea: a review. *Biogeosciences* 7, 1543–1586.
- Skliris, N., Sofianos, S., Gkanasos, A., Mantziafou, A., Vervatis, V., Axaopoulos, P., Lascaratos, A., 2011. Decadal scale variability of sea surface temperature in the Mediterranean Sea in relation to atmospheric variability. *Ocean Dyn.* 62, 13–30. doi:10.1007/s10236-011-0493-5
- Smith, A.D.M., Brown, C.J., Bulman, C.M., Fulton, E.A., Johnson, P., Kaplan, I.C., Lozano-Montes, H., Mackinson, S., Marzloff, M., Shannon, L.J., Shin, Y.-J., Tam, J., 2011. Impacts of Fishing Low-Trophic Level Species on Marine Ecosystems. *Science* 333, 1147–1150. doi:10.1126/science.1209395
- Smith, A.D.M., Fulton, E.J., Hobday, A.J., Smith, D.C., Shoulder, P., 2007. Scientific tools to support the practical implementation of ecosystem-based fisheries management. *ICES J. Mar. Sci. J. Cons.* 64, 633–639. doi:10.1093/icesjms/fsm041
- Sorokin, Y.I., 1990. Aspects of trophic relations, productivity and energy balance in coral-reef ecosystems. *Ecosyst. World* 25, 401–418.
- Soulié, J.-C., Thébaud, O., 2006. Modeling fleet response in regulated fisheries: An agent-based approach. *Math. Comput. Model.* 44, 553–564.

- the IndiSeas Working Group, Shin, Y.-J., Bundy, A., Shannon, L.J., Blanchard, J.L., Chuenpagdee, R., Coll, M., Knight, B., Lynam, C., Piet, G., Richardson, A.J., 2012. Global in scope and regionally rich: an IndiSeas workshop helps shape the future of marine ecosystem indicators. *Rev. Fish Biol. Fish.* 22, 835–845. doi:10.1007/s11160-012-9252-z
- Thuiller, W., Lafourcade, B., Engler, R., Araújo, M.B., 2009. BIOMOD - a platform for ensemble forecasting of species distributions. *Ecography* 32, 369–373. doi:10.1111/j.1600-0587.2008.05742.x
- Tortonese, E., 1985. Distribution and Ecology of Endemic Elements in the Mediterranean Fauna (Fishes and Echinoderms), in: Moraitou-Apostolopoulou, P.M., Kiortsis, P.V. (Eds.), *Mediterranean Marine Ecosystems*, NATO Conference Series. Springer US, pp. 57–83.
- Travers, M., 2009. Couplage de modèles trophiques et effets combinés de la pêche et du climat, Coupling trophodynamic models for assessing the combined effects of fishing and climate. Université Pierre et Marie Curie.
- Travers, M., Shin, Y.-J., Jennings, S., Cury, P., 2007. Towards end-to-end models for investigating the effects of climate and fishing in marine ecosystems. *Prog. Oceanogr.* 75, 751–770.
- Travers, M., Shin, Y.-J., Jennings, S., Machu, E., Huggett, J.A., Field, J.G., Cury, P.M., 2009. Two-way coupling versus one-way forcing of plankton and fish models to predict ecosystem changes in the Benguela. *Ecol. Model.* 220, 3089–3099. doi:10.1016/j.ecolmodel.2009.08.016
- Travers, M., Shin, Y.-J., Shannon, L., Cury, P., 2006. Simulating and testing the sensitivity of ecosystem-based indicators to fishing in the southern Benguela ecosystem. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 63, 943–956. doi:10.1139/f06-003
- Travers, M., Watermeyer, K., Shannon, L.J., Shin, Y.-J., 2010. Changes in food web structure under scenarios of overfishing in the southern Benguela: Comparison of the Ecosim and OSMOSE modelling approaches. *J. Mar. Syst.* 79, 101–111. doi:10.1016/j.jmarsys.2009.07.005
- Travers-Trolet, M., Shin, Y.-J., Field, J., 2014a. An end-to-end coupled model ROMS-N2P2Z2D2-OSMOSE of the southern Benguela foodweb: parameterisation, calibration and pattern-oriented validation. *Afr. J. Mar. Sci.* 36, 11–29. doi:10.2989/1814232X.2014.883326
- Travers-Trolet, M., Shin, Y.-J., Shannon, L.J., Moloney, C.L., Field, J.G., 2014b. Combined Fishing and Climate Forcing in the Southern Benguela Upwelling Ecosystem: An End-to-End Modelling Approach Reveals Dampened Effects. *PLoS ONE* 9, e94286. doi:10.1371/journal.pone.0094286
- Tsagarakis, K., Coll, M., Giannoulaki, M., Somarakis, S., Papaconstantinou, C., Machias, A., 2010. Food-web traits of the North Aegean Sea ecosystem (Eastern Mediterranean) and comparison with other Mediterranean ecosystems. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 88, 233–248. doi:10.1016/j.ecss.2010.04.007

- Tyberghein, L., Verbruggen, H., Pauly, K., Troupin, C., Mineur, F., De Clerck, O., 2012. Bio-ORACLE: a global environmental dataset for marine species distribution modelling. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 21, 272–281.
- UNDP (Ed.), 2015. Work for human development, Human development report. United Nations Development Programme, New York, NY.
- Wackernagel, M., Rees, W., 1998. *Our Ecological Footprint: Reducing Human Impact on the Earth*. New Society Publishers.
- Walters, C., Christensen, V., Pauly, D., 1997. Structuring dynamic models of exploited ecosystems from trophic mass-balance assessments. *Rev. Fish Biol. Fish.* 7, 139–172.
- Walters, C., Christensen, V., Walters, W., Rose, K., 2010. Representation of multistanza life histories in Ecospace models for spatial organization of ecosystem trophic interaction patterns. *Bull. Mar. Sci.* 86, 439–459.
- Walters, C., Pauly, D., Christensen, V., 1999. Ecospace: prediction of mesoscale spatial patterns in trophic relationships of exploited ecosystems, with emphasis on the impacts of marine protected areas. *Ecosystems* 2, 539–554.
- Walters, C., Pauly, D., Christensen, V., Kitchell, J.F., 2000. Representing Density Dependent Consequences of Life History Strategies in Aquatic Ecosystems: EcoSim II. *Ecosystems* 3, 70–83. doi:10.1007/s100210000011
- Yemane, D., Shin, Y.-J., Field, J.G., 2009. Exploring the effect of Marine Protected Areas on the dynamics of fish communities in the southern Benguela: an individual-based modelling approach. *ICES J. Mar. Sci. J. Cons.* 66, 378–387. doi:10.1093/icesjms/fsn171

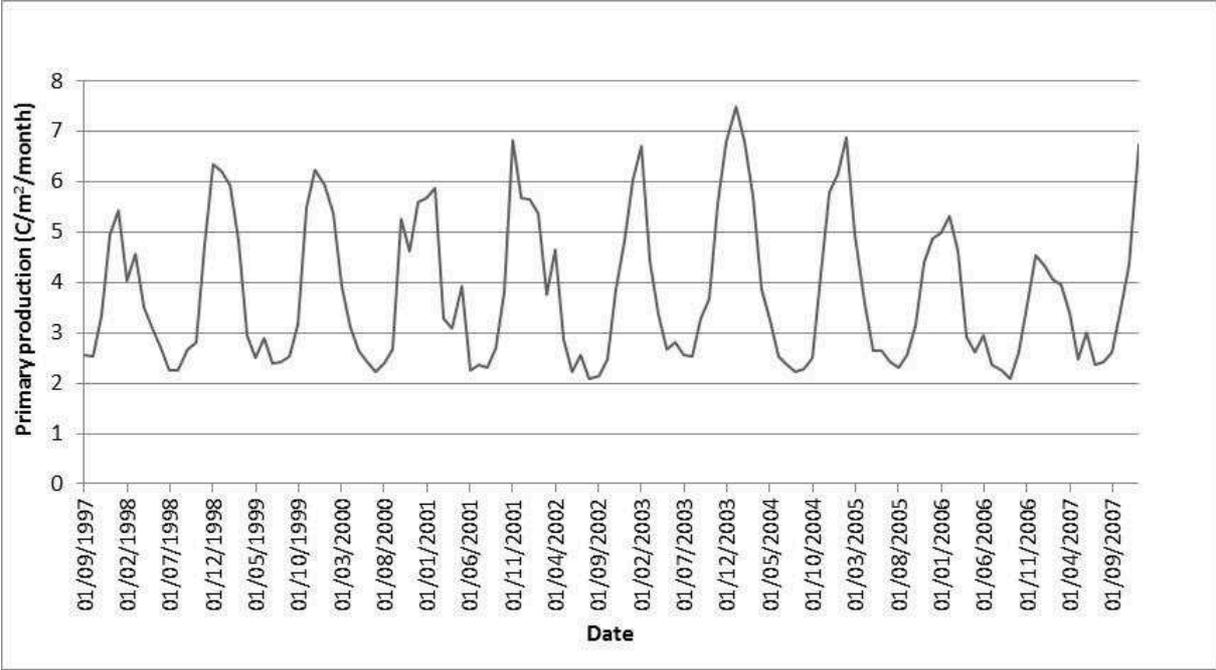
Les Annexes

Annexe A : Les paramètres du modèle Ecopath du golfe de Gabès

Group name	Trophic level	Biomass (t.km ⁻²)	Production / biomass (year ⁻¹)	Consumption / biomass (year ⁻¹)	Ecotrophic efficiency	Production / consumption
Phytoplankton	1	7.65	160	0	0.309	
Macro-algae	1	2.188	13.4	0	0.95	
Posidonia oceanica	1	0.046	15.033	0	0.95	
Micro and mesozooplankton	2.105	8.46	32.395	51.069	0.95	0.634
Macrozooplankton	3.093	3.463	22.65	56.57	0.95	0.4
Foraminifera	2	0.368	7.844	23.532	0.95	0.333
Invertebrate suspension feeders	2.725	7.382	1.647	9.904	0.95	0.166
Polychaetes	2.361	4.416	3.502	19.723	0.95	0.178
Amphipoda and Isopoda	2	5.464	2.405	26.199	0.95	0.092
Echinoderms	2.327	4.526	0.57	2.46	0.95	0.232
Benthic molluscs	2.353	4.258	1.886	9.386	0.95	0.201
Crabs	3.211	2.089	2.555	4.953	0.95	0.516
Benthic cephalopods	3.701	0.552	2.8	5.642	0.968	0.496
Benthopelagic cephalopods	4.225	0.065	2.712	31.64	0.885	0.086
Mantis shrimp	3.716	0.56	1.59	4.854	0.884	0.328
Caramote prawn	3.279	0.131	2.26	7.665	0.994	0.295
Alien shrimps	2.868	0.125	3.8	7.665	0.996	0.496
Deep shrimps	3.27	0.036	2.796	7.665	0.952	0.365
Horse mackerel	3.663	1.55	0.716	9.044	0.997	0.079
European pilchard	3.122	3.829	1.116	11.403	0.927	0.098
Round sardinella	3.125	1.85	0.853	9.635	0.953	0.089
European anchovy	3.081	0.7	1.089	10.505	0.882	0.104
Picarel	3.104	0.618	0.882	27.28	0.791	0.032
Bogue	3.2	0.538	0.772	19.813	0.782	0.039
Benthic invertebrate feeders (1)	3.537	0.21	0.608	6.834	0.997	0.089
Benthic invertebrate feeders (2)	3.391	0.049	0.723	8.529	0.946	0.085
Mullets	3.305	0.085	1.31	6.587	0.99	0.199
Piscivorous Fish	4.213	0.067	0.359	4.335	0.788	0.083
Sparidae	3.313	0.216	0.779	7.832	0.959	0.099
Macro-carnivorous Fish (1)	4.026	0.189	0.639	9.38	0.999	0.068
Macro-carnivorous Fish (2)	4.056	0.052	0.571	8.529	0.949	0.067
Rays (1)	4.06	0.363	0.239	3.277	0.095	0.073
Rays (2)	3.78	0.133	0.342	3.736	0.267	0.092
Sharks	4.355	0.193	0.544	4.233	0.22	0.128
Small tuna	4.419	0.074	0.591	8.193	0.95	0.072

Group name	Trophic level	Biomass (t.km ⁻²)	Production / biomass (year ⁻¹)	Consumption / biomass (year ⁻¹)	Ecotrophic efficiency	Production / consumption
Medium pelagic fish	4.118	1.462	0.111	1.306	0.891	0.085
Atlantic bluefin tuna	4.381	0.23	0.313	3.513	0.899	0.089
Dolphins	4.339	0.08	0.075	14.361	0	0.005
Sea birds	3.772	0.002	0.2	62.751	0	0.003
Discards	1	0.381			0.447	
Detritus	1	30			0.28	

Annexe B : Série temporelle de la production primaire dans le golfe de Gabès sur la période 1997 – 2007. Données téléchargées à partir de <http://www.science.oregonstate.edu/ocean.productivity/index.php>



Annexe C : Définition des habitats de chaque groupe trophique selon la nature du fond et la profondeur (0 : absence, 1 : présence) dans le modèle Ecospace du golfe de Gabès

Group \ habitat	All habitats	Deep mud (depth>100)	Offshore muddy sand and gravel (depth>100)	Posidonia high density (20<depth<35)	Circaillitoral bioclastic muddy sand (depth>100)	Circaillitoral bioclastic muddy sand (50<depth<100)	Circaillitoral bioclastic muddy sand (35<depth<50)	Circaillitoral bioclastic muddy sand (20<depth<35)	Posidonia medium density (35<depth<50)	Posidonia low density (20<depth<35)
Phytoplankton	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Macro-algae	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1
Posidonia oceanica	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1
Micro and mesozooplankton	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Macrozooplankton	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Foraminifera	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Invertebrate suspension feeders	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Polychaetes	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Amphipoda and Isopoda	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Echinoderms	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Benthic molluscs	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Crabs	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Benthic cephalopods	0	0.8	0.8	0.5	0.8	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3
Benthopelagic cephalopods	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Mantis shrimp	0	0	0	0.2	0	0.8	0.6	0.2	0.6	0.2
Caramote prawn	0	0	0	0.05	0	0.8	0.1	0.05	0.1	0.05
Alien shrimps	0	0	0	0.5	0	0.7	0.5	0.5	0.5	0.5

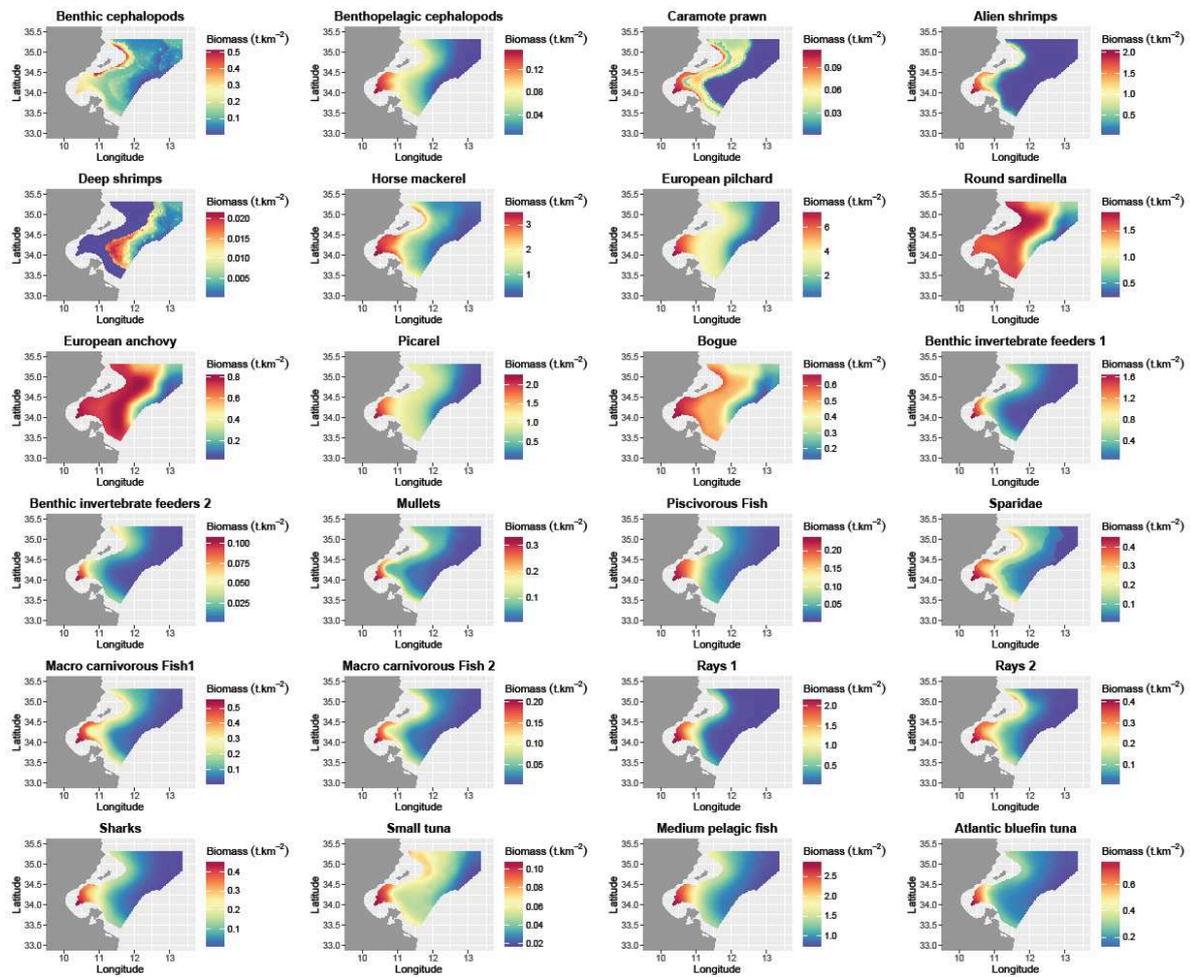
Group \ habitat	All habitats	Deep mud (depth>100)	Offshore muddy sand and gravel (depth>100)	Posidonia high density (20<depth<35)	Circa littoral bioclastic muddy sand (depth>100)	Circa littoral bioclastic muddy sand (50<depth<100)	Circa littoral bioclastic muddy sand (35<depth<50)	Circa littoral bioclastic muddy sand (20<depth<35)	Posidonia medium density (35<depth<50)	Posidonia low density (20<depth<35)
Deep shrimps	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0
Horse mackerel	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
European pilchard	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Round sardinella	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
European anchovy	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Picarel	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Bogue	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Benthic invertebrate feeders (1)	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Benthic invertebrate feeders (2)	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Mullets	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Piscivorous Fish	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Sparidae	0	0	0	0.8	0	0.6	0.8	0.8	0.8	0.8
Macro-carnivorous Fish (1)	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Macro-carnivorous Fish (2)	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Rays (1)	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Rays (2)	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Sharks	0	1	1	0.7	1	0.7	0.7	0.7	0.7	0.7
Small tuna	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Medium pelagic fish	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Group \ habitat	Atlantic bluefin tuna	Dolphins	Sea birds	Discards	Detritus
All habitats	1	1	1	1	1
Deep mud (depth>100)	0	0	0	0	0
Offshore muddy sand and gravel (depth>100)	0	0	0	0	0
Posidonia high density (20<depth<35)	0	0	0	0	0
Circalittoral bioclastic muddy sand (depth>100)	0	0	0	0	0
Circalittoral bioclastic muddy sand (50<depth<100)	0	0	0	0	0
Circalittoral bioclastic muddy sand (35<depth<50)	0	0	0	0	0
Circalittoral bioclastic muddy sand (20<depth<35)	0	0	0	0	0
Posidonia medium density (35<depth<50)	0	0	0	0	0
Posidonia low density (20<depth<35)	0	0	0	0	0

Annexe D : Distribution des flottilles de pêche dans les habitats définis du modèle Ecospace golfe de Gabès

Fleet \ habitat	Deep mud (depth>100)	Offshore muddy sand and gravel (depth>100)	Posidonia high density (20<depth<35)	Circa littoral bioclastic muddy sand (depth>100)	Circa littoral bioclastic muddy sand (50<depth<100)	Circa littoral bioclastic muddy sand (35<depth<50)	Circa littoral bioclastic muddy sand (20<depth<35)	Posidonia medium density (35<depth<50)	Posidonia low density (20<depth<35)
Coastal fishing	False	False	True	False	True	True	True	True	True
Lamparo fishing	True	True	False	True	True	True	False	True	False
Small Seine	True	True	True	True	True	True	True	True	True
Tuna purse seine	True	True	False	True	True	True	False	True	False
Bottom trawling	True	True	False	True	True	False	False	False	False
Sponge fishing	False	False	True	False	False	False	True	False	True

Annexe E : Distribution des groupes trophiques dans le modèle Ecospace du golfe de Gabès



Annexe F : Les références des paramètres de croissance et de reproduction des espèces considérées dans OSMOSE-GoG

Species	Parameters	References
Octopus vulgaris	Growth	Ezzeddine, S., El-Abed, A., 2004. Potential biological and environmental influences on the Octopus vulgaris population of the Gulf of Gabès (south-eastern Tunisian coast). MedSudMed Technical Documents 2, 42–49. Jabeur, C., Nouira, T., Khoufi, W., Mosbahi, D.S., Ezzeddine-Najai, S., 2012. Age and Growth of Octopus vulgaris Cuvier, 1797, Along the East Coast of Tunisia. Journal of Shellfish Research 31, 119–124.
	Reproduction	Zghidi, W., Ezzeddine-Najai, S., Charfi-Cheikhrouha, F., El Abed, A., 2004. Reproduction of Octopus vulgaris Cuvier, 1797 in Gabes Gulf (Tunisia, Eastern Mediterranean Sea). Mar. Life 14, 31–36. Cuccu, D., Mereu, M., Porcu, C., Follesa, M.C., Cau, A., Cau, A., 2013. Development of sexual organs and fecundity in Octopus vulgaris Cuvier, 1797 from the Sardinian waters (Mediterranean Sea). Mediterranean Marine Science 14. doi:10.12681/mms.412
Penaeus kerathurus	Growth	Ben Ben Meriem, S., Jawadi, G., 2007. Réactualisation des évaluations du stock de la crevette, Penaeus Kerathurus (Forsk., 1775), du golfe de Gabes, Tunisie. Bull. Inst. Natn. Scien. Tech. Mer de Salammbô 34. Ben Ben Meriem, S., 2004. Première approche de la croissance de Penaeus kerathurus (Decapoda, penaeidae) dans le Golfe de Gabès, Tunisie. Crustaceana 77, 277–297. doi:10.1163/1568540041181556
	Reproduction	Lumare, D., Lumare, L., Vitale, S., Lumare, F., 2011. Reproduction of the caramote shrimp Melicertus kerathurus (decapoda, penaeidae) in the south Adriatic sea (South-eastern coast of Italy). Crustaceana 84, 293–305. doi:10.1163/001121611X555426 Ben Meriem, S., 1995. Caractères biométriques de Penaeus kerathurus du golfe de Gabès (Decapoda, Penaeoidea). Crustaceana 68, 583–596.
Metapenaeus monoceros	Growth	Ben Abdallah, O., Jarboui, O., Missaoui, H., 2003. Croissance relative, sex-ratio et exploitation de la crevette blanche Metapenaeus monoceros (Fabricius, 1798) du golfe de Gabès (Tunisie). Bull. Inst. Natn. Scien. Tech. Mer de Salammbô 30. Ben Hadj Hamida-Ben Abdallah, O., Ben Hadj Hamida, N., Jarboui, O., Missaoui, H., 2010. Age and growth of the speckled shrimp Metapenaeus monoceros (Fabricius, 1798) in the gulf of Gabes (Southern Tunisia, Central Mediterranean). Cahiers de Biologie Marine 51, 265–274.
	Reproduction	Ben Hadj Hamida-Ben Abdallah, O., Ben Hadj Hamida, N., Jarboui, O., Fiorentino, F., Missaoui, H., 2009. Reproductive biology of the speckled shrimp Metapenaeus monoceros (Fabricius, 1798)(Decapoda: Penaeidae) in the gulf of Gabes (Southern Tunisia, Eastern Mediterranean). Cahiers de Biologie Marine 50, 231–240. Rao, G.S., 1989. Studies on the reproductive biology of the brown prawn Metapenaeus monoceros (Fabricius, 1798) along the Kakinada coast. Indian Journal of Fisheries 36, 107–123. Ben Hadj Hamida-Ben Abdallah, O., Ben Hadj Hamida, N., Jarboui, O., Missaoui, H., 2010. Age and growth of the speckled shrimp Metapenaeus monoceros (Fabricius, 1798) in the gulf of Gabes (Southern Tunisia, Central Mediterranean). Cahiers de Biologie Marine 51, 265–274.
Trachurus trachurus	Growth	Ben Hattour, A., Ben Abdallah, L., Guennegan, Y., 2004. Abondance relative et estimation de la biomasse des petits pélagiques des eaux tunisiennes. Bull. Inst. Nat. Sci. Tech. Mer Salammbô 31, 5–16. Salem, M., Daget, J., 1991. Nouvelle méthode d'estimation des paramètres de la croissance chez les poissons. Cybium 15, 103–109.
	Reproduction	Ndjaula, H.O.N., Hansen, T., Krüger-Johnsen, M., Kjesbu, O.S., 2009. Oocyte development in captive Atlantic horse mackerel Trachurus trachurus. ICES J. Mar. Sci. 66, 623–630. doi:10.1093/icesjms/fsp032 Abaunza, P., Gordo, L., Karlou-Riga, C., Murta, A., Eltink, A.T.G.W., Santamaría, M.T.G., Zimmermann, C., Hammer, C., Lucio, P., Iversen, S.A., Molloy, J., Gallo, E., 2003. Growth and reproduction of horse mackerel, Trachurus trachurus (carangidae). Reviews in Fish Biology and Fisheries 13, 27–61. doi:10.1023/A:1026334532390

Sardina pilchardus	Growth	<p>Gaamour, A., Ben-Abdallah, L., Khemiri, S., Mili, S., 2005. Etudes de la biologie et de l'exploitation des petits pélagiques en Tunisie. MedSudMed Technical Documents 5.</p> <p>Hattour, A., Ben Abdallah, L., Guennegan, Y., 2004. Abondance relative et estimation de la biomasse des petits pélagiques des eaux tunisiennes. Bull. Inst. Nat. Sci. Tech. Mer Salammbô 31, 5–16.</p> <p>Adel, G., Khemiri, S., 2010. Evaluation of growth differences in populations of <i>Sardina Pilchardus</i> (Walbaum, 1792) from two regions along the Tunisian coasts. Cah. Bio. Mar 51, 101–108.</p>
	Reproduction	<p>Zwolinski, J., Stratoudakis, Y., Sares, E., 2001. Intra-annual variation in the batch fecundity of sardine off Portugal. Journal of Fish Biology 58, 1633–1645. doi:10.1111/j.1095-8649.2001.tb02318.x</p> <p>Ganias, K., Somarakis, S., Machias, A., Theodorou, A., 2004. Pattern of oocyte development and batch fecundity in the Mediterranean sardine. Fisheries Research 67, 13–23. doi:10.1016/j.fishres.2003.08.008</p> <p>Gaamour, A., Ben-Abdallah, L., Khemiri, S., Mili, S., 2005. Etudes de la biologie et de l'exploitation des petits pélagiques en Tunisie. MedSudMed Technical Documents 5.</p>
Sardinella aurita	Growth	<p>Gaamour, A., Ben-Abdallah, L., Khemiri, S., Mili, S., 2005. Etudes de la biologie et de l'exploitation des petits pélagiques en Tunisie. MedSudMed Technical Documents 5.</p> <p>Adel Gaamour, 1999. La sardinelle ronde (<i>Sardinella aurita</i> Valenciennes, 1847) dans les eaux tunisiennes: Reproduction, Croissance et pêche dans la région du Cap Bon. Université de Bretagne Occidentale.</p>
	Reproduction	<p>Tsikliras, A.C., Antonopoulou, E., 2006. Reproductive biology of round sardinella (<i>Sardinella aurita</i>) in north-eastern Mediterranean. Scientia Marina 70, 281–290.</p> <p>Adel Gaamour, 1999. La sardinelle ronde (<i>Sardinella aurita</i> Valenciennes, 1847) dans les eaux tunisiennes: Reproduction, Croissance et pêche dans la région du Cap Bon. Université de Bretagne Occidentale.</p>
Engraulis encrasicolus	Growth	<p>Gaamour, A., Ben-Abdallah, L., Khemiri, S., Mili, S., 2005. Etudes de la biologie et de l'exploitation des petits pélagiques en Tunisie. MedSudMed Technical Documents 5.</p> <p>Khemiri, S., Gaamour, A., Meunier, J.F., 2007. Age and growth of <i>Engraulis encrasicolus</i> (Clupeiforme: Engraulidae) in the Tunisian waters. Cahiers de biologie marine. Cahiers de Biologie Marine 48, 259–269.</p>
	Reproduction	<p>Somarakis, S., 2005. Marked interannual differences in reproductive parameters and daily egg production of anchovy in the northern Aegean Sea. Belg. J. Zool 135, 247–252.</p> <p>Gaamour, A., Ben-Abdallah, L., Khemiri, S., Mili, S., 2005. Etudes de la biologie et de l'exploitation des petits pélagiques en Tunisie. MedSudMed Technical Documents 5.</p> <p>Motos, L., 1996. Reproductive biology and fecundity of the Bay of Biscay anchovy population (<i>Engraulis encrasicolus</i> L.). Scientia Marina 60, 195–207.</p>
Diplodus annularis	Growth	<p>Bradai, M., 2000. Diversité du peuplement ichthyologique et contribution à la croissance des sparidés du golfe de Gabès. Thèse de Doctorat d'état Université de Sfax, Facult des Sciences de Sfax, Tunisie 600pp.</p> <p>Ghorbel, M., Jarbouï, O., Bouain, M., 1997. Evaluation du stock de pageot (<i>Pagellus eurythrinus</i>, sparidae) dans le Golfe de Gabès (Tunisie) par nalyse de pseudo-cohorte. Cybium 21, 55–65.</p>
	Reproduction	<p>Alonso-Fernández, A., Alós, J., Grau, A., Domínguez-Petit, R., Saborido-Rey, F., 2011. The Use of Histological Techniques to Study the Reproductive Biology of the Hermaphroditic Mediterranean Fishes <i>Coris julis</i>, <i>Serranus scriba</i>, and <i>Diplodus annularis</i>. Marine and Coastal Fisheries 3, 145–159. doi:10.1080/19425120.2011.556927</p> <p>Chaouch, H., Hamida-Ben Abdallah, O., Ghorbel, M., Jarbouï, O., 2013. Reproductive biology of the annular seabream, <i>Diplodus annularis</i> (Linnaeus, 1758), in the Gulf of Gabes (Central Mediterranean). Journal of Applied Ichthyology 29, 796–800. doi:10.1111/jai.12162</p>
Mustelus mustelus	Growth	<p>Saidi, B., 2008. Les requins du golfe de Gabès : Diversité et écobiologie de trois espèces à importance économique <i>Carcharhinus plumbeus</i>, <i>Mustelus mustelus</i> & <i>M. punctulatus</i>. Thèse de Doctorat. Faculté des Sciences de Sfax. 176pp</p> <p>Goosen, A.J.J., Smale, M.J., 1997. A preliminary study of age and growth of the smoothhound shark <i>Mustelus mustelus</i> (Triakidae). South African J. Mar. Sci. 18, 85–91. doi:10.2989/025776197784161072</p>

	Reproduction	Saidi, B., 2008. Les requins du golfe de Gabès : Diversité et écobiologie de trois espèces à importance économique <i>Carcharhinus plumbeus</i> , <i>Mustelus mustelus</i> & <i>M. punctulatus</i> . Thèse de Doctorat. Faculté des Sciences de Sfax. 176pp
Merluccius merluccius	Growth	Khoufi, W., Elleboode, R., Jaziri, H., El Fehri, S., Bellamy, E., Ben Meriem, S., Romdhane, M., Mahe, K., 2012. Croissance des juvéniles du merlu (<i>Merluccius merluccius</i>) des eaux septentrionales de la Tunisie à partir de l'analyse des microstructures des otolithes. Bulletin de la Société Zoologique de France 137, 245–256. Khoufi, W., Dufour, J.-L., Jaziri, H., Elfehri, S., Elleboode, R., Bellamy, E., Ben Meriem, S., Romdhane, M.S., Mahe, K., 2014. Growth estimation of <i>Merluccius merluccius</i> off the northern coast of Tunisia. <i>Cybium</i> 38, 53–59. García Rodríguez, M., Esteban, A., 2007. How fast hake grows? A study on the Mediterranean hake (<i>Merluccius merluccius</i> , L.) comparing whole otoliths readings and length frequency distributions data. <i>Scientia Marina</i> 66. doi:10.3989/scimar.2002.66n2145
	Reproduction	Recasens, L., Chiericoni, V., Belcari, P., 2008. Spawning pattern and batch fecundity of the European hake (<i>Merluccius merluccius</i> (Linnaeus, 1758)) in the western Mediterranean. <i>Scientia Marina</i> 72, 721–732. doi:10.3989/scimar.2008.72n4721 Khoufi, W., Elleboode, R., Jaziri, H., El Fehri, S., Bellamy, E., Ben Meriem, S., Romdhane, M., Mahe, K., 2012. Croissance des juvéniles du merlu (<i>Merluccius merluccius</i>) des eaux septentrionales de la Tunisie à partir de l'analyse des microstructures des otolithes. Bulletin de la Société Zoologique de France 137, 245–256.
Pagellus erythrinus	Growth	Ghorbel, M., Jarboui, O., Bouain, M., 1997. Evaluation du stock de pageot (<i>Pagellus eurythrinus</i> , sparidae) dans le Golfe de Gabès (Tunisie) par nalyse de pseudo-cohorte. <i>Cybium</i> 21, 55–65.
	Reproduction	Klaoudatos, S.D., Iakovopoulos, G., Klaoudatos, D.S., 2004. <i>Pagellus erythrinus</i> (common pandora): a promising candidate species for enlarging the diversity of aquaculture production. <i>Aquaculture International</i> 12, 299–320. Zarrad, R., Cherif, M., Gharbi, H., Jarboui, O., Missaoui, H., 2010. Reproductive cycle and sex reversal of <i>Pagellus erythrinus</i> (Linnaeus, 1758) in gulf of Tunis (Central Mediterranean). <i>Bull. Inst. Natn. Scien. Tech. Mer de Salammbô</i> 37, 13-19.

Annexe G: Les paramètres d'entrée du modèle OSMOSE-GoG

Species	Critical predation efficiency	Max predation ingestion rate (g prey.g ⁻¹ biomass.year ⁻¹)	Max starvation rate (year ⁻¹)	random walk movement range (cell)	Species sex ratio	Species egg size (cm)	Species egg weight (g)
Octopus vulgaris	0,57	3,50	0,30	1,00	0,5188	0,325	0,00026451
Penaeus kerathurus	0,57	3,50	0,30	1,00	0,58	0,02587	0,00000647
Metapenaeus monoceros	0,57	3,50	0,30	1,00	0,62	0,023	0,000006
Trachurus trachurus	0,57	3,50	0,30	3,00	0,5	0,1	0,0002
Sardina pilchardus	0,57	3,50	0,30	3,00	0,5	0,1	0,00014
Sardinella aurita	0,57	3,50	0,30	3,00	0,545	0,044	0,0000758
Engraulis encrasicolus	0,57	3,50	0,30	3,00	0,55	0,02	0,0001
Diplodus annularis	0,57	3,50	0,30	2,00	0,65	0,0115	0,002
Mustelus mustelus	0,57	3,50	0,30	4,00	0,5	39	238
Merluccius merluccius	0,57	3,50	0,30	2,00	0,45	0,105	0,0005
Pagellus erythrinus	0,57	3,50	0,30	2,00	0,72	0,04	0,0002

Annexe H: La matrice d'accessibilité du modèle OSMOSE-GoG.

Preys	Predators											
	Octopus vulgaris < 3 cm	Octopus vulgaris > 3 cm	Melicertus kerathurus	Metapenaeus monoceros	Trachurus trachurus	Sardina pilchardus	Sardinella aurita	Engraulis encrasicolus	diplodus annularis	Mustelus mustelus	Merluccius merluccius	Pagellus erythrinus
Octopus vulgaris < 3 cm	0.1	0.1	0.35	0.35	0.35	0.35	0.35	0.35	0.35	0.35	0.35	0.35
Octopus vulgaris > 3 cm	0.1	0.1	0.8	0.8	0.8	0.6	0.6	0.6	0.8	0.8	0.8	0.8
Melicertus kerathurus	0.8	0.8	0.7	0.8	0.8	0.6	0.6	0.6	0.8	0.8	0.8	0.8
Metapenaeus monoceros	0.8	0.8	0.8	0.5	0.8	0.6	0.6	0.6	0.8	0.8	0.8	0.8
Trachurus trachurus	0.1	0.1	0.8	0.8	0.7	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8
Sardina pilchardus	0.1	0.1	0.1	0.1	0.8	0.7	0.8	0.8	0.3	0.8	0.8	0.3
Sardinella aurita	0.1	0.1	0.1	0.1	0.8	0.8	0.7	0.8	0.3	0.8	0.8	0.3
Engraulis encrasicolus	0.1	0.1	0.1	0.1	0.8	0.8	0.8	0.7	0.3	0.8	0.8	0.3
Diplodus annularis	0.1	0.1	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.7	0.8	0.8	0.8
Mustelus mustelus	0.1	0.1	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.7	0.8	0.8
Merluccius merluccius	0.1	0.1	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8
Pagellus erythrinus	0.1	0.1	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.4
Cilates	0.18	0.18	0.1	0.1	0.15	0.8	0.8	0.5	0.35	0.1	0.05	0.1
Mesozooplankton	0.18	0.18	0.1	0.1	0.15	0.8	0.8	0.5	0.35	0.05	0.05	0.1
Nanozooplankton	0.01	0.1	0.05	0.1	0.15	0.8	0.8	0.5	0.35	0.05	0.05	0.1
Phytoplankton	0.18	0.18	0.1	0.1	0.15	0.8	0.8	0.5	0.35	0.1	0.05	0.1
Benthos	0	0.08	0.08	0.08	0	0	0	0	0.022	0.0002	0.0004	0.015

Annexe I : Les variables climatiques et d’habitat utilisées dans le modèle d’enveloppe bioclimatique

Models	Variables	Description and derived metric	Resolution	Source
Bioclimatic envelope models	Sea surface temperature (SST)	SST climatological composites were used to generate four relevant metrics: annual maximum, minimum, mean and the annual range (the difference between maximum and minimum represent proxies of seasonality and temporal variation in SST) from the period 1982 to 2009	5 arcmin	AVHRR pathfinder SST (version 5) available at http://www.nodc.noaa.gov/
	Sea surface salinity (SSS)	Mean salinity monthly climatologies from the period 1961 to 2009	5 arcmin	Derived from the Bio-ORACLE dataset which is a high-resolution global datasets designed for Species Distribution Model applications (Tyberghein et al., 2012) available at http://www.oracle.ugent.be/
Habitat models	Seafloor topography	Depth, slope and aspect were extracted from a Digital Elevation Model (DEM). The aspect was transformed into two derived variables: Eastness (values close to 1 represent an eastward aspect, while values close to -1 represent a westward aspect) and Northness (values close to 1 represent a northward aspect, while values close to -1 represent a southward aspect).	90-meter	The bathymetric elevation data was derived from source soundings collected by the INSTM referenced to the local tidal datum
	Seafloor type	We reduced the original 15 seafloor types to 8 broad seafloor type as these types represent relatively distinct physical environments supposed to influence demersal marine species distributions. We mapped the seafloor type by attributing to the centroid of each 0.0081 km ² grid cell a seafloor category.	90-meter	Digital seafloor type data was obtained from the INSTM

Reference

Tyberghein, L., Verbruggen, H., Pauly, K., Troupin, C., Mineur, F., De Clerck, O., 2012. Bio-ORACLE: a global environmental dataset for marine species distribution modelling. *Global Ecology and Biogeography* 21, 272–281.

Liste des publications

Article 1

Halouani, G., Abdou, K., Hattab, T., Romdhane, M.S., Ben Rais Lasram, F., Le Loc'h, F., 2016. A spatio-temporal ecosystem model to simulate fishing management plans: A case of study in the Gulf of Gabes (Tunisia). *Marine Policy* 69, 62–72. doi:10.1016/j.marpol.2016.04.002

Article 2

Halouani, G., Ben Rais Lasram, F., Shin, Y.-J., Velez, L., Verley, P., Hattab, T., Oliveros-Ramos, R., Diaz, F., Ménard, F., Baklouti, M., Guyennon, A., Romdhane, M.S., Le Loc'h, F., 2016. Modelling food web structure using an end-to-end approach in the coastal ecosystem of the Gulf of Gabes (Tunisia). *Ecological Modelling* 339, 45–57. doi:10.1016/j.ecolmodel.2016.08.008

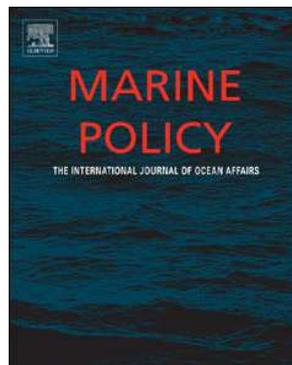
Article 3

Halouani, G., Gascuel, D., Hattab, T., Ben Rais Lasram, F., Coll, M., Tsagarakis, K., Piroddi, C., Romdhane, M.S., Le Loc'h, F., 2015. Fishing impact in Mediterranean ecosystems: an EcoTroph modeling approach. *Journal of Marine Systems* 150, 22–33. doi:10.1016/j.jmarsys.2015.05.007

Article 1

A spatio-temporal ecosystem model to simulate fishing management plans: A case of study in the Gulf of Gabes (Tunisia).

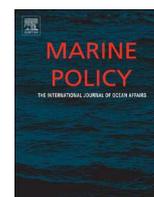
Halouani, G., Abdou, K., Hattab, T., Romdhane, M.S., Ben Rais Lasram, F.,
Le Loc'h, F.,





Contents lists available at ScienceDirect

Marine Policy

journal homepage: www.elsevier.com/locate/marpol

A spatio-temporal ecosystem model to simulate fishing management plans: A case of study in the Gulf of Gabes (Tunisia)



Chassen Halouani ^{a,b,*}, Khaled Abdou ^{a,b}, Tarek Hattab ^c, Mohamed Salah Romdhane ^a,
Frida Ben Rais Lasram ^a, François Le Loc'h ^b

^a UR 03AGRO1 Ecosystèmes et Ressources Aquatiques, Institut National Agronomique de Tunisie, 43 Avenue Charles Nicolle, 1082 Tunis, Tunisia

^b UMR 6539 Laboratoire des Sciences de l'Environnement Marin (CNRS/UBO/IRD/Ifremer), Institut Universitaire Européen de la Mer, Technopôle Brest-Iroise, Rue Dumont d'Urville, 29280 Plouzané, France

^c UR Ecologie et Dynamique des Systèmes Anthropisés (EDYSAN, FRE 3498 CNRS-UPJV), Université de Picardie Jules Verne, Rue des Louvels, 80000 Amiens, France

ARTICLE INFO

Article history:

Received 27 February 2016

Received in revised form

30 March 2016

Accepted 1 April 2016

Keywords:

Ecospace

Fishery management

Gulf of Gabes

Fishing regulation

Ecosystem model

ABSTRACT

The Gulf of Gabes located in southern Tunisia is one of the most productive ecosystems in the Mediterranean Sea. Despite its ecological importance, it is subject to high fishing pressure affecting the different components of the ecosystem. Given the multispecies, multigear nature of the fishery, there is a need to manage trade-offs between environmental and economic objectives. In this study, an Ecospace model was developed based on the previously constructed Ecopath model of the Gulf of Gabes and calibrated for the period 1995–2008 to investigate the response of the ecosystem to a set of alternative spatial management scenarios. These scenarios were derived from the current fishery regulation owing the important interest expressed by local fishery managers to assess new management measures. The results showed for each management scenario how bottom trawling and coastal fishing impact the different trophic groups and the complexity of interaction between these two fishing activities. Furthermore, spatially explicit simulations were performed to identify regions where the management measures are effective. Results suggested that for some trophic groups, these regions are well-defined which would be interesting to propose more accurate spatial measures. Finally, several indicators were calculated to evaluate the proposed management plans and provide managers with a straightforward set of decision rules to describe the potential trade-offs and fulfill both fisheries and conservation management objectives in the context of an ecosystem approach. The decision rules were based on observed trends to reduce uncertainty relative to the model complexity and provide consistent advice to decision-makers.

© 2016 Elsevier Ltd. All rights reserved.

1. Introduction

With the development of fishing activities during the second half of the twentieth century in the Gulf of Gabes, the Tunisian government adopted several legal texts in order to manage marine resources. The management of fisheries was essentially based on seasonal and spatial closures. The aim of these measures was to reduce the fishing pressure on species with high economic value such as the Caramote prawn (*Penaeus kerathurus*) mainly caught during shrimp campaigns. However, the focus on single-species

management without considering the interactions between the different components of the ecosystem has proven ineffective. Hence the need for a more holistic management approach taking into accounts both ecosystem complexity and the different fishing activities. The Ecosystem-Based Fishery Management (EBFM) is widely acknowledged to be more effective to maintain healthy marine ecosystems and the fisheries they support [1,2].

Located south of Tunisia, the Gulf of Gabes was historically managed using single-species approaches in order to maximize the yield of target species. However, the first signs of overfishing appeared in the early 1990s [3] when a substantial decrease in total production was observed. In the late 2000s, total landings has stabilized around 40,000 t representing more than 40% of national production which gives the Gulf of Gabes a high socio-economic interest (Official statistics from "Direction Générale de la Pêche et de l'Aquaculture" (DGPA)). Given the expansion of the fishery and the increase of fishing effort an important interest has been

* Corresponding author at: Institut Universitaire Européen de la Mer, Technopôle Brest-Iroise, Rue Dumont d'Urville, 29280 Plouzané, France.

E-mail addresses: gchassen.halouani@gmail.com (G. Halouani), abdou.khaledfb@hotmail.fr (K. Abdou), hattab.tarek@gmail.com (T. Hattab), ramadhanms@gmail.com (M.S. Romdhane), frida.lasram@gmail.com (F. Ben Rais Lasram), francois.le.loch@ird.fr (F. Le Loc'h).

expressed by local policy-makers to improve the current regulation. The ecosystem model Ecopath with Ecosim [4], was used as part of the EBFM to better understand the impact of fishing on target and non-target species and assess the interaction between the different fishing activities.

The Gulf of Gabes is a multispecies and multigear fishery, targeting demersal, and pelagic species using trawls, gillnet, purse seine and longlines. The most predominant fishing activities are the coastal fishery and the offshore bottom trawling [5] due to the large extent of soft bottoms.

In order to manage these activities effectively, several legal texts were adopted by the Tunisian government since the 1960s. This legislation was implemented to establish the delimitation of fishing zones, the fishing season, the characteristics of fishing gear, fishing techniques, the minimum catch size, the rest periods etc. to ensure the long-term viability of the fishery. The main legal texts which regulate the fishing sector in the Gulf of Gabes are Law No. 94-13 of 31 January 1994, the decree of September 28, 1995 and the Law No. 2009-17 of 16 March 2009. The major aspects of this regulation concern the bottom trawling activity and includes the establishment of an annual biological rest period during 3 months, the ban of bottom trawling under 50 m depth and the regulation of shrimp fishing through fishing campaign.

The aim of this study is to adjust the current measures through spatial and temporal simulations in order to: i/ examine the potential effects of several fishing management options on the different components of the ecosystem, ii/ enhance the understanding of interactions between offshore bottom trawling and coastal fishing activities and, iii/ give policy-makers evaluation elements to improve the actual legislation for an effective and sustainable fishery management. These spatial and temporal simulations are based on a previously constructed Ecopath model for the Gulf of Gabes ecosystem developed by [6]. The main advantage of this analysis is that it explores alternative management

options, more relevant to deal with trade-offs by slightly modifying measures already implemented.

2. Methodology

2.1. Study area

The Gulf of Gabes, also known as “the little Sirte”, is located in the Mediterranean eastern basin and encompassed a total area of approximately 35,900 km² (Fig. 1). Recognized as one of the most important fishing areas in Tunisia, the Gulf of Gabes is under natural and anthropogenic threats [7,8] and is subject to great changes on its biodiversity and functioning [9,10]. This region has a large continental shelf (exclusively composed of soft sediment). The 200 m isobath is reached after a distance of 400 km from the coastline and the Gulf has the highest tidal amplitude in the Mediterranean Sea (up to 2 m height) [11]. The shallowness of the basin makes the Gulf very sensitive to atmospheric conditions. Owing to these unique oceanographic and geomorphological characteristics, the Gulf of Gabes is a highly productive ecosystem despite the oligotrophic conditions of the Mediterranean Sea [12]. The high level of productivity is also due to the presence of the ecologically-important *Posidonia* seagrass meadows [13]. This habitat provides an important nursery, feeding, and breeding for several marine species [14] and supports high fish productivity. The ecosystem offers an ideal shelter for 247 fish species amongst a total of 327 recorded species in Tunisia [15].

2.2. Ecopath with Ecosim model development

This work was based on the Ecopath with Ecosim (EwE) modeling approach. Principles, basic concepts and assumptions of this approach are described in detail in [4,16–20]. The EwE model

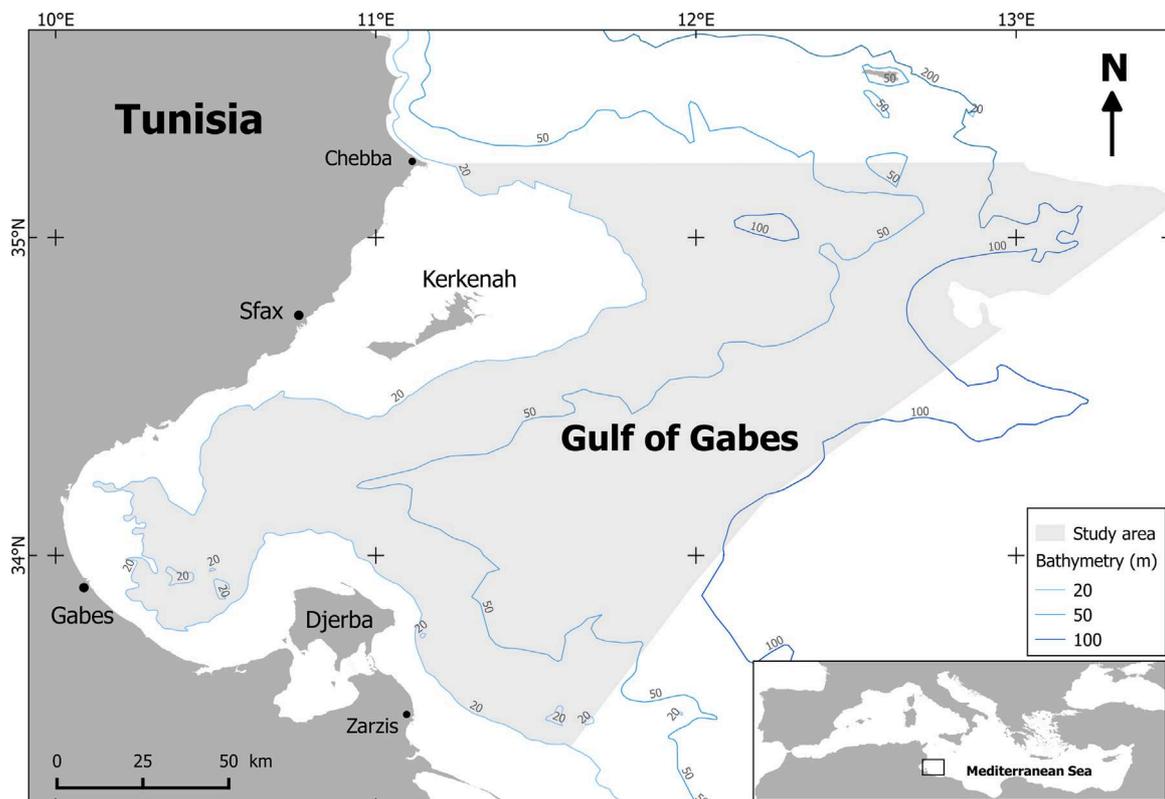


Fig. 1. The geographical situation of the Gulf of Gabes. Gray surface represent the modeled area (depth range of 20–200 m).

is built on a system of linear equations to describe the trophic interactions between functional groups. The first one is the balance equation:

$$\begin{aligned} \text{Production} = & \text{Catch} + \text{Predation} + \text{Biomass accumulation} \\ & + \text{Net migration} + \text{Other mortality} \end{aligned} \quad (1)$$

The second equation ensures energy balance within each group using another equation:

$$\text{Consumption} = \text{Production} + \text{Respiration} + \text{Unassimilated food} \quad (2)$$

The balanced model was developed using Ecopath (Version 6.4; www.ecopath.org) to characterize interactions between resources and to evaluate the level of exploitation of the fishery. The trophic model represents an average annual situation of the ecosystem (2000–2005), including 41 functional groups which included more than 110 species [16] more information about the model structure and data can be found in the [Appendix A and B](#). This model takes into account the main fleets operating in the area, including bottom trawling, purse-seine fishing, sponge fishing, tuna fishing, and coastal motorized fishing vessels. Official landings statistics from 1995 to 2008 were obtained from the Fisheries and Aquaculture Department (DGPA) per species and per fleet. These data were complemented with discard information [16]. The detailed descriptions of data resources used for the Ecopath model of the Gulf of Gabes and the explanation of the structure of functional groups can be found in our previously published paper [6].

Then, based on initial parameters inherited from Ecopath, an Ecosim model was applied to provide temporal dynamic simulations [17] using the following biomass dynamic differential equation:

$$\frac{dB_i}{dt} = g_i \sum_{j=1}^n Q_{ij} - \sum_{j=1}^n Q_{ij} + I_i - (M_i + F_i + e_i) B_i \quad (3)$$

where dB_i/dt : the growth rate of group i during the time interval dt in terms of biomass, g_i : the net growth efficiency, Q_{ij} : the consumption rate of group i by group j , I_i : the immigration rate, e_i : the emigration rate, M_i : is other natural mortality rate, and F_i : is the fishing mortality rate.

In Ecosim, the consumption rates are calculated based on the “foraging arena” concept [4,17]. The exchange between the vulnerable (V_i) and invulnerable components ($B_i - V_i$) depends on the transfer rate (V_{ij}). The level of vulnerability represent the impact of an increase of predator biomass on predation mortality of a given prey [16]. The vulnerability parameter is considered as one of the most important features of the Ecosim module since it can be modified to improve the fit of the predictions of the model to the observed data during the calibration procedure.

The Ecosim model was applied to simulate ecosystem effects of fishing mortality changes and other environmental forcing (i.e. primary production (PP)) over time to reproduce historical patterns of landings. During the calibration procedure, the Ecosim model of the Gulf of Gabes was fitted to available catch data for the period 1995–2008. To this end, several time series were used: i/ fishing effort by fishing gear type (i.e. coastal fishing, lamparo fishing, bottom trawling, small seine, tuna purse seine and sponge fishing), ii/ catches of 24 functional groups iii/ biomasses of small pelagic fishes (i.e. European Pilchard, Horse mackerel and Bogue) from stock assessments conducted by the Tunisian National Institute of Sciences and Technologies of the Sea (INSTM) and iv/ primary production. For the time series of primary production, processed data (Level-3) of Net Primary Production ($\text{mg C/m}^2/\text{day}$) were used (source: <http://www.science.oregonstate.edu/ocean.productivity/index.php>). These data were calculated by the Vertically Generalized Production Model (VGPM) which is a

“chlorophyll-based” model that estimates net primary production from chlorophyll using a temperature-dependent description of chlorophyll-specific photosynthetic efficiency [21]. The data were monthly averaged for the period (October 1997–December 2007) on the geographical area of (34.63°N/33.66°N) and (11.65°E/13.86°E) then converted on organic matter (Ton Km^{-2}) [22] ([Appendix C](#)). The historical data of primary production and biomass were implemented as time forcing data.

The calibration was carried out to estimate the vulnerabilities which perform the best fit using the module “Fit to time Series” of Ecosim. The goodness of fit was assessed to currently loaded time series data of landings by calculating the total sum of squared deviations (SS). The function “sensitivity of SS to V” was used to search for the values of vulnerability which minimize the SS. The “Maximum relative time of feeding” parameter was increased for the top predators (i.e. Sharks, Small tuna, Atlantic Bluefin tuna and Dolphins) to improve the quality of the fit. The landings predicted by the Ecosim model were compared to the official statistics of DGPA for the period 1995–2008 to assess the robustness of the model ([Fig. 2](#)).

2.3. Ecospace model

After fitting the Ecosim model, Ecopath baseline biomasses were used to initialize the Ecospace model, which is the spatially-explicit time-dynamic module of EwE [23]. It allows a projection of Ecosim dynamics onto a two-dimensional spatial grid with equally-sized homogenous cells. The model incorporates structural biomass pools linked by trophic flows, which are distributed over the grid and can move among the cells of the spatial domain [16].

The implementation of an Ecospace model requires the specification of additional parameters besides those inherited from Ecopath and Ecosim models. First, a grid of spatial cells needs to be defined. Each cell is assigned to a land or water value and to a specific habitat type. This habitat assignment will govern the distribution of species across the map based on their preferences, dispersal rates and foraging behavior. The species migration was not considered due to the absence of studies and data in the Gulf of Gabes. Changes in biomass and consumption of functional groups at the level of each cell are driven by the trophic relationships (i.e. predator-prey) through a set of Ecosim differential equations described in details by [17,20].

At the outset, the fishing effort is defined by assigning the fleets to the habitats, then this effort is spread over the map on the basis of a “gravity model”, which assigns effort depending on the fishing profitability of each cell [16]. Fishing effort is distributed in such a way that the amount of effort in a cell is proportional to the relative profitability rate in that same cell. This feature allows Ecospace to replicate the fishing effort in a more accurate and realistic way.

The spatial domain of the Ecospace model covered the entire Gulf of Gabes. The basemap consists of a grid of 127 rows and 194 columns, each cell have a length of 1.8 km. The modeled area extends from the depth 20 m contour to about the isobath 200 m ([Fig. 1](#)). The bathymetry of the Gulf of Gabes was extracted as a digital gridded depth data set from a digital elevation model with a 90 m resolution. The bathymetric elevation data was derived from source soundings collected by the INSTM and referenced to the local tidal datum. Thereafter, the baseline map was associated with data of the average depth and the relative primary production (derived from the net primary production maps described above) value on each cell. Besides, a digital seafloor type data obtained from the INSTM was used to characterize the benthic habitat in the Gulf of Gabes. Based on the seafloor type and the bathymetric maps, 9 habitat types were defined to describe

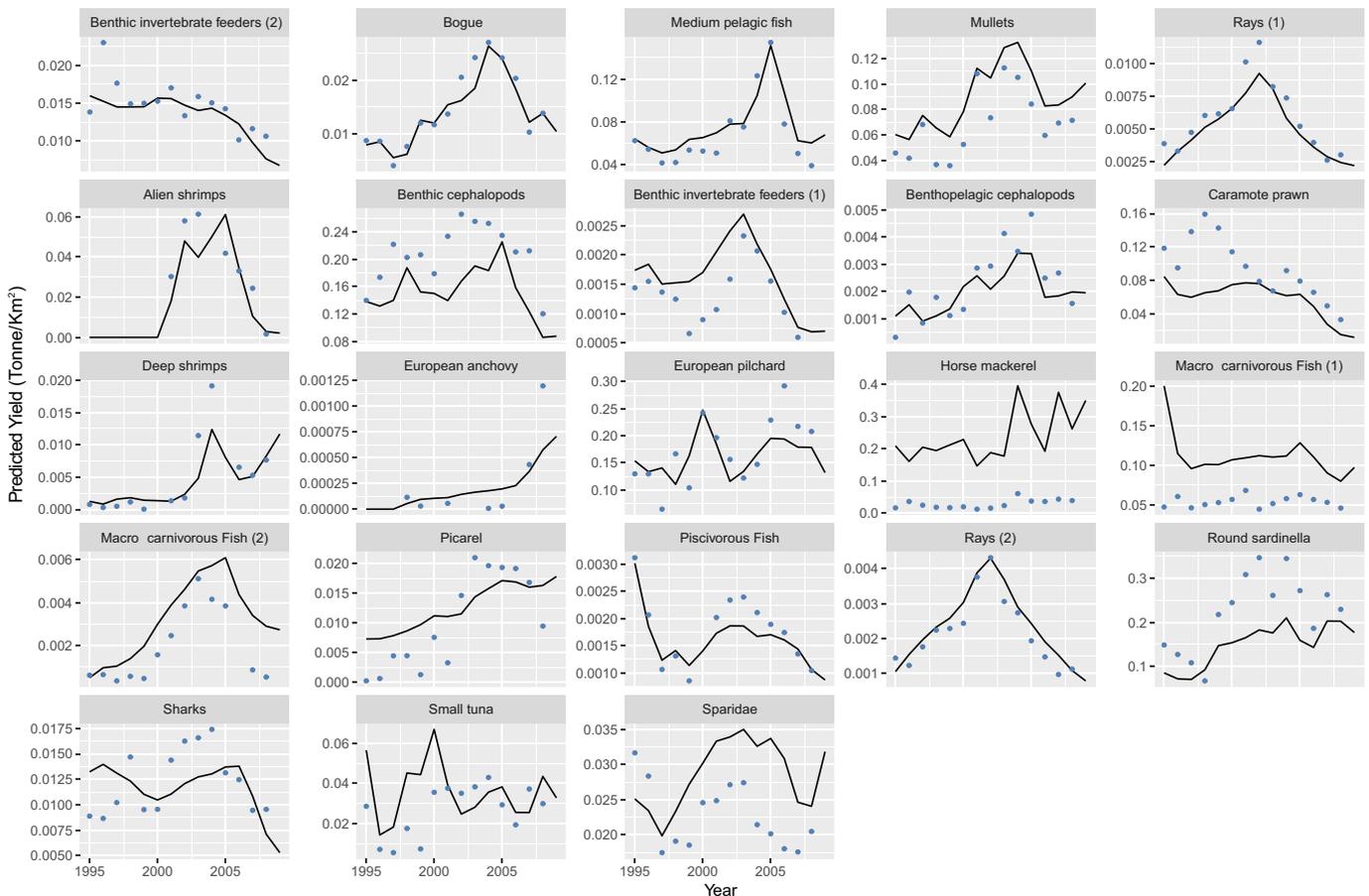


Fig. 2. Comparison between the time series of landings from official statistics of DGPA (points) and landings predicted by the model (lines) for the period 1995–2008.

different type of seafloor at different depth strata. Each functional group was assigned to its preferred habitat based on an estimation of their depth and bottom types preferences (Appendix D). This was achieved by overlaying species occurrences data collected from the Tunisian bottom trawl survey (i.e. gathered by INSTM) with the seafloor type and the bathymetric maps. Occurrence data were unavailable for some functional groups (e.g. benthic molluscs, echinoderms) in this case, other sources from the literature about the ecology and biology of species were used (Source of information: FishBase (www.fishbase.org), SealifeBase (www.sealifebase.org)). To define fisheries in Ecospace model, the six types of fisheries included in the Gulf of Gabes Ecopath model were allocated to depth strata on the basis of the Tunisian fishery legislation (Appendix E).

The distribution of species among the basemap of the Ecospace model is governed by dispersal rates representing the ability of functional groups to move within the spatial grid of the model, these rates were assigned to default values or chosen based on data available in [24–26]. For the basic dispersal rate the defaults values are those recommended by [16], which are of three magnitudes (i) 300 km year^{-1} for pelagic species, (ii) 30 km year^{-1} for demersal species, and (iii) 3 km year^{-1} for non-dispersing species. These recommended values was used due to a lack of studies on species movement in the Gulf of Gabes. Concerning the relative dispersal rate in “non-preferred (bad)” habitat, the values of the basic dispersal rate were multiplied by a factor ranging from 1 to 5. For the relative vulnerability to predation, all species are considered twice more vulnerable in unsuitable habitat than in preferred habitats, also they are less likely to consume and find appropriate food [16].

2.4. Fishing management plans simulations

Several fishing management plans (FMPs) were simulated by implementing different temporal and spatial measures to analyze the ecosystem feedbacks. All the proposed FMPs were related to the bottom trawling because it is the activity that has the largest impact on the ecosystem [27]. The different FMPs can be categorized into five types i) Duration of the rest period, ii) Number of shrimp campaigns, iii) Lower bathymetric limit of shrimp campaign, iv) Lower bathymetric limit of bottom trawling, and v) Decrease in the number of bottom trawlers (Table 1). The choice of the different FMPs is based on the current fishing regulation. Thereafter, several scenarios were simulated in Ecospace. These scenarios consist of a different parameterization of the five FMPs. Each scenario simulates a slight variation of regulatory measures being implemented. All scenarios are applied for the period 1997–2008 and compared to the management scenario Sc_ref which represents the reference state.

In order to assess the goodness of Ecospace outputs, the predicted catches of the reference scenario Sc_ref were compared to observed catches (from the official statistics of DGPA) (Fig. 3). The comparison shows that the Ecospace model underestimate the total landings in the Gulf of Gabes. This underestimation is expected since the Tunisian department of fisheries DGPA applies correction factors to the landings data to take into account illegal, unreported and unregulated catches [28]. Furthermore, some purse seiners operate outside the Gulf of Gabes and they land their catch in ports situated in the Gulf. Accordingly, the reference scenario was considered as a reliable baseline for the management plan simulations.

Table 1
The different fishing management plans simulated with the Ecospace model of the Gulf of Gabes.

Scenarios	Type of fishing management plans				
	Duration of the rest period ^a	Number of shrimp campaigns ^b	Lower Bathymetric limit of shrimp campaign ^c	Lower Bathymetric limit of bottom trawling ^c	Progressive decrease in the number of bottom trawlers over 5 years
Sc_ref	3	2	30 m	50 m	0%
Sc2	3	2	30 m	60 m	0%
Sc3	3	2	30 m	70 m	0%
Sc4	3	2	30 m	80 m	0%
Sc5	4 months	2	30 m	50 m	0%
Sc6	5 months	2	30 m	50 m	0%
Sc7	6 months	2	30 m	50 m	0%
Sc8	3	2	35 m	50 m	0%
Sc9	3	2	40 m	50 m	0%
Sc10	3	2	45 m	50 m	0%
Sc11	3	0	30 m	50 m	0%
Sc12	3	1	30 m	50 m	0%
Sc13	3	2	30 m	50 m	10%
Sc14	3	2	30 m	50 m	20%

^a Law No. 2009-17 of 16 March 2009 concerning the biological rest of the system in the fisheries sector and its funding.

^b Order of the Minister of Agriculture of 19 December 2001 amending the Order of 28 September 1995 regulating the practice of fishing (shrimp current campaign).

^c Order of the Minister of Agriculture of 28 September 1995 regulating the practice of fishing.

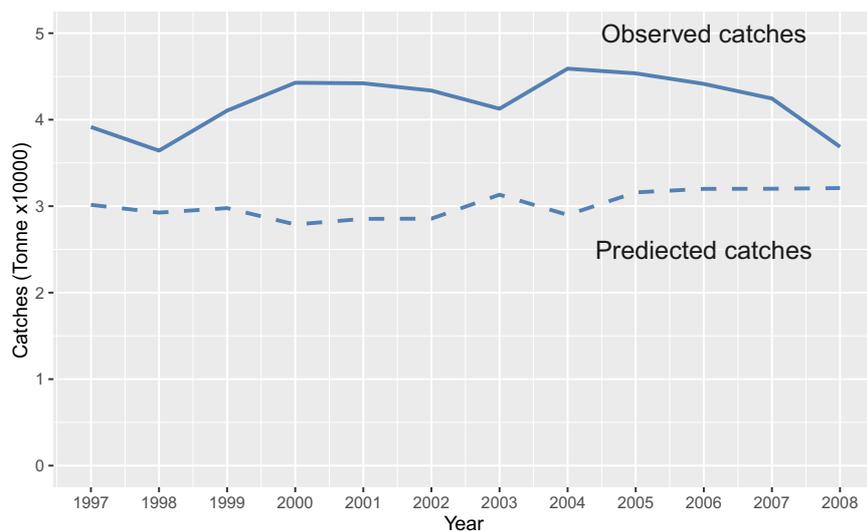


Fig. 3. Comparison between the time series of landings from official statistics of Direction Générale de la Pêche et de l'Aquaculture (solid line) and landings predicted by the reference scenario of the Ecospace model (dashed line) for the period 1997–2008.

Several indicators are used to evaluate the different FMPs and assess their performances. Ecosystem indicators based on trophic level (TL) (e.i mean TL of catch, high TL biomass TL > 3.5, mean TL of the ecosystem) and several fishery indicators relative to catches (e.i total catches, bottom trawl catches, coastal catches, small pelagic fish catches, crustacean catches, other fish catches and cephalopods catches) are calculated for each management scenario. The TL-derived indicators were retained to track fishing impacts on the ecosystem [29,30]. An increase of TL indicates a tendency of increase in the proportion of larger fish and therefore ecosystem stability [31]. Besides, the different fishery indicators are already used by the DGPA (the local fishery administration).

Throughout the simulations, Ecopath and Ecosim parameters were retained at the default settings. This methodology is part of the integrative approach “Back to the Future” [32] which consists of modeling past ecosystem and simulating management plans as policy goals for the future.

3. Results and discussion

3.1. Response of fished functional groups to FMPs

Catch outputs of the simulated management plans were compared to the baseline scenario Sc_ref for all functional groups and by fishing type. Fig. 4, illustrates the performance of the thirteen fishing management plans for each functional group and shows the differences between the two main fishing activities. Obviously, bottom trawl catches are more sensitive to FMPs (brighter colors) than coastal catches given that all simulated FMPs are relative to the bottom trawling activity. As regards the coastal catches, the observed results are mainly explained by the spatial overlap between the two fisheries from the isobath 35 m.

The response of trophic groups is related to the type of fishing management plan (e.i. temporal closure, spatial closure and number of shrimp campaigns) owing to the vertical pattern observed in Fig. 4. Nevertheless, results of scenarios relative to the lower bathymetric limit of shrimp campaign and those to the

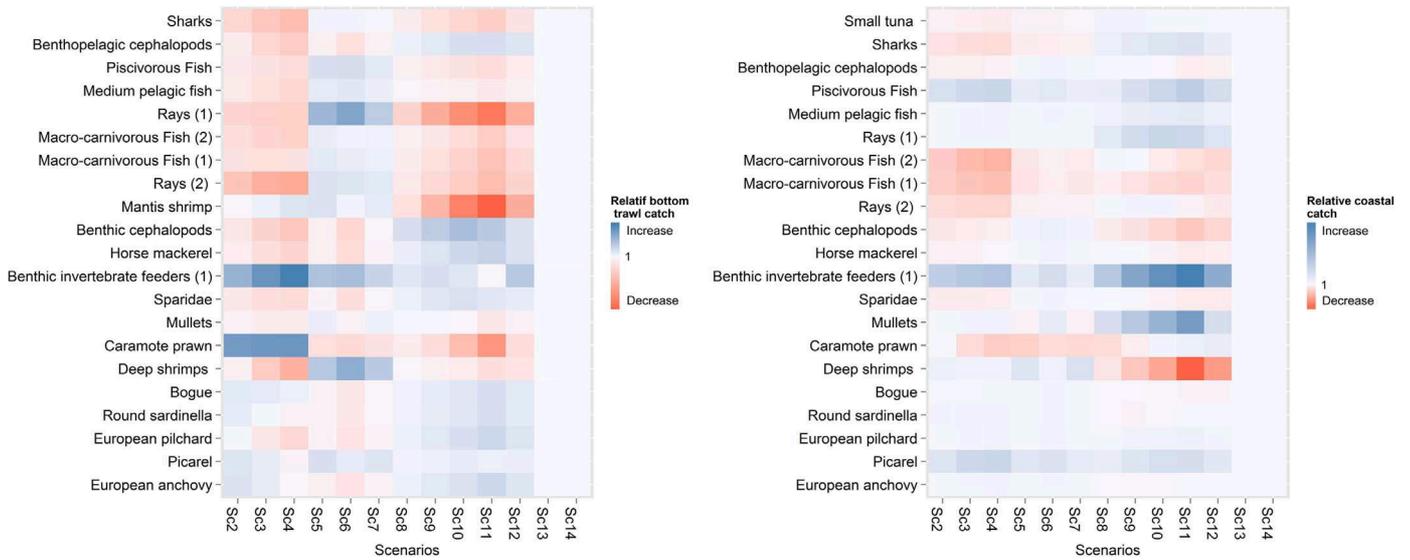


Fig. 4. Comparison between bottom trawling (left) and coastal (right) catches under different fishing management scenarios to the catches of the reference scenario.

number of shrimp campaigns (e.i. Sc8, Sc9, Sc10, Sc11, Sc12) are quite similar because they are effective at the same bathymetric range from 30 to 50 m.

The co-responses of offshore bottom trawl and coastal catches to FMPs were analyzed to assess the interaction between the two fishing activities. Fig. 5 shows that the simulated FMPs affect differently bottom trawl and coastal catches. In fact, the direction of the response (increase or decrease in catches compared to baseline scenario) depends on the type of fishing management plan. Furthermore, for most trophic groups, bottom trawl and coastal catches show a weak co-response (small size squares) and different response directions for the same fishing scenarios (color of the squares). This result suggests a weak interaction between the two

fishing activities. To confirm this finding, more behavioral information on species migration should be considered in Ecospace. This is because, inshore-offshore seasonal migration of species that reproduce in the Posidonia Meadows could increase the interaction between the offshore bottom trawling and the coastal fishing.

Nevertheless, the interactions between the two sectors seems to be substantial for some groups such as rays (1) (e.i. *Raja clavata*, *Raja radula*, *Rhinobatos rhinobatos*, *Dasyatis pastinaca*) and benthic invertebrate feeders (1) (e.i. *Gobius niger*, *Symphodus cinereus*, *Diplodus vulgaris*, *Dentex maroccanus*, *Balistes carolinensis*). Bottom trawl and coastal catches of benthic invertebrate feeders (1) evolve clearly in the same direction in scenarios Sc2, Sc3 and Sc4, which means that reducing the fishing area by expanding the lower

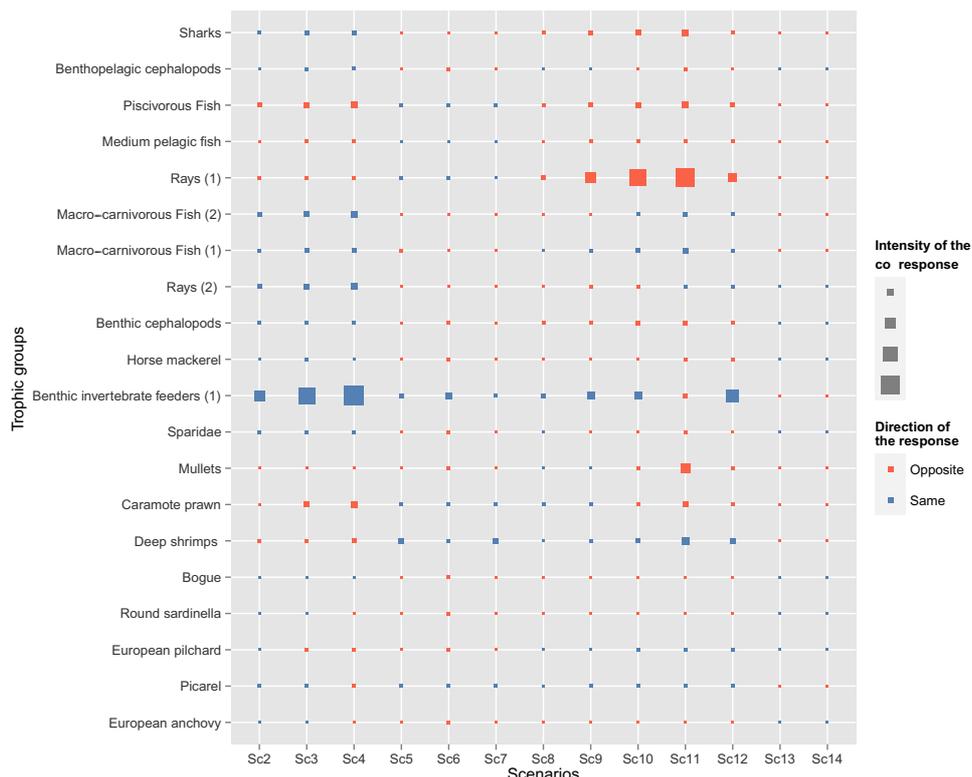


Fig. 5. Co-response of bottom trawl and coastal fishing catches to the simulated fishing scenarios.

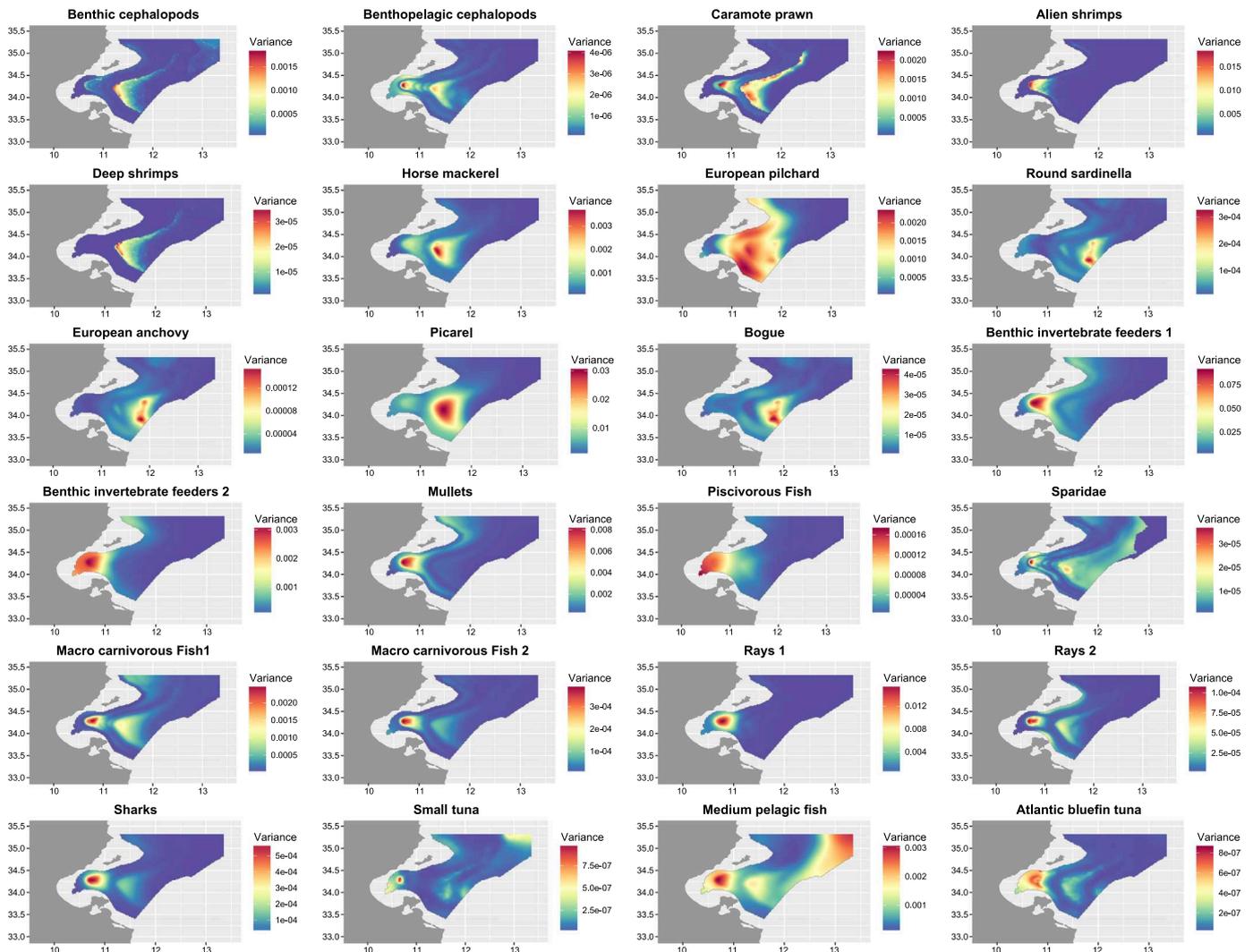


Fig. 6. Spatial variance of biomass across the 14 simulated scenarios illustrating the effective management regions (colored red).

bathymetric limit of bottom trawling would be beneficial for the two fishing activities. For rays (1), benthic and coastal catches show opposite responses for scenarios relative to shrimp campaigns (e.i Sc9, Sc10, Sc11). In fact, coastal catches of rays (1) increase with the release of fishing pressure of bottom trawlers between the isobaths 30 and 50 m. The complexity of the response is mainly due to the multi-species nature of the fishery and the overlap between coastal and bottom trawling fishing zone.

Fig. 6 represents the spatial variance of biomass between the 14 scenarios for each of the 20 exploited functional groups in the Gulf of Gabes. The interest of these maps for decision support is to identify regions where the biomass of functional groups is sensitive to management measures. Results show that benthic species (e.g. Benthic invertebrate feeders (1), Picarel, Mulletts, Alien shrimps...) display higher values of biomass variance across scenarios than species targeted mainly by coastal or small purse seine vessels. This is because that all the simulated FMPs regard exclusively the activity of bottom trawlers, which directly impacts the dynamics of benthic species.

The distribution of biomass variance shows also that high trophic level groups (e.g. Rays, Macro carnivorous fish) are mostly affected in coastal areas, whereas, for the same management measures, small pelagic fish (e.g. European Pilchard, European anchovy, Bogue...) seem to be more responsive offshore. This can be explained by the fact that the coastal fishery tends to target

species with high economic value such *Dentex sp*, *Serranus sp* and Rays which also have high trophic levels. However, small pelagic species are mainly fished offshore by small purse seine vessels, beyond the isobath of 40 m [33]. The results of this analysis indicate that for all trophic groups except European pilchard and Medium pelagic fish, FMPs are effective in well-defined small area in the Gulf of Gabes. Hence, it would be interesting to consider these areas to refine the management of exploited species and propose more accurate spatial measures.

3.2. Ecosystem response to FMPs

Trophic level maps by scenarios were compared to trophic level map of the reference scenario in order to evaluate the impact of the different measures on the food web species composition in spatial terms (primary producers were omitted from calculation to eliminate the high variability of plankton biomass) (Fig. 7). By using all biomass outputs of Ecospace, these maps provide an overview on the effect of each management scenario at the ecosystem scale. Such synthesized information is more suitable to help managers for planning and decision making than trophic level maps by species, more detailed but less straightforward to interpret.

Results suggest that maps can be classified by type of FMP. Fishing scenarios which involve spatial restriction (e.i. Sc2, Sc3,

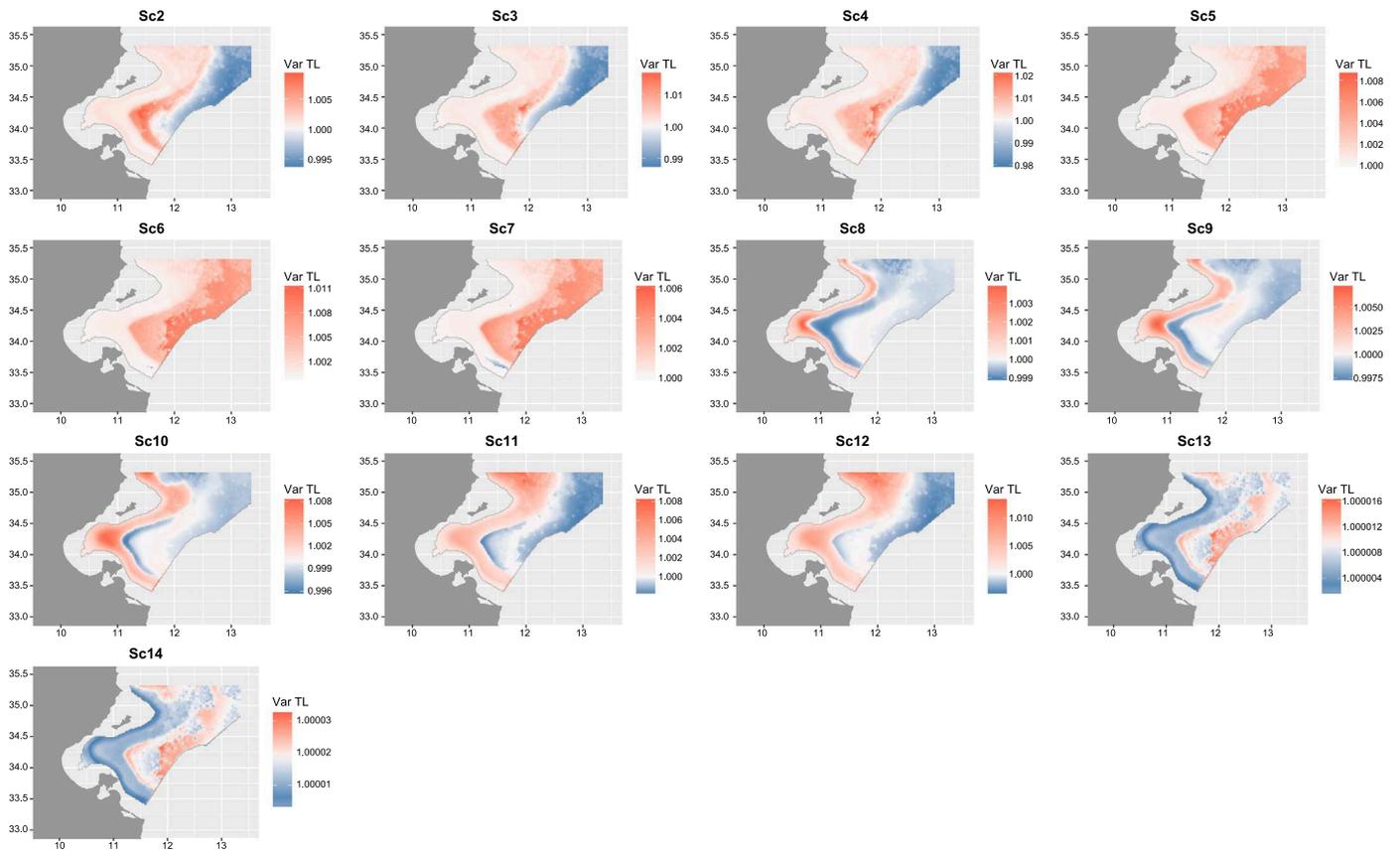


Fig. 7. Comparison of mean trophic level of the ecosystem between the reference scenario and each Management Plan.

Sc4, Sc8, Sc9, Sc10, Sc11 and Sc12) exhibit a slight increase in mean trophic level of the ecosystem in coastal areas (red regions) opposite to the offshore of the Gulf of Gabes (blue regions). For the

temporal scenarios (e.i. Sc5, Sc6, Sc7) which are relative to the duration of the rest period, offshore of the Gulf of Gabes shows an increase in the mean trophic level of the ecosystem since the

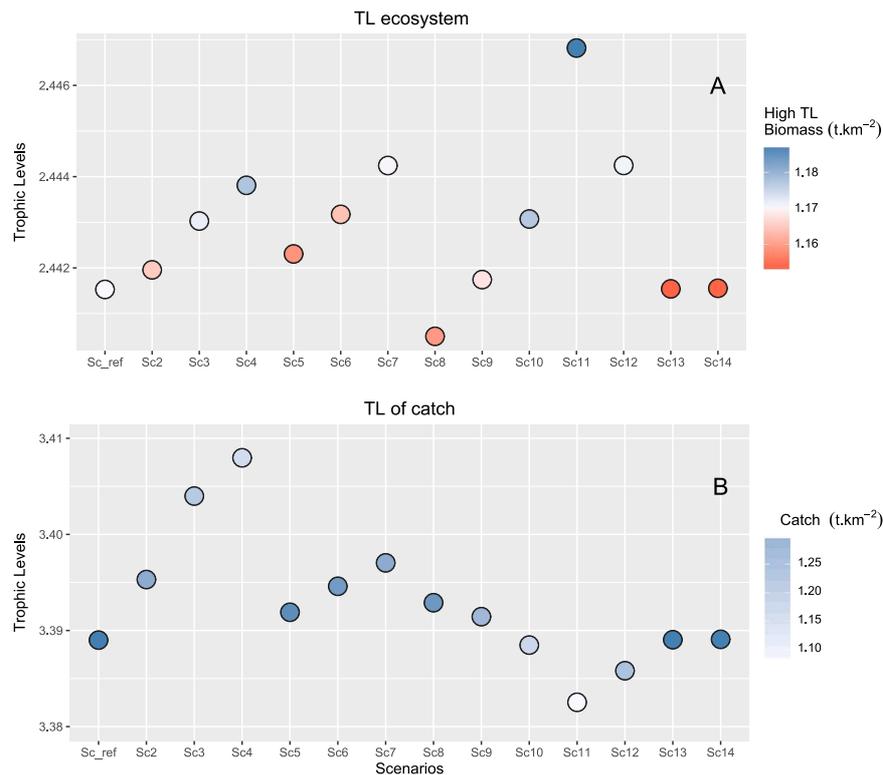


Fig. 8. The mean trophic level of the ecosystem and the biomass of high TLs for each scenario (A), trophic level of catches and total catches for each scenario (B).

simulated rest periods are effective beyond the isobath of 50 m. However, it seems that the decrease in the number of bottom trawlers by 10% and 20% (Sc13 and Sc14) doesn't affect substantially the mean trophic level of the ecosystem, the variation of TLs still negligible.

Four metrics were used to compare the performance of the simulated FMPs: The mean TL of the ecosystem, the mean TL of catches, the biomass of high TLs (TL > 3.5) and total catches. These metrics were selected to characterize the response of the ecosystem from both ecological and fisheries perspectives. For all FMPs, the limitation of fishing pressure increases very slightly the mean TL of the ecosystem (Fig. 8A) especially for the Sc11 which corresponds to no shrimp campaigns. However, the comparison of high trophic levels biomass between the reference scenario and management scenarios (Fig. 8A) suggests that the increase of mean TL is not always due to an increase of high TLs biomass such as for scenarios Sc4, Sc10 and Sc11 but it could also be the result of a decrease of low and medium trophic levels biomass (e.i. Sc2, Sc5, Sc6).

The trophic level of catch seems to be more responsive to the management measures than the mean trophic level of the ecosystem since the variations of TLs between scenarios are more pronounced (Fig. 8B). The simulation results assume that the application of a management measure allows an increase of the trophic level of catch except for FMPs relative to shrimp campaigns (e.i. Sc8, Sc9, Sc10, Sc11 and Sc12). This can be explained by the fact that, these scenarios are effective between the isobaths 30 and 50 m which correspond to the preferred habitat of the majority of functional groups and particularly of those with a high trophic level (Appendix F). Furthermore, the decrease of catches due to the reduction of fishing pressure varies substantially between FMPs except for scenarios Sc13 and Sc14 (e.i. decrease of the number of bottom trawlers) where catches still at the level of the reference state. It appears that FMPs which are effective at shallow depths are more subject to a decline of catches due to the high

abundance of exploited species between isobaths 30 and 50 m.

3.3. Ecospace as decision support tool

In this study, Ecospace is used as a decision support tool to evaluate FMPs in the context of Ecosystem-Based Fishery Management. Several indicators were considered to evaluate the different FMPs with the aim of providing managers a straightforward set of decision rules to fulfill both fisheries and conservation management objectives (Table 2). Results show that conservation measures have positive impacts on ecosystem health indicators (e. i. high trophic level biomass, mean trophic level of the ecosystem). Besides that, the reduction of the bottom trawling activity doesn't have systematically a negative effect on catches. Indeed, coastal catches could benefit from the decrease of fishing pressure and especially small pelagic fish and other fish groups that seem to be less (or positively) affected by these measures. However, the management action which consists to gradually decrease the number of bottom trawlers by 10–20% over 5 years exhibits another type of ecosystem response. In fact, all the indicators remain constants except the biomass of high trophic levels which decrease slightly.

Such a result would interest managers because it shows that it is possible to maintain the same level of landings with 80% of the current capacity of bottom trawlers without compromising the ecosystem structure. These decision rules could be useful to help managers to improve the current fishery policy in the context of an ecosystem approach.

3.4. Uncertainty and limitations of the model

Incorporating ecosystem considerations for the management of fisheries is a relevant approach to preserve a healthy marine ecosystem and maintain the fishing at a sustainable level [34]. However, an ecosystem-based fisheries management requires

Table 2
Response of fishing management plans to a set of conservation and exploitation objectives.

	Increase the lower bathymetric limit of bottom trawling	Increase the duration of the rest period	Increase the lower Bathymetric limit of shrimp campaign	Decrease the number of shrimp campaigns	Progressive decrease of the number of bottom trawlers over 5 years
Trophic level > 3.5 Biomass	↑	=	↑	↑	↓
Mean TL of the ecosystem	=	=	=	=	=
Trophic level of catch	↑	↑	↓	↓	=
Total catches	↓↓↓	↓↓	↓↓↓	↓↓↓	=
Bottom trawlers catches	↓↓↓	↓↓	↓↓↓	↓↓↓	=
Coastal catches	↓	↑	↑↑	↑↑↑	=
Small pelagic fish catches	↓	↓	=	=	=
Crustacean catches	↓↓↓	↓↓	↓↓↓	↓↓↓	=
Other fish catches	↑	↑	↑	↑	=
Cephalopods catches	↓↓↓	↓↓↓	↓↓↓	↓↓↓	=

(↑, ↓): Relative increase or decrease of the indicator less than 5% compared to the reference scenario
 (↑↑, ↓↓): Relative increase or decrease of the indicator between 5% and 10% compared to the reference scenario
 (↑↑↑, ↓↓↓): Relative increase or decrease of the indicator more than 10% compared to the reference scenario
 (=): The indicator remain constant

complex models such as Ecospace which includes spatial and temporal species interactions. Therefore, the uncertainty related to the Ecospace model needs to be considered in the interpretations of the results. The present study focused on trends at the comparison of the different fishing management plans to reduce uncertainties relative to the reliability of inputs and model complexity.

However, there are some limitations related to the data availability, for example, although the Ecospace model offers the possibility to take into account species movement, it was constructed as a “closed” ecosystem. Species migration in or out the Gulf of Gabes was not considered even though it is an open ecosystem because of the absence of studies and data. Furthermore, all the input data of the Ecopath model do not have the same degree of uncertainty. Most of the data come from the area or adjacent ecosystems, but some parameters were obtained from other Mediterranean ecosystems. Thereby, there are some limitations due to the uncertainty associated with the source of data.

The capabilities and limitations of the Ecopath, Ecosim, and Ecospace models were discussed in details in [4,35]. Further discussions of the uncertainty relative to parameters and the definition of trophic groups can be found in [36, 37]. In regards to this study, a sensitivity analysis was performed on ecotrophic efficiency (EE) parameter to estimate the uncertainty of the response of the Ecopath model to the choice of EE value [6]. Results of this sensitivity analysis indicated that the main system flows and estimated trophic levels did not experience any broad changes in the Ecopath model of the Gulf of Gabes [6]. Nevertheless, certain critical improvements are required to make the Ecospace scenario developed for this study more suitable for management advice: i/ the validation of the Ecospace model with spatial time series of catch, biomass and fishing effort (these data are not yet available for the Gulf of Gabes), ii/ a rigorous sensitivity analysis of the Gulf of Gabes Ecospace model to parameter setting [38].

4. Conclusion and recommendations

This study represents a first attempt to evaluate the potential effects of spatio-temporal fishing closures in the Gulf of Gabes. The simulated scenarios were based on the current fishing regulation to give policy makers and stakeholders practical information for management decisions. Results showed the complexity of interactions between the two major fishing activities in the Gulf of Gabes, the bottom offshore trawling and the coastal fishing, in an ecosystem context. In fact, for the same management measures, bottom trawling and coastal fishing catches do not necessarily have the same response due to the multi-species nature of the fishery. However, this interaction can be substantial when there is an important overlap between the fishing zones and target species.

Furthermore, for the majority of trophic groups, the different fishing management plans are rather effective in a small well-defined area than in all the Gulf of Gabes which could be interesting to better target conservation effort. By taking into account spatial complexity for the management of the fishery, this approach aims to better quantify trade-offs to support policy makers and stakeholders in the decision-making process in case of conflicting goals (e.i. environmental or economic objectives).

By its nature, the parameterization of an Ecospace model relies on the underlying Ecopath and Ecosim models from which it inherits some limitations relative to model inputs and construction. Several improvements should be considered for the future simulations to evaluate the sensitivity of results to input parameters, incorporate environmental parameters that drive the species distribution (i.e. salinity, temperature) and validate the model with

spatial data (e.g. biomass distribution, fishing effort). To remedy to this limit, the present preliminary study was based on trends to reduce uncertainty in data interpretation. The results of this study could be considered for a potential management decision to improve the current fishery regulation especially that they are consistent with the first observations after the establishment of biological rest periods in the Gulf of Gabes since 2009.

Acknowledgments

This publication was made possible through support provided by the IRD-DPF PhD fellowships program of the Institut de Recherche pour le Développement (IRD) for Ghassen Halouani and Tarek Hattab. It was also partly funded by the projects GAMBAS (JEAIRD), BISTRAMED (ENVI-Med-MISTRALS) and CHARMMED (Fondation TOTAL).

The authors would also like to thank the anonymous reviewers for their helpful comments and constructive suggestions that help improve the manuscript.

Appendix A. Supporting information

Supplementary data associated with this article can be found in the online version at <http://dx.doi.org/10.1016/j.marpol.2016.04.002>.

References

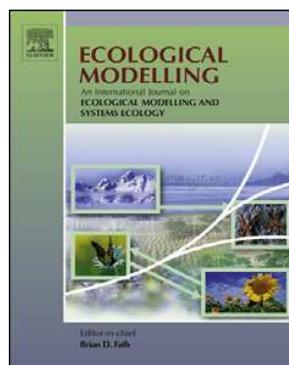
- [1] E.K. Pikitch, C. Santora, E.A. Babcock, A. Bakun, R. Bonfil, D.O. Conover, et al., Ecosystem-based fishery management, *Science* 305 (2004) 346–347.
- [2] R. Froese, A. Stern-Pirlot, H. Winker, D. Gascuel, Size matters: how single-species management can contribute to ecosystem-based fisheries management, *Fish. Res.* 92 (2008) 231–241, <http://dx.doi.org/10.1016/j.fishres.2008.01.005>.
- [3] S.B. Meriem, H. Gharbi, R. Bedoui, Les pêcheries multispécifiques du golfe DE Gabès, 2005. (http://halieutique.agrocampus-ouest.fr/afh/forum7/actes/Ben_Meriem.pdf).
- [4] V. Christensen, C.J. Walters, Ecopath with Ecosim: methods, capabilities and limitations, *Ecol. Model.* 172 (2004) 109–139, <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2003.09.003>.
- [5] S. Mosbah, M. Verdoit-Jarraya, M. Ghorbel, O. Jarboui, P. Lenfant, Modelling temporal evolution of the production from coastal fishery and bottom trawling during one decade (1995–2006) in the gulf of Gabes (Tunisia), 2013. (http://ciesm.org/online/archives/abstracts/pdf/40/PG_0760.pdf) (accessed 03.03.15).
- [6] T. Hattab, F. Ben Rais Lasram, C. Albouy, M.S. Romdhane, O. Jarboui, G. Halouani, et al., An ecosystem model of an exploited southern Mediterranean shelf region (Gulf of Gabes, Tunisia) and a comparison with other Mediterranean ecosystem model properties, *J. Mar. Syst.* 128 (2013) 159–174, <http://dx.doi.org/10.1016/j.jmarsys.2013.04.017>.
- [7] L. Lamon, J. Rizzi, A. Bonaduce, C. Dubois, P. Lazzari, L. Ghenim, et al., An ensemble of models for identifying climate change scenarios in the Gulf of Gabes, Tunisia, *Reg. Environ. Change* (2013), <http://dx.doi.org/10.1007/s10113-013-0430-x>.
- [8] T. Hattab, C. Albouy, F. Ben Rais Lasram, S. Somot, F. Le Loc'h, F. Leprieur, Towards a better understanding of potential impacts of climate change on marine species distribution: a multiscale modelling approach, *Glob. Ecol. Biogeogr.* 23 (2014) 1417–1429, <http://dx.doi.org/10.1111/geb.12217>.
- [9] T. Hattab, F. Ben Rais Lasram, C. Sammari, Modélisation DE l'Habitat Des Ressources halieutiques Dans LE golfe DE Gabès ET projections selon UN scénario DE changement Global, 2011. (<http://www.oceandocs.org/handle/1834/4736>).
- [10] F. Ben Rais Lasram, T. Hattab, G. Halouani, M.S. Romdhane, F. Le Loc'h, Modelling of beta diversity in tunisian waters: predictions using generalized dissimilarity modeling and bioregionalisation using fuzzy clustering, *PLoS One* 10 (2015) e0131728.
- [11] C. Sammari, V.G. Koutitonsky, M. Moussa, Sea level variability and tidal resonance in the Gulf of Gabes, Tunisia, *Cont. Shelf Res.* 26 (2006) 338–350, <http://dx.doi.org/10.1016/j.csr.2005.11.006>.
- [12] C. Papaconstantinou, H. Farrugio, Fisheries in the Mediterranean, *Mediterr. Mar. Sci.* 1 (2000) 5–18.
- [13] K. Ben Mustapha, A. Afli, Quelques Traits DE La biodiversité Marine DE Tunisie: Proposition d'aires DE Conservation ET DE gestion, Rome, Italy, 2007.
- [14] A. Hattour, K. Ben Mustapha, Le couvert végétale marin dans le golfe de Gabès: Cartographie et réseau de surveillance de l'herbier de Posidonie, Publication

- DE l'Inst.Natn.Sci.Tech.Mer, 2007.
- [15] M.N. Bradai, J.-P. Quignard, A. Bouain, O. Jarboui, A. Ouannes-Ghorbel, L. Ben Abdallah, et al., Ichtyofaune autochtone et exotique des côtes tunisiennes: recensement et biogéographie, *Cybiurn* 28 (2004) 315–328.
- [16] V. Christensen, C.J. Walters, D. Pauly, Ecopath with Ecosim: a user's guide, *Fish. Cent. Univ. Br. Columbia Vanc.* 154 (2008) (ftp://ftp.fisheries.ubc.ca/ecopath/webfiles/Ewe%20User%20Guide%205_1.pdf).
- [17] C. Walters, V. Christensen, D. Pauly, Structuring dynamic models of exploited ecosystems from trophic mass-balance assessments, *Rev. Fish. Biol. Fish.* 7 (1997) 139–172.
- [18] J. Polovina, Model of a coral reef ecosystem, *Coral Reefs* 3 (1984) 1–11, <http://dx.doi.org/10.1007/BF00306135>.
- [19] C. Walters, D. Pauly, V. Christensen, Ecospace: prediction of mesoscale spatial patterns in trophic relationships of exploited ecosystems, with emphasis on the impacts of marine protected areas, *Ecosystems* 2 (1999) 539–554.
- [20] C. Walters, D. Pauly, V. Christensen, J.F. Kitchell, Representing density dependent consequences of life history strategies in aquatic ecosystems: ecoSim II, *Ecosystems* 3 (2000) 70–83, <http://dx.doi.org/10.1007/s100210000011>.
- [21] M.J. Behrenfeld, P.G. Falkowski, Photosynthetic rates derived from satellite-based chlorophyll concentration, *Limnol. Oceanogr.* 42 (1997) 1–20.
- [22] Y.I. Sorokin, Aspects of trophic relations, productivity and energy balance in coral-reef ecosystems, *Ecosyst. World* 25 (1990) 401–418.
- [23] C. Walters, V. Christensen, W. Walters, K. Rose, Representation of multistanza life histories in Ecospace models for spatial organization of ecosystem trophic interaction patterns, *Bull. Mar. Sci.* 86 (2010) 439–459.
- [24] Z. Chen, S. Xu, Y. Qiu, Z. Lin, X. Jia, Modeling the effects of fishery management and marine protected areas on the Beibu Gulf using spatial ecosystem simulation, *Fish. Res.* 100 (2009) 222–229, <http://dx.doi.org/10.1016/j.fishres.2009.08.001>.
- [25] V. Christensen, Z. Ferdaña, J. Steenbeek, Spatial optimization of protected area placement incorporating ecological, social and economical criteria, *Ecol. Model.* 220 (2009) 2583–2593, <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2009.06.029>.
- [26] N. Fouzai, M. Coll, I. Palomera, A. Santojanni, E. Arneri, V. Christensen, Fishing management scenarios to rebuild exploited resources and ecosystems of the Northern-Central Adriatic (Mediterranean Sea), *J. Mar. Syst.* 102–104 (2012) 39–51, <http://dx.doi.org/10.1016/j.jmarsys.2012.05.003>.
- [27] C. Jabeur, B. Gobert, H. Missaoui, Typologie de la flottille de pêche côtière dans le golfe de Gabès (Tunisie), *Aquat. Living Resour.* 13 (2000) 421–428, [http://dx.doi.org/10.1016/S0990-7440\(00\)01069-X](http://dx.doi.org/10.1016/S0990-7440(00)01069-X).
- [28] G. Halouani, F. Ben Rais Lasram, M. Khalfallah, D. Zeller, D. Pauly, Reconstruction of Marine Fisheries catches for Tunisia (1950–2010), *Fish. Cent. Univ. BR. Columbia Work. Pap.* 2015-95 2015.
- [29] D. Pauly, R. Watson, Background and interpretation of the Marine Trophic Index as a measure of biodiversity, *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 360 (2005) 415–423, <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2004.1597>.
- [30] D. Pauly, V. Christensen, J. Dalsgaard, R. Froese, F. Torres, Fishing down marine food webs, *Science* 279 (1998) 860–863, <http://dx.doi.org/10.1126/science.279.5352.860>.
- [31] G. Halouani, D. Gascuel, T. Hattab, F. Ben Rais Lasram, M. Coll, K. Tsagarakis, et al., Fishing impact in Mediterranean ecosystems: an EcoTroph modeling approach, *J. Mar. Syst.* 150 (2015) 22–33, <http://dx.doi.org/10.1016/j.jmarsys.2015.05.007>.
- [32] T.J. Pitcher, Back-to-the-future: a fresh policy initiative for fisheries and a restoration ecology for ocean ecosystems, *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 360 (2005) 107–121, <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2004.1575>.
- [33] L. Ben Abdallah, A. Gaamour, Répartition géographique et estimation de la biomasse des petits pélagiques des côtes tunisiennes, 2004. (<http://www.fao.medsudmed.org/pdf/publications/TD5/TD5-Ben%20Abdallah.pdf>) (accessed December 23, 2013).
- [34] M. Coll, S. Libralato, Contributions of food web modelling to the ecosystem approach to marine resource management in the Mediterranean Sea: ecosystem approach in the Mediterranean Sea, *Fish. Res.* 13 (2012) 60–88, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1467-2979.2011.00420.x>.
- [35] C.H. Ainsworth, C.J. Walters, Ten common mistakes made in Ecosim modelling, *Ecol. Model.* 308 (2015) 14–17, <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2015.03.019>.
- [36] E.E. Plaganyi, D.S. Butterworth, A critical look at the potential of Ecosim to assist in practical fisheries management, *Afr. J. Mar. Sci.* 26 (2004) 261–287.
- [37] T.E. Essington, Evaluating the sensitivity of a trophic mass-balance model (Ecopath) to imprecise data inputs, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 64 (2007) 628–637.
- [38] G. Romagnoni, S. Mackinson, J. Hong, A.M. Eikeset, The Ecospace model applied to the North Sea: Evaluating spatial predictions with fish biomass and fishing effort data, *Ecol. Model.* 300 (2015) 50–60, <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2014.12.016>.

Article 2

Modelling food web structure using an end-to-end approach in the coastal ecosystem of the Gulf of Gabes (Tunisia).

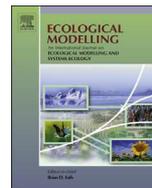
Halouani, G., Ben Rais Lasram, F., Shin, Y.-J., Velez, L., Verley, P., Hattab, T., Oliveros-Ramos, R., Diaz, F., Ménard, F., Baklouti, M., Guyennon, A., Romdhane, M.S., Le Loc'h, F.





Contents lists available at ScienceDirect

Ecological Modelling

journal homepage: www.elsevier.com/locate/ecolmodel

Modelling food web structure using an end-to-end approach in the coastal ecosystem of the Gulf of Gabes (Tunisia)



Ghassen Halouani^{a,b,*}, Frida Ben Rais Lasram^{a,c}, Yunne-Jai Shin^{d,e}, Laure Velez^d, Philippe Verley^d, Tarek Hattab^f, Ricardo Oliveros-Ramos^g, Frédéric Diaz^h, Frédéric Ménard^h, Melika Baklouti^h, Arnaud Guyennon^h, Mohamed Salah Romdhane^a, François Le Loc'h^b

^a UR 03AGRO1 Ecosystèmes et Ressources Aquatiques, Institut National Agronomique de Tunisie, 43 Avenue Charles Nicolle, 1082 Tunis, Tunisia

^b UMR 6539 Laboratoire des Sciences de l'Environnement Marin (CNRS/UBO/IRD/Ifremer), Institut Universitaire Européen de la Mer, Technopôle Brest-Iroise, Rue Dumont d'Urville, 29280 Plouzané, France

^c Université du Littoral Côte d'Opale, Laboratoire d'Océanologie et de Géosciences, UMR 8187 LOG CNRS, 32 Avenue Foch, 62930 Wimereux, France

^d IRD, UMR 248 MARBEC, Université de Montpellier, Bat. 24 – CC 093 Place Eugène Bataillon, 34095 Montpellier Cedex 5, France

^e University of Cape Town, Marine Research Institute and Department of Biological Sciences, Private Bag X3, Rondebosch 7701, South Africa

^f UR FRE 3498 Écologie et Dynamique des Systèmes Anthropisés, CNRS-UPJV, Université de Picardie Jules Verne, Amiens, France

^g Instituto del Mar del Perú (IMARPE), Gamarra y General Valle s/n Chucuito, Callao, Peru

^h Aix Marseille Université, CNRS/INSU, Université de Toulon, IRD, Mediterranean Institute of Oceanography (MIO) UM110, 13288, Marseille, France

ARTICLE INFO

Article history:

Received 2 March 2016

Received in revised form 10 August 2016

Accepted 15 August 2016

Keywords:

Mediterranean Sea
Gulf of Gabes
End-to-end modelling
Ecosystem model
OSMOSE
Food web

ABSTRACT

Given the ecological importance and high socio-economic value of the fishery of the Gulf of Gabes, an end-to-end model was applied to its continental shelf ecosystem to characterize the structure of the food web in the 2000s. This approach consisted in forcing a high trophic level model (OSMOSE) with an existing biogeochemical model (Eco3M-MED) representing the seasonal dynamics of the low trophic levels. The two models were linked through trophic interactions to represent the ecosystem dynamics from primary producers to top predators. In this study, we developed the multispecies, individual-based model OSMOSE in the Gulf of Gabes (OSMOSE-GoG). This model aims to capture the main processes that influence species life cycle and simulate the functioning of the ecosystem according to opportunistic predation process based on size selection and spatio-temporal co-occurrence between a predator and its prey. The spatial distribution of the eleven modelled species was derived from a Multi-Scale Species Distribution Modelling approach. We calibrated OSMOSE-GoG model with available data of biomass and fishing yield, using an optimization method based on evolutionary algorithms which is suitable for complex and stochastic models. Finally, OSMOSE-GoG was validated against independent data sets at different hierarchical levels: the individual (diet composition), population (mean size of commercial catch) and community levels (mean trophic level) following the Pattern-Oriented Modelling approach. The model outputs were overall consistent with the diet compositions and mean trophic levels derived from the ECOPATH model of the Gulf of Gabes (ECOPATH-GoG) and the observations of mean size of catches. The OSMOSE-GoG can be considered as a baseline model to investigate ecosystem responses to environmental changes and fishing management measures in the Gulf of Gabes.

© 2016 Elsevier B.V. All rights reserved.

* Corresponding author at: UMR 6539 Laboratoire des Sciences de l'Environnement Marin (CNRS/UBO/IRD/Ifremer), Institut Universitaire Européen de la Mer, Technopôle Brest-Iroise, Rue Dumont d'Urville, 29280 Plouzané, France.

E-mail addresses: ghassen.halouani@gmail.com (G. Halouani), frida.lasram@gmail.com (F. Ben Rais Lasram), yunne-jai.shin@ird.fr (Y.-J. Shin), laure.velez@hotmail.fr (L. Velez), philippe.verley@ird.fr (P. Verley), hattab.tarek@gmail.com (T. Hattab), ricardo.oliveros@gmail.com (R. Oliveros-Ramos), frederic.diaz@mio.osupytheas.fr (F. Diaz), frederic.menard@ird.fr (F. Ménard), baklouti@mio.osupytheas.fr (M. Baklouti), arnaud.guyennon@mio.osupytheas.fr (A. Guyennon), ramadhanms@gmail.com (M.S. Romdhane), francois.le.loch@ird.fr (F. Le Loc'h).

1. Introduction

Given the limitations of single-species approaches to address the complexity of marine ecosystems, ecosystem models have been increasingly developed and applied worldwide to support the Ecosystem Approach to Fisheries (EAF) (Garcia, 2003; Plagányi et al., 2007). By taking into account the interactions between the different components of the ecosystem, as well as the direct and indirect impacts of human activities, these models have an important role to play in Management Strategy Evaluation (Food and Agriculture Organization of the United Nations, 2008). The use of ecological models such as OSMOSE (Shin and Cury, 2004, 2001), Ecopath with Ecosim (Christensen and Walters, 2004) and Atlantis (Fulton et al., 2004) can provide an overview of the ecosystem functioning and have the potential to deliver useful information in support of fisheries management procedures.

In the Mediterranean Sea, fishing is one of the most important threats to biodiversity in addition to habitat loss (Coll et al., 2010). The Gulf of Gabes located off south Tunisia presents typical ecosystem management issues. On the one hand, the Gulf is under anthropogenic threats (i.e. overfishing, chemical pollution, degradation of *Posidonia* seagrass meadows, invasion of alien species, climate change) (Ayadi et al., 2015; Ben Rais Lasram et al., 2015b). On the other hand, the ecosystem supports a multispecies fishery which represents more than 40% of national production. Hence, a holistic approach of the ecosystem is needed which takes into account the abiotic environment, the ecosystem complexity and the human activity. To assess fishing impacts, several models have been applied to the Gulf of Gabes, i.e. Ecopath with Ecosim (Halouani et al., 2016; Hattab et al., 2013), Species Distribution Model (Hattab et al., 2014), and EcoTroph (Halouani et al., 2015b).

In the context of increasing computational power, End-to-End models (E2E) are considered as relevant tools to address questions about ecosystem functioning (Fulton, 2010). E2E modelling approaches attempt to include the major processes that structure the different parts of the ecosystem, considering the human components and the abiotic environment, and integrating physical and biological processes at different scales in a single modelling framework (Fulton, 2010; Travers et al., 2007).

The increasing interest in developing E2E modelling approaches have arisen from the need for considering the complexity of interactions and feedbacks between factors that control ecosystem functioning (Rose et al., 2010). Indeed, to further explore the effects of multiple drivers on the ecosystem, E2E models that represent the ecosystem from the physics to the biogeochemistry and exploited fish resources (Travers et al., 2007) allow to address questions from both ecological and fisheries perspectives and to investigate the combined effects of climate change and fishing (Travers-Trolet et al., 2014b). The development of such approaches is also motivated by the need for quantitative tools for ecosystem based management (Rose et al., 2010). By incorporating spatial structure and environmental processes, E2E models can be used as new analytical and management tools for the ecosystem-based fisheries management (Pikitch et al., 2004).

Here, we develop an E2E model in a continental shelf ecosystem which consists in a one-way coupling between OSMOSE (high trophic levels model) and NEMOMED12-Eco3M-MED (low trophic levels model) (Alekseenko et al., 2014; Guyennon et al., 2015). The choice of this approach for the Gulf of Gabes ecosystem is mostly explained by the need to make the transition from the single-species management to a more holistic approach. Since the Gulf of Gabes is subject to high fishing pressure and global anthropogenic threats affecting the different components of the ecosystem, the use of an E2E model is appropriate to better understand the ecosystem dynamics and management trade-offs between conservation and fisheries objectives. In this context, the choice of the OSMOSE

modelling framework was appropriate as it allows to simulate various fishing and environmental change scenarios, while relying on a parsimonious size-based predation assumption, and providing a diverse range of output indicators at the individual, population and community levels. Moreover, the application of the OSMOSE model in the Gulf of Gabes was timely and feasible given (i) the large number of empirical studies on life history traits (growth and reproduction parameters) (Tsikliras et al., 2010; Tsikliras and Koutrakis, 2013) allowing to parameterize the model, and (ii) the availability of a biogeochemical model (Eco3M-Med) applied to the study area allowing to develop a fully integrated E2E modelling approach

As a first step underpinning future simulation work, this study aims to represent the food web structure of the Gulf of Gabes in the 2000s. The application of OSMOSE to the Gulf of Gabes ecosystem requires a careful and extensive parameterization work. Based on a size-based opportunistic predation, the model is parsimonious in trophic data requirements but then needs to be properly fitted to biomass and catch data as well as be confronted to an independent set of data and other modelling approaches' outputs. All these modelling steps are presented here.

2. Material and methods

2.1. Study area

The Gulf of Gabes is located in the South-central Mediterranean Sea and covers a total area of approximately 35,900 km² (Fig. 1). Recognized as one of the most productive area in the Mediterranean Sea (Papaconstantinou and Farrugio, 2000), the ecosystem of the Gulf of Gabes is under multiple anthropogenic threats (Hattab et al., 2014; Lamou et al., 2013) and its biodiversity is subject to great changes (Ben Rais Lasram et al., 2015a; Hattab et al., 2011). This region has a relatively wide continental shelf since the isobath 200 m is located about 400 km offshore and it has the highest tidal amplitude in the Mediterranean Sea (up to 2 m height) (Sammari et al., 2006). The seabed of the Gulf of Gabes is characterized by large meadows of *Posidonia oceanica*, an endemic Mediterranean seagrass (Ben Mustapha and Aflil, 2007; Zucchetto et al., 2016). This habitat provides an important nursery, feeding, and breeding for several marine species (Hattour and Ben Mustapha, 2013).

2.2. The end-to-end model

The end-to-end model applied to the Gulf of Gabes aimed to represent the ecosystem structure and dynamics based on two existing sub-models, the individual-based model OSMOSE (Grüss et al., 2015; Shin and Cury, 2004), representing the dynamics of high trophic level (HTL) organisms, which was coupled with the biogeochemical model Eco3M-Med (Alekseenko et al., 2014; Guyennon et al., 2015) representing the low trophic levels (LTL) dynamics. The outputs of the biogeochemical model were used as inputs for OSMOSE without any feedback (forcing mode or one-way coupling).

The two models were linked through trophic interactions to represent the food web from plankton to top predators. In this application, OSMOSE is forced by the biomass of four LTL groups (phytoplankton, nanozooplankton, microzooplankton, and mesozooplankton) and one benthos group. The plankton concentrations obtained from the biogeochemical model serve as prey fields for HTL species in OSMOSE over space and time. The prey fields link the two models through an opportunistic predation process based on size selection (i.e. minimum and maximum predator to prey size-ratio parameter) and spatio-temporal co-occurrence between a predator (HTL species) and its prey among the LTL groups (Travers et al., 2009; Travers-Trolet et al., 2014a).

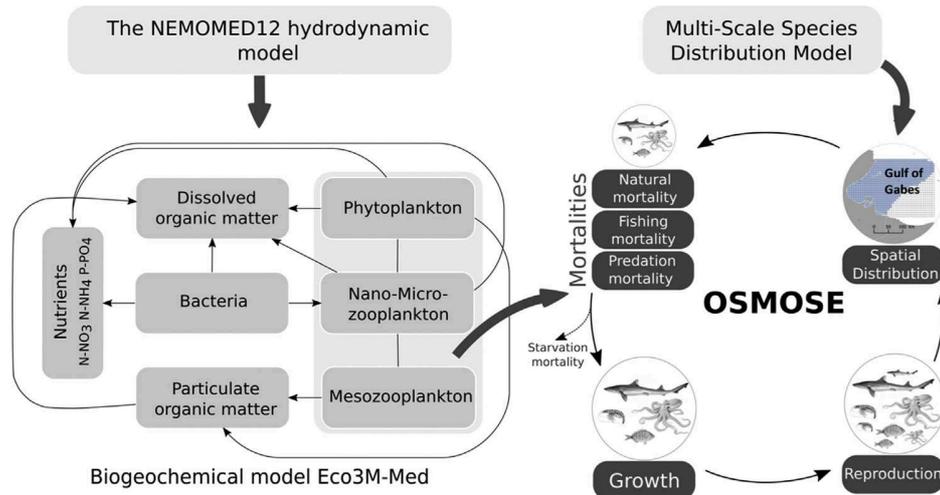


Fig. 1. The geographical location of the Gulf of Gabes and the grid of the OSMOSE-GoG model.

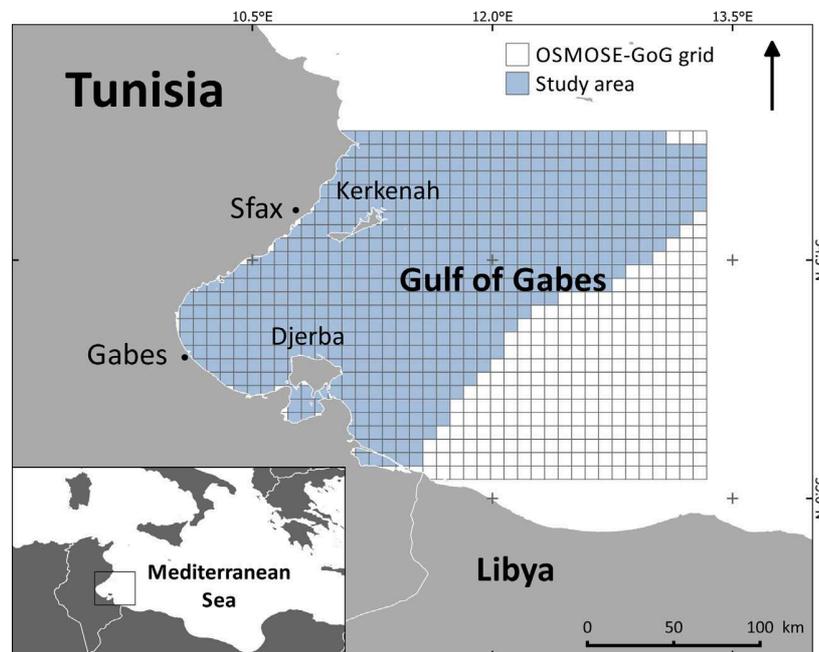


Fig. 2. Conceptual model of the one-way coupling between OSMOSE and Eco3M-MED. OSMOSE species can prey upon both plankton components and high trophic level species, depending on predator/prey size ratios and spatio-temporal prey availability.

Furthermore, a multi-scale species distribution model was used to obtain distribution maps for HTL species in the Gulf of Gabes for the 2000s (Hattab et al., 2014) (Fig. 2). Then, the distribution area of each species was implemented in OSMOSE as a presence/absence map.

2.2.1. The LTL model: biogeochemical model Eco3M-MED

The plankton biomasses (carbon and nitrogen currencies) fields used in this study to force the HTL model have been produced by a coupled (one-way) hydrodynamical/biogeochemical model run over the 2000–2012 period on the whole Mediterranean Basin (see Guyennon et al., 2015 for more details). The physical run is described by Beuvier et al. (2012b). It has been simulated by the 1/12° (≈8 km) resolution regional circulation model NEMO-MED12 (Beuvier et al., 2012a) daily forced by the atmospheric ARPERA data set (Herrmann and Somot, 2008). Daily-averaged water velocities

were used for the advection of biogeochemical tracers. The time step used for the numerical integration of the tracer conservation equations is 1200s. The biogeochemical model Eco3M-MED (Aleksenko et al., 2014) is embedded in the Eco3M modular numerical tool (Baklouti et al., 2006).

The structure of the LTL model includes the main Plankton Functional Types (PFTs) of the Mediterranean Sea (Siokou-Frangou et al., 2010) (Table 1). Each of these PFTs is represented through several state variables, namely carbon, nitrogen and phosphorus (and chlorophyll for producers) concentrations and abundance (number of cells per unit volume), with the exception of meso-zooplankton which is only represented through its carbon concentration and its abundance (individuals per unit volume). Intracellular ratios (i.e., the ratio between two elemental concentrations) as well as intracellular quotas (i.e., the quantity of a given element per cell) are dynamically calculated by the model and used in most of the bio-

Table 1
Parameters of the Eco3M-MED LTL model.

	Low Trophic Level groups	max Size (cm)	min Size (cm)	Trophic level
Main Plankton	Phytoplankton	0.01	0.001	1
Functional Types (PFTs)	Nanozooplankton (Heterotrophic nanoflagellates)	0.002	0.0002	2
	Microzooplankton (Ciliates)	0.02	0.002	2
	Mesozooplankton (Copepods)	0.3	0.02	2
	Benthos ^a	5	0.2	2.5

^a Benthos is considered as a LTL group but it is not an output of the Eco3M-MED model.

geochemical processes described in the model. Phytoplankton is split into two different PFTs, namely large phytoplankton, encompassing diatoms and part of the nanophytoplankton, and small phytoplankton, which includes picophytoplankton and the remaining nanophytoplankton. The two PFTs have different parameters, distinct predators and fuel different detritic pools. Decomposers are represented by heterotrophic bacteria and are responsible for the organic matter mineralization. Zooplankton is divided into three different size groups, namely heterotrophic nanoflagellate (HNF), which feeds on bacteria and small phytoplankton; ciliate, which feeds on small phytoplankton and HNF; and mesozooplankton (copepods), which feeds on ciliate, HNF and large phytoplankton. Copepods are the only metazoans in the model, and mechanisms such as individual growth, egg production or reproduction are implicitly represented. All the formulations of the biogeochemical processes, as well as the whole set of parameters are extensively described in Alekseenko et al. (2014).

2.2.2. The HTL model: OSMOSE

The multispecies model OSMOSE (Object-oriented Simulator of Marine eCOsystem Exploitation) is a two-dimensional spatially explicit, individual-based model (IBM) written in java programming language (www.osmose-model.org). The model aims at simulating the functioning of marine food webs under the assumption of a size-based opportunistic predation process and spatio-temporal co-occurrence between a predator and its prey (Shin and Cury, 2004, 2001). The OSMOSE model (version: Osmose 3 Update 2, source code available at <http://www.osmose-model.org/downloads>) explicitly represents direct and indirect impacts of different management measures and scenarios on target and non-target species linked through trophic interactions. OSMOSE has been applied in different ecosystems to address various questions regarding: (i) the evaluation of the ecosystem trophic structure (Marzloff et al., 2009; Grüss et al., 2015), (ii) the effect of Marine Protected Areas (Yemane et al., 2009), (iii) the combined effects of fishing and climate change (Travers et al., 2009; Fu et al., 2013; Travers-Trolet et al., 2014b), (iv) the simulation of fishing scenarios (Shin and Cury, 2004; Travers et al., 2010; Smith et al., 2011; Grüss et al., 2016), and (v) the test of indicators' performance (Travers et al., 2006).

The basic modelling unit in OSMOSE is a super-individual representing a school of organisms belonging to the same HTL species. Individuals of a school share the same characteristics: body length, weight, age, food requirement, spatial coordinates and all life history traits parameter values. Aggregating species individuals into schools aims to reduce the computation time and memory allocation as the total number of individuals (from egg to adult) to be considered in simulations can reach a value of the order of 10^{12} (Shin and Cury, 2004).

The individual-based structure of OSMOSE allows the assessment of output variables at different levels of aggregation (e.g. size, abundance, biomass or trophic level can be produced by age class or species) (Grüss et al., 2015; Shin and Cury, 2004; Travers et al., 2009). The interaction between schools is based on the main hypothesis that predation depends on size adequacy and spatio-

temporal co-occurrence between predator and prey. Therefore, the food web (or diet matrix) builds up as an emergent property of local trophic interactions.

In OSMOSE, an individual can potentially feed on any prey. Therefore, maximum and minimum predator/prey size ratios were defined to ensure that large predators do not feed exclusively on LTL organisms which are more abundant. Since OSMOSE is a two dimensional model, a predator and a potential prey can co-occur spatially even when there is a mismatch in the vertical dimension (e.g. benthic and pelagic species). In order to obtain a realistic food web, a prey-predator accessibility matrix was defined to take into account the distribution of species in the water column (Travers-Trolet et al., 2014a).

2.3. Model parameterization of OSMOSE-GoG

The modelled area extends from the coastline to the isobath 200 m and covers the entire continental shelf of the Gulf of Gabes (Fig. 1). The model grid consists of 1040 cells with $0.08^\circ \times 0.08^\circ$ degree latitude/longitude resolution and covering the geographical area of (33.1°N/35.3°N) and (9.9°E/13.3°E). The outputs of the biogeochemical model Eco3M-MED between 2001 and 2010 were used to force the HTL model. The dynamics of LTL groups in Eco3M-MED reflect interannual and seasonal variability in the Gulf of Gabes so the forcing of the HTL groups varies accordingly in OSMOSE-GoG simulations.

Eleven high trophic level fish and invertebrate species are modelled in OSMOSE-GoG; seven bony fish (i.e. *Trachurus trachurus*, *Sardina pilchardus*, *Sardinella aurita*, *Engraulis encrasicolus*, *Diplodus annularis*, *Merluccius merluccius*, *Pagellus erythrinus*), one cartilaginous fish (i.e. *Mustelus mustelus*), one cephalopod (i.e. *Octopus vulgaris*) and two crustaceans (i.e. *Penaeus kerathurus*, *Metapenaeus monoceros*). *M. monoceros* is a non-indigenous species (NIS) introduced from the Red Sea into the Gulf of Gabes during the mid-1990s (Missaoui and Zaouali, 1995). These species were selected because of their economic value; they represent ~50% of the total landings in the 2000s, they have a large biomass and/or are classified as keystone species (i.e. the shark *Mustelus mustelus*) according to the results of the Gulf of Gabes Ecopath model (Hattab et al., 2013). The life history parameters of each species (i.e. growth, reproduction, mortality) were selected from the literature (Table 2). The minimum and maximum predator-prey length ratios are not well known and were estimated from diet and mean size information of the modelled species. The diet composition information was derived from the Ecopath model of the Gulf of Gabes (Hattab et al., 2013) which is composed by 41 trophic groups representing 110 species. The maximum and minimum prey sizes were defined as the length of the largest and that of the smallest potential prey, respectively. Then, the predator-prey length ratios were adjusted during the calibration procedure.

In order to take the benthic component into account, a “black box” was implemented in OSMOSE-GoG for benthic organisms with a size range between 0.2 cm and 5 cm (Table 1). The biomass assigned to the benthos group was sufficiently high (10^6 t) so that it is not a limiting factor in the ecosystem. However, only a fraction of

Table 2

Input parameters of the OSMOSE-GoG for each of the 11 species modelled. K , L_∞ and t_0 : the von Bertalanffy growth parameters; b : the exponent of the allometric length–weight relationship; c : constant of proportionality of the allometric length–weight relationship; s_{mat} : size at maturity; φ : relative fecundity; a_{max} : longevity; M_s : mortality rate due to predation from other species that are not explicitly considered in the model; F : annual fishing mortality rate; s_{rec} : size of recruitment. See Appendix A1 (in Supplementary data) for the reference list and Appendix A2 (in Supplementary data) for additional model parameters.

Species	Growth					Reproduction		Mortality				Predation	
	K (y^{-1})	L_∞ (cm)	t_0 (y)	b	c ($g\text{ cm}^{-3}$)	s_{mat} (cm)	φ (egg g^{-1})	a_{max} (y)	M_s (y^{-1})	F (y^{-1})	s_{rec} (cm)	Min ratio	Max ratio
<i>Octopus vulgaris</i>	1.24	159.01	−0.06	3.66	7.41E-05	95.7	0.1	1.1	2.46	0.25	90	25	13
<i>Penaeus kerathurus</i>	0.69	18.03	−0.30	3.14	3.90E-06	12.7	7705	3	0.44	0.35	8	75	6
<i>Metapenaeus monoceros</i>	1.36	19.33	0.02	3.23	0.0045	12.2	9713	2.2	2.23	0.45	8	50	6
<i>Trachurus trachurus</i>	0.20	42.30	−0.54	2.89	0.0114	21.0	1655	9	0.51	0.25	11	70	8
<i>Sardina pilchardus</i>	0.41	19.20	−0.94	3.06	0.0065	12.5	360	5	0.60	0.35	9	300	8
<i>Sardinella aurita</i>	0.24	26.48	−1.78	2.93	0.0061	14.3	337	7	0.50	0.25	11	300	8
<i>Engraulis encrasicolus</i>	0.36	17.19	−1.01	3.16	0.0042	8.0	444.6	4	0.80	0.01	9	130	8
<i>Diplodus annularis</i>	0.16	22.64	−2.00	3.09	0.0140	10.6	400	8	0.61	0.45	9	25	6
<i>Mustelus mustelus</i>	0.06	199.00	−3.82	3.04	0.0043	117.2	0.01	20	0.47	0.08	50	14	7
<i>Merluccius merluccius</i>	0.19	102.85	−0.79	3.12	0.0036	25.4	202	20	0.40	0.10	9	18	7
<i>Pagellus erythrinus</i>	0.14	35.79	−1.63	2.71	0.0301	13.6	150	9	0.15	0.35	11	25	5

the total biomass is available to predation, depending on size adequacy (i.e. minimum and maximum predation size ratio parameter) and the accessibility coefficients of benthos to the modelled species in OSMOSE-GoG.

The time-step of OSMOSE-GoG was set to a two-week period during which, the following processes occur in OSMOSE-GoG (Table 3):

- Spatial distribution: schools are randomly distributed within presence/absence maps for each HTL species. These maps were obtained from a Multi-Scale Species Distribution Model (Hattab et al., 2014). Schools are restricted to their distribution maps so they cannot move to any outside neighbor cell. From a time step to the next one, the probability of movement is modelled such that schools move randomly in their habitat to an adjacent cell following a random walk (Travers-Trolet et al., 2014a). The probability of movement is not size-dependent and differs between species according to the “Range of the random walk”. This parameter is expressed in number of cells. For instance: (i) if zero, the school remains in the current cell, (ii) if 1, the school can either stay in the current cell or move in any of the 8 closest surrounding cells, (iii) If 2, the school can either stay in the current cell or move in any of the 24 closest surrounding cells (see Appendix A2, Table 2.1 in Supplementary data).
- Mortality: Different sources of mortality are explicitly considered in OSMOSE-GoG.
 - Fishing mortality is applied to exploited schools whose fish are larger than the recruitment size. This parameter is assumed to be uniform over space.
 - Larval mortality is a density-independent mortality applied to eggs and first-feeding larvae (0–15 days old individuals). The larval mortality is unknown for the species represented in OSMOSE-GoG, thereby this parameter is estimated during the calibration procedure. In concrete terms, the larval mortality will remove some individuals from the system before even being available to predation. This is meant to represent the high loss of eggs and first-feeding larvae from the system modelled (e.g. no fecundation, advection away from suitable habitat, high mortality of first-feeding larvae).
 - Diverse mortality (or other natural mortality) includes all types of mortality that are not explicitly represented in the model (e.g. predation by species which are not modelled in OSMOSE-GoG, diseases). The diverse mortality (M_s) was estimated from previous studies using Ecopath with Ecosim (Hattab et al., 2013).
- Predation: it is opportunistic and based on spatio-temporal occurrence and size adequacy between predator and prey (i.e.

minimum and maximum predation size ratio parameter). In each cell, a fish school i consumes a maximum ration per time step and body mass unit (r_i). The total accessible biomass of prey to school i depends on size adequacy and the accessibility coefficient of a given prey j to i (δ_{ij}). It can be expressed as ($\sum_j \delta_{ij} \cdot B_{j,t}$) with j indexing schools of adequate size for school i in the same cell as i . Hence the biomass of j preyed upon by school i during a time step Δt is $PB_{i,j,\Delta t} = \delta_{ij} \cdot B_{j,t} \times \min \left(1, \frac{r_i \cdot B_{i,t}}{\sum_j \delta_{ij} \cdot B_{j,t}} \right)$.

The consumption rate upon each prey school of adequate size is hence proportional to the local relative biomass of each prey school.

- Growth: somatic growth rate for individuals in each school i depends on the predation efficiency ($\xi_{i,t}$) relative to the threshold ($\xi_{crit,i}$) that corresponds to the food requirement for maintenance. The predation efficiency varies with time depending on the food consumed by a predator i relatively to the maximum ration r_i (Table 3). The threshold ξ_{crit} is set for all species at 0.57 (Laevastu and Larkins, 1981).
 - When predation efficiency is higher than the critical value ($\xi_{i,t} > \xi_{crit,i}$), fish grows following a variable formulation of the von Bertalanffy growth model (Shin and Cury, 2004; Table 3).
 - Conversely, when predation efficiency is smaller than the critical value ($\xi_{i,t} < \xi_{crit,i}$) starvation mortality is applied (Table 3).
- Reproduction: reproduction occurs for schools whose fish have a length greater than the length at sexual maturity (s_{mat}) at the end of each time step and allows the introduction of new schools of age 0. The number of eggs released by a school depends on the sex ratio, the relative fecundity φ , the spawning seasonality and the biomass of the schools that reached sexual maturity (Travers-Trolet et al., 2014a).

2.4. Spatial distribution of high trophic level species

The Multi-Scale Species Distribution Modelling (MS-SDM) approach proposed by Hattab et al. (2014) was used to generate species distributions in the Gulf of Gabes. This approach combines the predictions of bioclimatic envelope models (BEMs) and habitat models to determine species distributions using both large-scale climatic variables and fine-scale habitat variables. It is therefore suitable for local scale studies which require the integration of both global and local scale drivers of species distributions (Hattab et al., 2014). Accordingly, BEMs were first built at a global extent using

Table 3
Equations representing the main processes in the OSMOSE model.

Processes	Equations	Parameters details
Egg and larval natural mortality	$N_{s,0,t+\Delta t} = N_{s,0,t} \times e^{-\Delta t \cdot M_{0,s}}$	$N_{s,0,t}$ is the number of eggs of species s released in the system at time t . Egg and larval natural mortality rate ($M_{0,s}$) is estimated by species.
Predation	<p>Successively for each school i, in each cell, and for prey j' of a suitable size,</p> $PB_{ij',\Delta t} = \delta_{ij'} \cdot B_{j',t} \times \min \left(1, \frac{r_i \cdot B_{i,t}}{\sum_{j'} \delta_{ij'} \cdot B_{j',t}} \right) \sum_{j'} PB_{ij',\Delta t}$	With $B_{i,t}$ the biomass of a school i at time t , j' indexes all local prey in the cell falling in the feeding size range of school i and belonging to a HTL school or to a LTL group, $PB_{ij',\Delta t}$ the biomass of school j' preyed upon by school i during a time step Δt , $\delta_{ij'}$ the availability coefficient of the prey j' to i , and r_i the maximum predation rate set for all species to 3.5 g of prey per gram of body mass per year.
Predation efficiency	$\xi_{i,t} = \frac{f}{r_i \cdot B_{i,t}}$	With $B_{i,t}$ the biomass of a school i at time t , j' indexes all local prey in the cell falling in the feeding size range of school i and belonging to a HTL school or to a LTL group, $PB_{ij',\Delta t}$ the biomass of school j' preyed upon by school i , r_i the maximum predation rate of species i .
All mortality	$N_{i,t+\Delta t} = N_{i,t} \cdot e^{-\Delta t (F_s(t) + M_s(t) + M_{\xi,i}(t) + P_i(t))}$	With $N_{i,t}$ the abundance of a school i at time t , F_s the fishing mortality rate of species s , M_s the other natural mortality rate (diverse mortality) accounting for all other sources of mortality not explicit in the model, $M_{\xi,i}$ the starvation mortality of school i , P_i the predation mortality from individual interactions.
Starvation mortality	$M_{\xi,i} = \begin{cases} \frac{-M_{\xi,max}}{\xi_{crit}} \cdot \xi_{i,t} + M_{\xi,max} & \text{if } \xi_{i,t} < \xi_{crit} \\ \frac{2\Delta L_{s,a}}{1 - \xi_{crit}} (\xi_{i,t} - \xi_{crit}) & \text{if } \xi_{i,t} > \xi_{crit} \end{cases}$	$M_{\xi,i}$ the starvation mortality of school i from individual interactions, $M_{\xi,max}$ is the maximum starvation mortality rate set for all species at 1 year ⁻¹ .
(Somatic) Growth	$\Delta L_{s,a} = L_{\infty s} (1 - e^{-K_s}) \times e^{-K_s(a-t_{0s})}$ $W_{i,t} = c_s \times L_{i,t}^{b_s}$	With $\Delta L_{s,a}$ the mean annual growth rate calculated from the von Bertalanffy model at age a for species s and $\Delta L_{i,t}$ is the actual growth rate of individuals in the school i at time t . Predation efficiency critical value set for all species ($\xi_{crit} = 0.57$). The mean annual growth rate in length of species s at age a is calculated from the von Bertalanffy model with $L_{\infty s}$ the theoretical asymptotic length of species s , K_s the growth coefficient of species s and t_{0s} the theoretical age at $L = 0$ of species s . $W_{i,t}$ the weight of each individual in school i at time t is calculated from the allometric relationship, b_s and c_s are the allometric parameters for the HTL species to which school i belongs.
Reproduction	$N_{0,t+1} = \Phi_s \cdot \frac{1}{2} \sum_{a>a_{mat,s}} B_{a,t}$	N_0 is the number of eggs released in the system, Φ_s is the relative fecundity, $a_{mat,s}$ is the age at maturity of species s , $B_{a,t}$ is the biomass of individuals of age a at time t . The sex ratio is assumed to be 1:1.

four derived metrics from sea surface temperature monthly climatologies (1982–2009) and the sea surface salinity climatologies (1961–2009) (Appendix A3 in Supplementary data). The species presence data were obtained from global online databases: the Ocean Biogeographic Information System (OBIS; <http://www.iobis.org/>) and Global Biodiversity Information Facility (GBIF; <http://data.gbif.org>) (Appendices A4 in Supplementary data). Second, habitat models were built for benthic and demersal species using fine-grained habitat variables at a finer scale (90 m). Seafloor topography and seafloor type of the Gulf of Gabes were selected to develop habitat models. These characteristics were captured by five habitat variables: seafloor type, depth, slope and aspect (describing two derived variables: the eastness and northness of the slope) (Appendix A3 in Supplementary data).

We followed the procedure described in Hattab et al. (2014) to calibrate the bioclimatic envelope models and the habitat models, namely, an environmentally and geographically weighted method to simulate pseudo-absences, an ensemble forecasting approach using the BIOMOD package (Thuiller et al., 2009) in the R statistical programming environment (R Core Team, 2013), and a cross validation procedure and binary transformation using the true skill statistic (TSS) criterion (Allouche et al., 2006) (Appendix A3 in Supplementary data). For pelagic species we used the predictions of BEMs only. However for benthic and demersal species, we combined the predictions of BEMs and habitat models. In this case,

a species was only considered present if, for any given cell, both models predicted its presence.

2.5. Calibration using an evolutionary algorithm

An optimization method based on evolutionary algorithms (EA) was applied to calibrate OSMOSE-GoG, using a likelihood approach developed specifically for the OSMOSE model. For this purpose we used the osmose2R package (<http://www.osmose-model.org>) and calibrar R package (Oliveros-Ramos, 2016; Oliveros-Ramos et al., 2015; Oliveros-Ramos and Shin, 2016) available from the CRAN website (<https://cran.r-project.org/web/packages/calibrar/index.html>). We performed a steady state calibration over one year using the outputs of year 2001 from the Eco3M-MED model to run OSMOSE-GoG (climatology calibration). Minimum and maximum threshold for species biomass (small pelagics) for the period 1998–2008 and commercial catches of 2001 (all target species) were used in the calibration procedure as target data. The OSMOSE-GoG was calibrated such that simulated catches and biomasses of the HTL species remained in acceptable intervals. These intervals represent minimum and maximum values of the observed catches and biomasses during the period 1998–2008, with catches data being given more weight (inversely proportional to uncertainty in the data) in the construction of the objective function. The calibration procedure allowed to estimate a set of unknown parameters for each species represented in the model: (1) coefficients of plank-

ton accessibility to HTL species, (II) the larval mortalities, (III) the fishing mortalities (28 parameters in total). We performed a steady state calibration due to the lack of sufficient time series of stock biomass in the Gulf of Gabes ecosystem.

In the evolutionary algorithm, different unknown parameters combinations are tested in order to select an “optimal parent” (best solution) arising from the recombination of the unknown parameter sets (called the genotype). At each generation, tens of genotypes/parameter sets were tested, from which the ones providing the best solutions (i.e. simulated biomasses and catches closest to the target data) were combined to generate an “optimal parent” (Oliveros-Ramos, 2016; Oliveros-Ramos et al., 2015; Oliveros-Ramos and Shin, 2016). In order to test the performance of genotypes, the evolutionary algorithm uses likelihood objective functions. The optimal parent was then used to produce a new set of parameters combinations which constitutes the next generation. This iterative optimization process ran until the convergence of the objective function. (see Oliveros-Ramos et al. (2015) for more details). During the calibration, the OSMOSE-GoG was run for 100 years for each set of parameters, and only the last 50 years were analysed to be sure that the model reached a steady state.

A sequential multiple-phase calibration (3 phases) was applied in the evolutionary algorithm to improve the estimation of the model parameters. In the first phase (maximum number of generations = 150) the EA estimated the plankton accessibility coefficients. In the second phase (maximum number of generations = 200) the EA included the larval mortality rates in the estimation. In the third phase (max number of generations = 250) the EA estimated all parameters including the fishing mortality rates. There is no formal stopping criterion for the EA but after 1500 generations, the AIC of the model stabilized around its lowest values (Appendix A5 in Supplementary data).

Once OSMOSE-GoG was calibrated, the model was run for a spin-up time of 50 years to ensure that the biomass and catch of the HTL species reached equilibrium. Given the stochasticity of OSMOSE, 10 simulation replicates were averaged to analyse the outputs of the last 50 years of simulation.

3. Results and discussion

3.1. Calibration of OSMOSE-GoG

The evolutionary algorithm enabled us to calibrate the OSMOSE-GoG model so that the catches and biomasses of the HTL species are in acceptable intervals. The yield of the majority of exploited species are consistent with the official landings statistics of “Direction Générale de la Pêche et de l’Aquaculture” (DGPA) the Tunisian Fisheries and Aquaculture Department (Fig. 3). However, for *Sardinella aurita*, the results of OSMOSE-GoG were under-estimated. For this species (and probably also *Sardina pilchardus*), targeted by the small pelagic fishery, some purse seiners operate outside the Gulf of Gabes but they land their catches in harbors located in the Gulf. This could explain the differences observed between the model results and the data. We precise that a correction factor was applied on landings by the DGPA to take into account discards and illegal, unreported, and unregulated fishing (Halouani et al., 2015a), thereby official statistics are expected to be close to actual catches.

The simulated biomasses of all HTL species were within the reference intervals over 50 years of simulation (Fig. 4). Results illustrate that the variation between replicates differed depending on the type of species. Indeed, for small pelagic species (i.e. *Sardina pilchardus*, *Sardinella aurita* and *Engraulis encrasicolus*) the stochasticity of the model was more pronounced than for demersal species (except for *Octopus vulgaris*). This may be explained by the fact that the small pelagic species represented in OSMOSE-GoG

Table 4

Fishing mortality and larval mortality rate parameters resulting from the calibration of OSMOSE-GoG.

Species	Fishing mortality (year ⁻¹)	Larval mortality (year ⁻¹)
<i>Octopus vulgaris</i>	0.13	0.48
<i>Penaeus kerathurus</i>	0.38	1.58
<i>Metapenaeus monoceros</i>	0.50	1.20
<i>Trachurus trachurus</i>	0.26	0.59
<i>Sardina pilchardus</i>	0.31	0.43
<i>Sardinella aurita</i>	0.23	0.90
<i>Engraulis encrasicolus</i>	0.01	0.86
<i>Diplodus annularis</i>	0.46	1.28
<i>Mustelus mustelus</i>	0.10	0.01
<i>Merluccius merluccius</i>	0.10	0.42
<i>Pagellus erythrinus</i>	0.43	1.53

were distributed all over the modelled area so the random movements of their schools within their large distribution area would produce more stochasticity in feeding patterns, and this, in addition to a high intrinsic variability in the population dynamics, due to a high biomass turnover rate, and less age cohorts to dampen environmental variability.

Using the evolutionary algorithm, we obtained estimates of the fishing mortality (F) and larval mortality (M_0) rate parameters. Regarding the larval mortality rates, the highest values were obtained for the benthic species (i.e. *Penaeus kerathurus*, *Metapenaeus monoceros*, *Diplodus annularis*, *Pagellus erythrinus*) which also have the highest rates of fishing mortality (Table 4).

3.2. Validation of OSMOSE-GoG

To validate OSMOSE-GoG, we relied on the POM approach (Pattern-Oriented Modelling) proposed by Grimm et al. (2005). This approach requires the validation of the model with patterns observed at different hierarchical levels: the individual (i.e. diet composition here), population (i.e. mean body size) and community levels (i.e. mean trophic level). We used independent data sets to test the validity of OSMOSE-GoG. These data have not been used in the calibration process or model development.

3.2.1. Trophic based validation: individual level

For the trophic-based validation, we used the diet composition of the 11 HTL species represented in the model, at the adult stage. Simulation outputs were expressed as percentage of mass of prey species in the diet of their predators (Fig. 5). The OSMOSE-GoG diet compositions were compared to the diets derived from the mass-balanced Ecopath model of the Gulf of Gabes, referred to as “Ecopath-GoG”. We precise here that the diet matrix incorporated in Ecopath-GoG was compiled from the empirical literature and was just slightly adjusted to balance the model (for more details see Hattab et al. (2013)).

Results showed an acceptable similarity between the simulated diets of OSMOSE-GoG and those of Ecopath-GoG despite the fact that some prey groups were not represented in OSMOSE-GoG (i.e. “Other preys” in Fig. 5). The Spearman’s rank correlation coefficient between the diet matrix of Ecopath-GoG and that of OSMOSE-GoG was 0.64. For small pelagic fish (i.e. *Trachurus trachurus*, *Sardina pilchardus*, *Engraulis encrasicolus*, and *Sardinella aurita*) the simulated diets were similar and mainly consisted of zooplankton which is in agreement with observations. Diet data of benthic species showed that the benthos group was properly represented as for the two species of crustaceans *Penaeus kerathurus* and *Metapenaeus monoceros*. In Osmose, the cephalopod *Octopus vulgaris*, mainly fed on benthos as observed in Ecopath-GoG and displayed an opportunistic behaviour since a variety of HTL species were well represented in its diet. This opportunism was even better illustrated with the shark *Mustelus mustelus*, a top predator and a

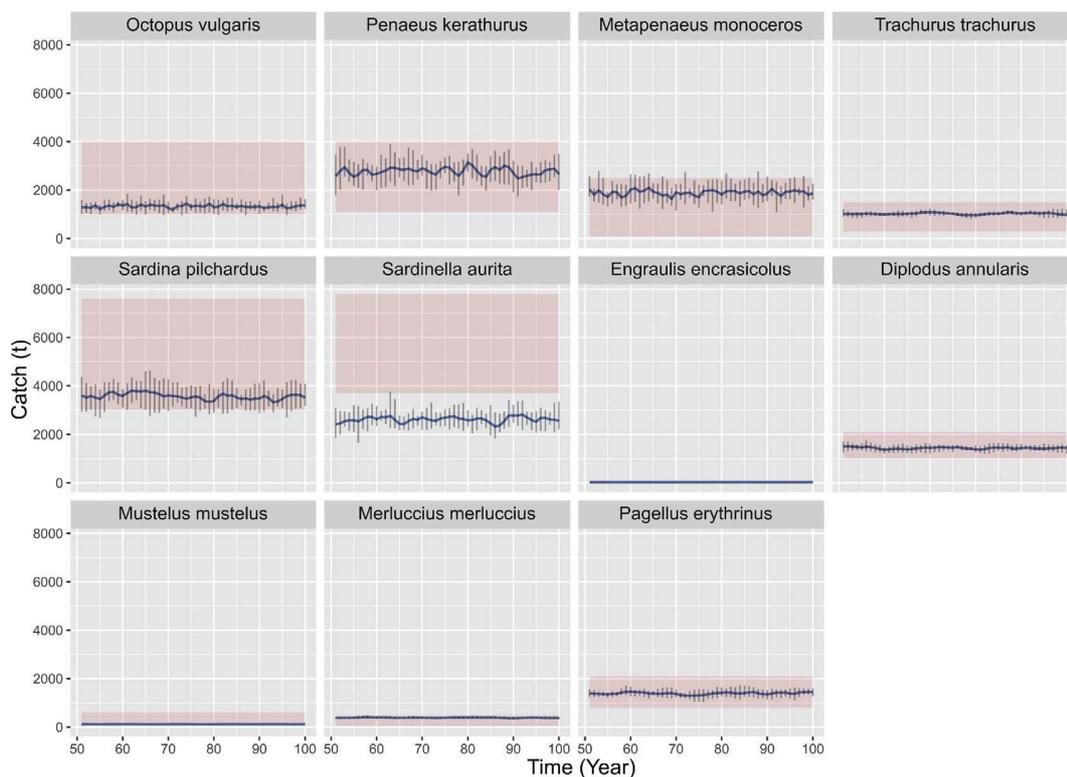


Fig. 3. Mean evolution of the simulated catches of the 11 HTL species during 50 years of simulation (blue line) with error bars representing the confidence intervals obtained from 10 simulation replicates. The red band represents the reference interval of catches (minimum and maximum catches reported in the official statistics of DGPA for the period 1998–2008 in the Gulf of Gabes). (For interpretation of the references to color in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

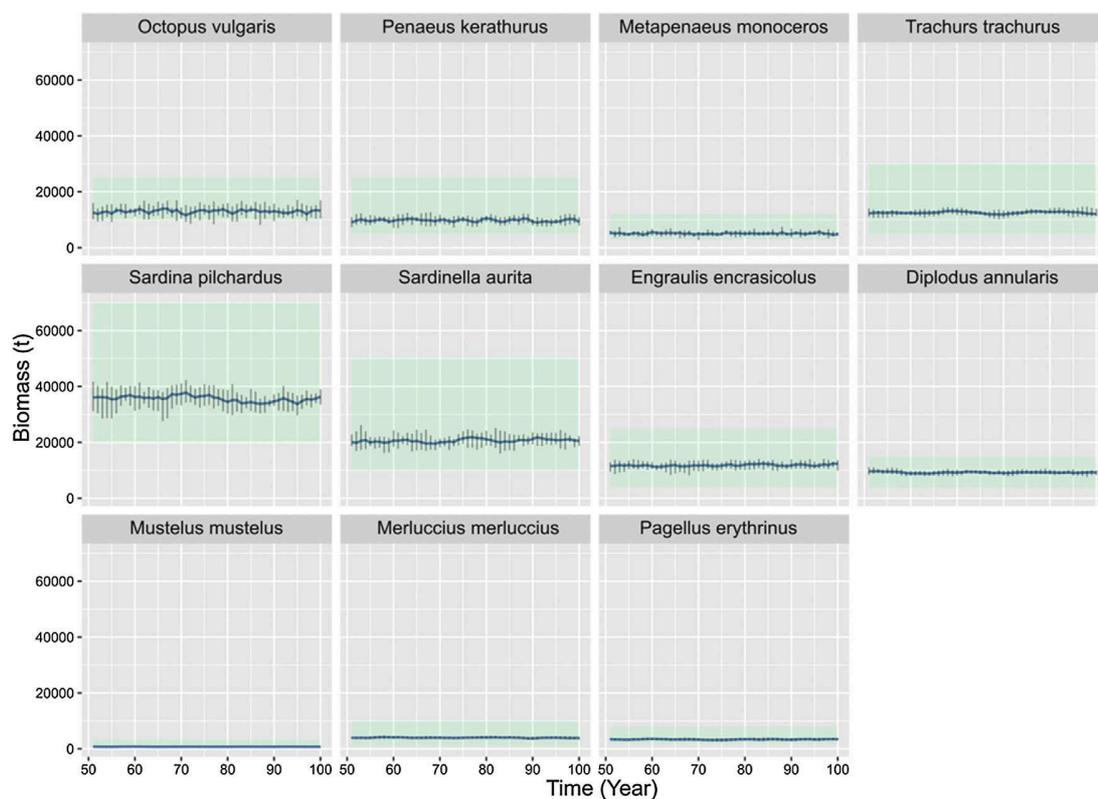


Fig. 4. Mean evolution of the simulated biomass of the 11 HTL species, during 50 years of simulation (blue line) with error bars representing the confidence intervals over 10 simulation replicates. The green band represents the reference interval of biomass (an estimation of minimum and maximum biomass observed in the period 1998–2008 in the Gulf of Gabes based on the surveys of the “National Institute of Marine Sciences and Technologies” and the Ecopath model of the Gulf of Gabes (Hattab et al., 2013)). (For interpretation of the references to color in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

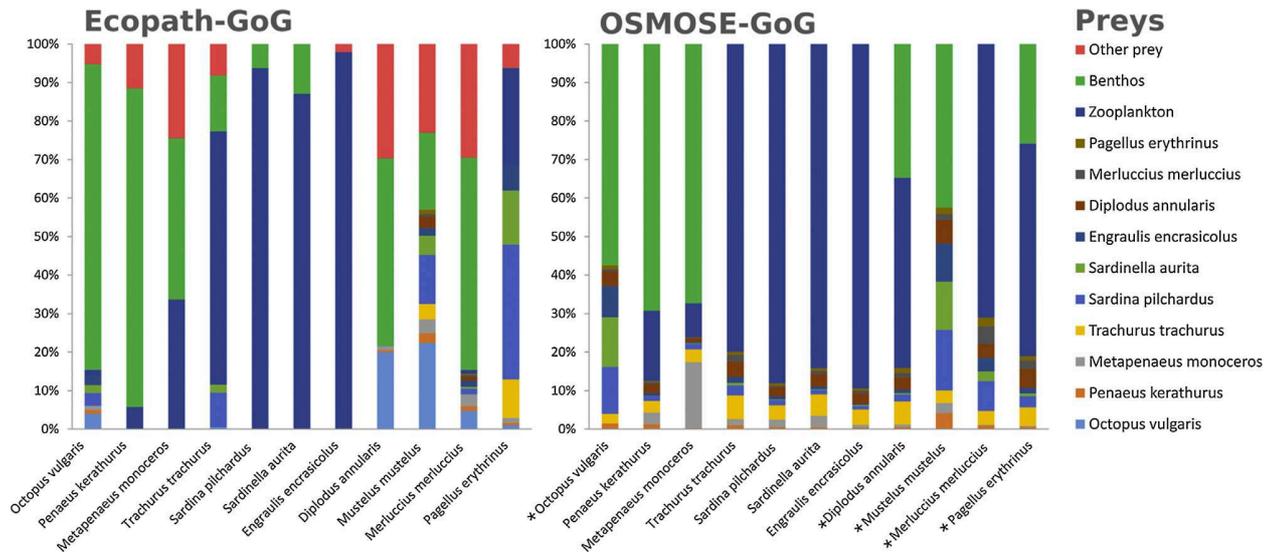


Fig. 5. (Right) Diets simulated by OSMOSE-GoG expressed as percentage of mass of prey species. (Left) Diet matrix of Ecopath-GoG derived from stomach contents data. Species with (*), i.e. *Octopus vulgaris*, *Diplodus annularis*, *Mustelus mustelus*, *Merluccius merluccius*, *Pagellus erythrinus*, correspond to the following functional groups in Ecopath-GoG: Benthic cephalopods, Sparidae, Sharks, Medium pelagic fish and Macro-carnivorous fish 1, respectively.

keystone species in the Gulf of Gabes, which had the most diversified diet. This emergent property is also in agreement with the observed diet matrix of sharks in Ecopath-GoG. However, results of the three demersal species *Diplodus annularis*, *Merluccius merluccius* and *Pagellus erythrinus* seemed to be less consistent with stomach contents data from Ecopath-GoG. The main difference lies in the over-estimation of zooplankton as prey in OSMOSE-GoG.

3.2.2. Size based validation: population level

At the population level, we used the mean size at catch to validate the model. The size data of OSMOSE-GoG were confronted to data from the literature (see Appendix A6 for the references in Supplementary data) (Fig. 6). A close consistence was obtained between the simulated sizes and the observed data in the Gulf of Gabes during the 2000s. The Spearman's rank correlation coefficient between the observed and the simulated mean size at catch of OSMOSE-GoG was 0.70. The OSMOSE-GoG size outputs were similar to observations for all species except for *Mustelus mustelus*. For the smooth-hound shark, the model under-estimated the mean size at catch (86.1 cm vs 67.2 cm).

3.2.3. Trophic level based validation: community level

The mean trophic level (TL) of the ecosystem was used to test the validity of the model at the community level. The mean TLs of OSMOSE-GoG were compared to an independent set of TL values derived from Ecopath-GoG (Hattab et al., 2013) (Fig. 7). Results showed that OSMOSE-GoG TLs are in agreement with those of Ecopath-GoG for the majority of species (e.g. *Diplodus annularis*, *Engraulis encrasicolus*, *Sardina pilchardus*, *Sardinella aurita* and *Octopus vulgaris*). The Spearman's correlation coefficient between trophic levels of Ecopath-GoG and those estimated by OSMOSE-GoG was 0.63. However, the TL values of *Metapenaeus monoceros*, *Merluccius merluccius* and *Pagellus erythrinus* were less consistent between the two models. In both models, the smooth-hound shark *Mustelus mustelus* has the highest trophic level (4.35 in Ecopath-GoG, 4.16 in OSMOSE-GoG).

3.3. Foodweb of OSMOSE-GoG

The simulation of OSMOSE-GoG provided an estimation of the biomass, the diet matrix and the mean trophic level of each HTL

species for the 2000s. These outputs are summarized in a foodweb diagram representing the trophic links between the modelled species (excluding small juveniles and larvae) (Fig. 8). Because of the opportunistic predation of OSMOSE, the *posteriori* emerging trophic structure is complex despite the small number of HTL species and LTL groups ($n = 16$). The modelled foodweb Exhibits 140 trophic links and it is highly connected. The calculation of the Finn's mean path length (FMPL), which represents the average number of groups that a unit of inflow passes through before leaving the foodweb (Finn, 1980), suggests that the foodweb modelled by Ecopath-GoG is more mature than that of OSMOSE-GoG (FMPL 2.84 vs FMPL 2.24 respectively). The diagram of the food web also shows that the largest part of the biomass which flows from LTL groups to HTL species mainly comes from benthos and microzooplankton (Fig. 8).

3.4. Limitations of the model

Developing an end-to-end model in order to better understand the trophic functioning of the Gulf of Gabes ecosystem is a first necessary step before using the model to run diverse scenarios and test the effect of different management measures at the ecosystem scale. This first step has proved to be challenging, due to the complexity of the parameterization and calibration procedures. In this study, we implemented a steady state version of OSMOSE-GoG to describe the food web of the Gulf of Gabes. This model was forced by the outputs of the biogeochemical Eco3M-MED model in order to link the dynamics of the LTL and HTL communities during the period 2001–2010. OSMOSE is a spatial model, thus we introduced species distribution maps generated from a Multi-Scale Species Distribution Modelling approach. Thereby, developing an end-to-end approach allowed us to integrate a large amount of data and information from different sources, scientific literature, database and output from other models. However, there are some limitations which can be broadly summarized as:

- Data availability. Although the OSMOSE model offers the possibility to take into account several aspects of species life cycle, the OSMOSE-GoG model was constructed as a "closed" ecosystem. For example, due to the absence of studies and data, we did not consider species migration in or out the Gulf of Gabes even

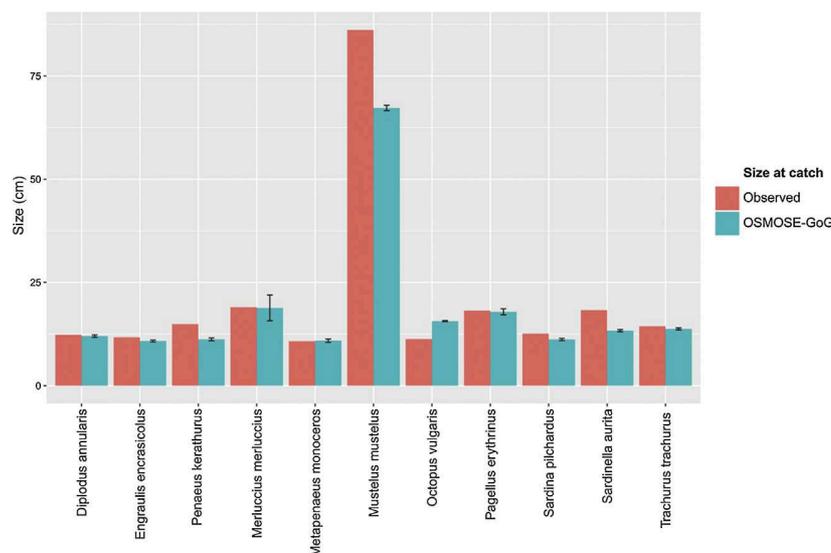


Fig. 6. Comparison between the simulated mean size at catch derived from OSMOSE-GoG and the observed data during the 2000s in the Gulf of Gabes (see references, Appendix A6 in Supplementary data). The vertical bars correspond to the standard deviation of the simulation across replicates.

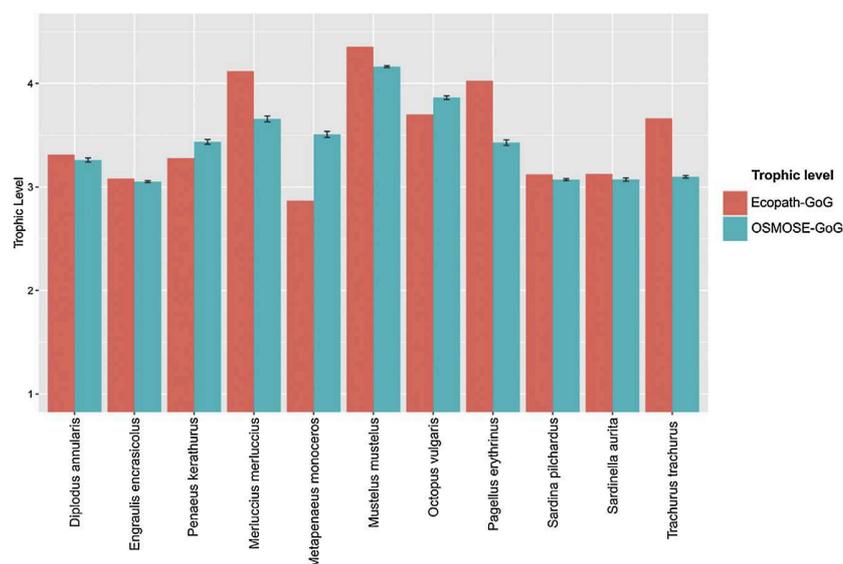


Fig. 7. Comparison of mean trophic levels in output of OSMOSE-GoG and Ecopath-GoG (Hattab et al., 2013) per HTL species. The vertical bars correspond to the standard deviation of the ten simulations.

though it is an open ecosystem. For the same reason, we made the assumption that adults and juveniles are distributed in the same areas (*i.e.* the larval drift was not included) and that fishing mortality is constant throughout the year. Furthermore, the lack of time-series of biomass data did not allow to perform an inter-annual calibration.

- Input data uncertainty. Most of the data come from the area or adjacent ecosystems, but some parameters (*e.g.* egg size or egg weight) were obtained from other Mediterranean ecosystems. Thereby, there are some limitations due to the uncertainties associated with the sources of data. Indeed, all the input data do not have the same degree of uncertainty, which can be high for some parameters such as the “species relative fecundity” which differs considerably according to the ecosystem. Furthermore, some parameters were kept at default such as the “critical predation efficiency” (which is used to determine the success of predation) or the “maximum ingestion rate” (<http://www.osmose-model.org/>).

(Grüss et al., 2015; Shin and Cury, 2004, 2001). Furthermore, for the following species (*i.e.* *Octopus vulgaris*, *Diplodus annularis*, *Mustelus mustelus*, *Merluccius merluccius*, *Pagellus erythrinus*) the comparison of functional group (Ecopath-GoG) vs species (OSMOSE-GoG) is one of the limits of the diet composition validation.

- Validation of the LTL model. The performance of the biogeochemical model Eco3M-MED has been recently evaluated by Guyennon et al. (2015). The model was able to reproduce the main spatial and seasonal distribution patterns of the plankton groups over the whole basin of the Mediterranean Sea. However, its outputs still need to be finely validated at local scales by comparison with data of plankton diversity and densities measured *in situ* (*e.g.* Bel Hassen et al., 2010).
- Benthos group. The Gulf of Gabes is a continental shelf ecosystem characterized by an important benthopelagic coupling as many pelagic species feed on benthic organisms. In order to take into

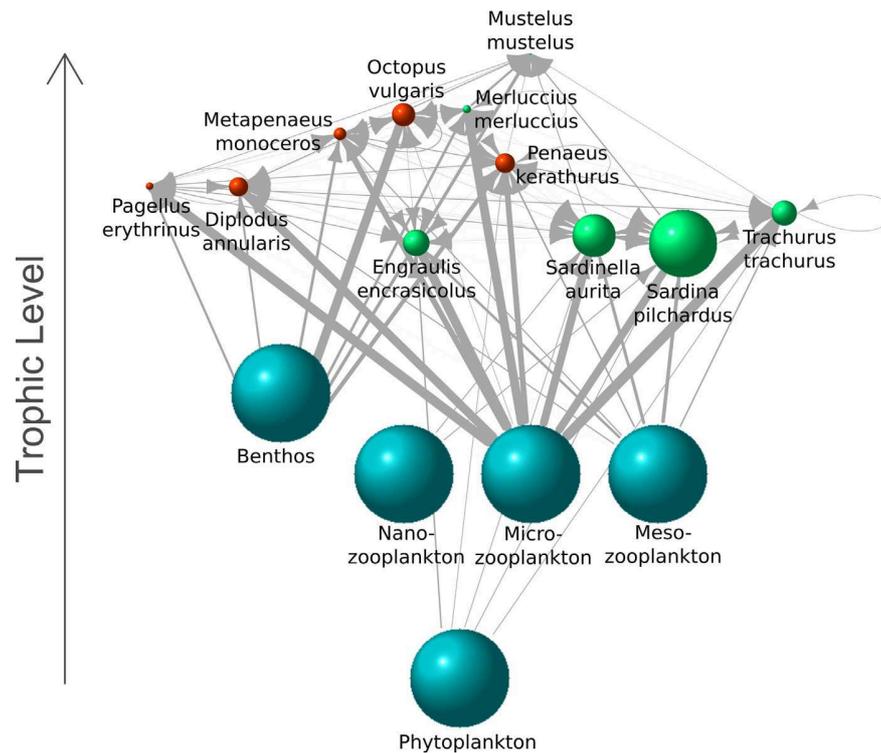


Fig. 8. A schematic diagram of OSMOSE-GoG food web. Spheres represent the modelled HTL species and LTL groups on a trophic scale. The volume of the sphere is proportional to the species relative biomasses (except for LTL groups). Solid arrows represent the trophic links between predators and their prey. The thickness of the arrows corresponds to the proportion of prey species in the diet of predator species. Loops indicate cannibalism.

account the benthos, we used a simple “black box” in OSMOSE-GoG for benthic organisms with a size range between 0.2 cm and 5 cm (Table 1) and without limiting biomass. However, the representation of the benthos group and its parameterization would need improvements in future with regard to: (i) the high diversity of benthic large-sized benthic community in the Gulf of Gabes, essentially represented by Echinodermata, Crustacea, Tunicata, Mollusca, Porifera, Cnidaria, Bryozoa, and Annelida (Lakhrech, 2013). All these groups are considered as potential prey for the HTL species; (ii) the feedback of predation on the benthos group was not represented in OSMOSE-GoG but it is potentially important (Hattab et al., 2013); (iii) size-based opportunistic predation is not always applicable for benthic organisms (i.e. predation is size-independent for small annelids which could feed on bivalve larger in size) thereby feeding preference would need to be documented if the dynamics of the benthic species were to be more explicitly taken into account.

4. Conclusion

This study represents one of the first applications of OSMOSE in the Mediterranean Sea. The end-to-end model developed in the continental shelf of the Gulf of Gabes (Southern Tunisia) allowed to incorporate different sources of information from physical, biogeochemical and biological studies to characterize the food web. This multi-model approach was appropriate to provide a realistic representation of the food web despite the complexity of trophic interactions in the marine ecosystem. Based on the simple assumption of size-based opportunistic predation, the OSMOSE-GoG model led to the emergence of a trophic structure consistent with our knowledge of the Gulf of Gabes ecosystem. Furthermore, the comparison of OSMOSE-GoG with Ecopath-GoG (Hattab et al., 2013) displays a whole convergence of the two models (i.e. diet compo-

sition and mean trophic level) although they have been developed from different basic assumptions with independent sets of data.

By representing the different trophic links between the modelled species and their dynamics, we attempted to describe the trophic structure of the Gulf of Gabes ecosystem. Nevertheless, OSMOSE-GoG should be considered as a baseline model and requires some improvements in the future, such as explicating the dynamics of benthic species to better reflect the structure and the dynamics of the ecosystem.

Acknowledgments

This publication was made possible through support provided by the IRD-DPF PhD fellowships program of the Institut de Recherche pour le Développement (IRD) for GH and TH. It was also partly funded by the projects GAMBAS (JEA1 IRD), BISTROMED (ENVI-Med-MISTRALS), CHARMMED (Fondation TOTAL) and EMIBIOS (FRB, contract no. APP-SCEN-2010-II). The authors are grateful to Othman Jarbouï (INSTM Sfax) for advice and providing us with unpublished data. Finally, we would like to thank two anonymous reviewers for their detailed comments and constructive suggestions on the manuscript, which improved its quality.

Appendix A. Supplementary data

Supplementary data associated with this article can be found, in the online version, at <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2016.08.008>.

References

- Alekseenko, E., Raybaud, V., Espinasse, B., Carlotti, F., Queguiner, B., Thouvenin, B., Garreau, P., Baklouti, M., 2014. Seasonal dynamics and stoichiometry of the

- planktonic community in the NW Mediterranean Sea: a 3D modeling approach. *Ocean Dyn.* 64, 179–207, <http://dx.doi.org/10.1007/s10236-013-0669-2>.
- Allouche, O., Tsoar, A., Kadmon, R., 2006. Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). *J. Appl. Ecol.* 43, 1223–1232, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01214.x>.
- Ayadi, N., Zghal, I., Aloulou, F., Bouzid, J., 2015. Impacts of several pollutants on the distribution of recent benthic foraminifera: the southern coast of Gulf of Gabes, Tunisia. *Environ. Sci. Pollut. Res.*, 1–16, <http://dx.doi.org/10.1007/s11356-015-5872-x>.
- Baklouti, M., Faure, V., Pawlowski, L., Sciandra, A., 2006. Investigation and sensitivity analysis of a mechanistic phytoplankton model implemented in a new modular numerical tool (Eco3M) dedicated to biogeochemical modelling. *Prog. Oceanogr.* 71, 34–58, <http://dx.doi.org/10.1016/j.pocean.2006.05.003>.
- Bel Hassen, M., Hamza, A., Zouari, A.B., Drira, Z., Akrouf, F., Messaoudi, S., 2010. Temporal and seasonal scale variations of phytoplankton biomass control in the Gulf of Gabes. *Vie Milieu-Life Environ.* 60, 17–26.
- Ben Mustapha, K., Afli, A., 2007. *Quelques traits de la biodiversité marine de Tunisie: Proposition d'aires de conservation et de gestion*. Rome, Italy.
- Ben Rais Lasram, F., Hattab, T., Halouani, G., Romdhane, M.S., Le Loc'h, F., 2015a. Modeling of beta diversity in Tunisian waters: predictions using generalized dissimilarity modeling and bioregionalisation using fuzzy clustering. *PLoS One* 10, e0131728.
- Ben Rais Lasram, F., Hattab, T., Halouani, G., Romdhane, M.S., Le Loc'h, F., Albouy, C., 2015b. Cumulative human threats on fish biodiversity components in Tunisian waters. *Mediterr. Mar. Sci.*, 0.
- Beuvier, J., Béranger, K., Lebaupin-Brossier, C., Somot, S., Sevault, F., Drillet, Y., Bourdallé-Badie, R., Ferry, N., Lyard, F., 2012a. Spreading of the Western Mediterranean Deep Water after winter 2005: time scales and deep cyclone transport. *J. Geophys. Res. Oceans* 117, 1978–2012.
- Beuvier, J., Brossier, C.L., Béranger, K., Arsouze, T., Bourdallé-Badie, R., Deltel, C., Drillet, Y., Drobinski, P., Ferry, N., Lyard, F., et al., 2012b. MED12, Oceanic Component for the Modeling of the Regional Mediterranean Earth System.
- Christensen, V., Walters, C.J., 2004. Ecopath with ecosim: methods, capabilities and limitations. *Ecol. Model.* 172, 109–139, <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2003.09.003>.
- Coll, M., Piroddi, C., Steenbeek, J., Kaschner, K., Ben Rais Lasram, F., Aguzzi, J., Ballesteros, E., Bianchi, C.N., Corbera, J., Dailianis, T., Danovaro, R., Estrada, M., Frogliola, C., Galil, B.S., Gasol, J.M., Gertwagen, R., Gil, J., Guilhaumon, F., Kesner-Reyes, K., Kitsos, M.-S., Koukouras, A., Lampadariou, N., Laxamana, E., López-Fé de la Cuadra, C.M., Lotze, H.K., Martin, D., Mouillot, D., Oro, D., Raicevich, S., Rius-Barile, J., Saiz-Salinas, J.L., San Vicente, C., Somot, S., Templado, J., Turon, X., Vafidis, D., Villanueva, R., Voultsiadou, E., 2010. The biodiversity of the mediterranean sea: estimates, patterns, and threats. *PLoS One* 5, e11842, <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0011842>.
- Finn, J.T., 1980. Flow analysis of models of the Hubbard Brook ecosystem. *Ecology*, 562–571.
- Food and Agriculture Organization of the United Nations, 2008. *Fisheries Management, FAO Technical Guidelines for Responsible Fisheries. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome*.
- Fu, C., Perry, R.I., Shin, Y.-J., Schweigert, J., Liu, H., 2013. An ecosystem modelling framework for incorporating climate regime shifts into fisheries management. *Prog. Oceanogr.* 115, 53–64, <http://dx.doi.org/10.1016/j.pocean.2013.03.003>.
- Fulton, E.A., CSIRO, Australian Fisheries Management Authority, 2004. *Ecological Indicators of the Ecosystem Effects of Fishing: Final Report*. CSIRO; Australian Fisheries Management Authority, Canberra.
- Fulton, E.A., 2010. Approaches to end-to-end ecosystem models. *J. Mar. Syst.* 81, 171–183, <http://dx.doi.org/10.1016/j.jmarsys.2009.12.012>.
- García, S.M., 2003. *The Ecosystem Approach to Fisheries: Issues, Terminology, Principles, Institutional Foundations, Implementation and Outlook*. Food & Agriculture Org.
- Grüss, A., Schirripa, M.J., Chagaris, D., Drexler, M., Simons, J., Verley, P., Shin, Y.-J., Karnauskas, M., Oliveros-Ramos, R., Ainsworth, C.H., 2015. Evaluation of the trophic structure of the West Florida Shelf in the 2000 using the ecosystem model OSMOSE. *J. Mar. Syst.* 144, 30–47, <http://dx.doi.org/10.1016/j.jmarsys.2014.11.004>.
- Grüss, A., Schirripa, M.J., Chagaris, D., Velez, L., Shin, Y.-J., Verley, P., Oliveros-Ramos, R., Ainsworth, C.H., 2016. Estimating natural mortality rates and simulating fishing scenarios for Gulf of Mexico red grouper (*Epinephelus morio*) using the ecosystem model OSMOSE-WFS. *J. Mar. Syst.* 154 (Part B), 264–279, <http://dx.doi.org/10.1016/j.jmarsys.2015.10.014>.
- Grimm, V., Revilla, E., Berger, U., Jeltsch, F., Mooij, W.M., Railsback, S.F., Thulke, H.-H., Weiner, J., Wiegand, T., DeAngelis, D.L., 2005. Pattern-oriented modeling of agent-based complex systems: lessons from ecology. *Science* 310, 987–991.
- Guyennon, A., Baklouti, M., Diaz, F., Palmieri, J., Beuvier, J., Lebaupin-Brossier, C., Arsouze, T., Béranger, K., Dutay, J.-C., Moutin, T., 2015. New insights into the organic carbon export in the Mediterranean Sea from 3-D modeling. *Biogeosciences* 12, 7025–7046, <http://dx.doi.org/10.5194/bg-12-7025-2015>.
- Halouani, G., Ben Rais Lasram, F., Khalfallah, M., Zeller, D., Pauly, D., 2015a. Reconstruction of Marine Fisheries Catches for Tunisia (1950–2010). *Fish. Cent. Univ. Br. Columbia Work. Pap.* 2015-95.
- Halouani, G., Gascuel, D., Hattab, T., Ben Rais Lasram, F., Coll, M., Tzarakis, K., Piroddi, C., Romdhane, M.S., Le Loc'h, F., 2015b. Fishing impact in Mediterranean ecosystems: an EcoTroph modeling approach. *J. Mar. Syst.* 150, 22–33, <http://dx.doi.org/10.1016/j.jmarsys.2015.05.007>.
- Halouani, G., Abdou, K., Hattab, T., Romdhane, M.S., Ben Rais Lasram, F., Le Loc'h, F., 2016. A spatio-temporal ecosystem model to simulate fishing management plans: a case of study in the Gulf of Gabes (Tunisia). *Mar. Policy* 69, 62–72, <http://dx.doi.org/10.1016/j.marpol.2016.04.002>.
- Hattab, T., Ben Rais Lasram, F., Sammari, C., 2011. Modélisation de l'habitat des ressources halieutiques dans le golfe de Gabès et projections selon un scénario de changement global.
- Hattab, T., Ben Rais Lasram, F., Albouy, C., Romdhane, M.S., Jarboui, O., Halouani, G., Cury, P., Le Loc'h, F., 2013. An ecosystem model of an exploited southern Mediterranean shelf region (Gulf of Gabes, Tunisia) and a comparison with other Mediterranean ecosystem model properties. *J. Mar. Syst.* 128, 159–174, <http://dx.doi.org/10.1016/j.jmarsys.2013.04.017>.
- Hattab, T., Albouy, C., Ben Rais Lasram, F., Somot, S., Le Loc'h, F., Leprieux, F., 2014. Towards a better understanding of potential impacts of climate change on marine species distribution: a multiscale modelling approach. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 23, 1417–1429, <http://dx.doi.org/10.1111/geb.12217>.
- Hattour, A., Ben Mustapha, K., 2013. *Le couvert végétale marin dans le golfe de Gabès: Cartographie et réseau de surveillance de l'herbier de Posidonie*. Publication de l'Inst. Natn. Sci. Tech. Mer.
- Herrmann, M.J., Somot, S., 2008. Relevance of ERA40 dynamical downscaling for modeling deep convection in the Mediterranean Sea. *Geophys. Res. Lett.* 35.
- Laevastu, T., Larkins, H.A., 1981. *Marine Fisheries Ecosystem. Its Quantitative Evaluation and Management*. Fishing News Books.
- Lakhrech, H., 2013. *Etude de la mégafaune benthique du golfe de Gabès: Systématique, biologie et cartographie*. (Thèse de doctorat en Sciences Biologiques). Faculté des Sciences de Sfax, Sfax.
- Lamon, L., Rizzi, J., Bonaduce, A., Dubois, C., Lazzari, P., Ghenim, L., Gana, S., Somot, S., Li, L., Canu, D.M., Solidoro, C., Pinardi, N., Marcomini, A., 2013. An ensemble of models for identifying climate change scenarios in the Gulf of Gabes, Tunisia. *Reg. Environ. Change*, <http://dx.doi.org/10.1007/s10113-013-0430-x>.
- Marzloff, M., Shin, Y.J., Tam, J., Travers, M., Bertrand, A., 2009. Trophic structure of the Peruvian marine ecosystem in 2000–2006: Insights on the effects of management scenarios for the hake fishery using the IBM trophic model Osiose. *J. Mar. Syst.* 75, 290–304.
- Missaoui, H., Zauouli, J., 1995. Apparition de nouveaux crustacés dans les pêches crevettières du golfe de Gabès, Tunisie. *Mar. Life* 5, 27–34.
- Oliveros-Ramos, R., Shin, Y.-J., 2016. Calibrar: an R package for fitting complex ecological models. *ArXiv Prepr., ArXiv160303141*.
- Oliveros-Ramos, R., Verley, P., Shin, Y.-J., 2015. A sequential approach to calibrate ecosystem models with multiple time series data. *ArXiv Prepr., ArXiv150906123*.
- Oliveros-Ramos, R., 2016. Calibrar: Automated Parameter Estimation for Complex (Ecological) Models.
- Papaconstantinou, C., Farrugio, H., 2000. Fisheries in the mediterranean. *Mediterr. Mar. Sci.* 1, 5–18.
- Pikitch, E.K., Santora, C., Babcock, E.A., Bakun, A., Bonfil, R., Conover, D.O., Dayton, P., Doukakakis, P., Fluharty, D., Heneman, B., Houde, E.D., Link, J., Livingston, P.A., Mangel, M., McAllister, M.K., Pope, J., Sainsbury, K.J., 2004. Ecosystem-based fishery management. *Science* 305, 346–347, <http://dx.doi.org/10.1126/science.1098222>.
- Plagányi, É.E., Food Nations A.O. of the U, 2007. *Models for an Ecosystem Approach to Fisheries*. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- R Core Team, 2013. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rose, K.A., Allen, J.I., Artioli, Y., Barange, M., Blackford, J., Carlotti, F., Cropp, R., Daewel, U., Edwards, K., Flynn, K., Hill, S.L., HilleRisLambers, R., Huse, G., Mackinson, S., Megrey, B., Moll, A., Rivkin, R., Salihoglu, B., Schrum, C., Shannon, L., Shin, Y.-J., Smith, S.L., Smith, C., Solidoro, C., St. John, M., Zhou, M., 2010. End-to-end models for the analysis of marine ecosystems: challenges, issues, and next steps. *Mar. Coast. Fish.* 2, 115–130, <http://dx.doi.org/10.1577/C09-059.1>.
- Sammari, C., Koutitonsky, V.G., Moussa, M., 2006. Sea level variability and tidal resonance in the Gulf of Gabes, Tunisia. *Cont. Shelf Res.* 26, 338–350, <http://dx.doi.org/10.1016/j.csr.2005.11.006>.
- Shin, Y.-J., Cury, P., 2001. Exploring fish community dynamics through size-dependent trophic interactions using a spatialized individual-based model. *Aquat. Living Resour.* 14, 65–80.
- Shin, Y.-J., Cury, P., 2004. Using an individual-based model of fish assemblages to study the response of size spectra to changes in fishing. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 61, 414–431, <http://dx.doi.org/10.1139/f03-154>.
- Smith, A.D.M., Brown, C.J., Bulman, C.M., Fulton, E.A., Johnson, P., Kaplan, I.C., Lozano-Montes, H., Mackinson, S., Marzloff, M., Shannon, L.J., Shin, Y.-J., Tam, J., 2011. Impacts of fishing low-trophic level species on marine ecosystems. *Science* 333, 1147–1150, <http://dx.doi.org/10.1126/science.1209395>.
- Siokou-Frangou, I., Christaki, U., Mazzocchi, M., Montresor, M., Ribera d'Alcalá, M., Vaqué, D., Zingone, A., 2010. Plankton in the open Mediterranean Sea: a review. *Biogeosciences* 7, 1543–1586.
- Thuiller, W., Lafourcade, B., Engler, R., Araújo, M.B., 2009. BIOMOD a platform for ensemble forecasting of species distributions. *Ecography* 32, 369–373.
- Travers, M., Shin, Y.-J., Shannon, L., Cury, P., 2006. Simulating and testing the sensitivity of ecosystem-based indicators to fishing in the southern Benguela ecosystem. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 63, 943–956, <http://dx.doi.org/10.1139/f06-003>.
- Travers, M., Shin, Y.-J., Jennings, S., Cury, P., 2007. Towards end-to-end models for investigating the effects of climate and fishing in marine ecosystems. *Prog. Oceanogr.* 75, 751–770.
- Travers, M., Shin, Y.-J., Jennings, S., Machu, E., Huggett, J.A., Field, J.G., Cury, P.M., 2009. Two-way coupling versus one-way forcing of plankton and fish models

- to predict ecosystem changes in the Benguela. *Ecol. Model.* 220, 3089–3099, <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2009.08.016>.
- Travers, M., Watermeyer, K., Shannon, L.J., Shin, Y.-J., 2010. Changes in food web structure under scenarios of overfishing in the southern Benguela: Comparison of the Ecosim and OSMOSE modelling approaches. *J. Mar. Syst.* 79, 101–111, <http://dx.doi.org/10.1016/j.jmarsys.2009.07.005>.
- Travers-Trolet, M., Shin, Y.-J., Field, J., 2014a. An end-to-end coupled model ROMS-N2P2Z2D2-OSMOSE of the southern Benguela foodweb: parameterisation, calibration and pattern-oriented validation. *Afr. J. Mar. Sci.* 36, 11–29, <http://dx.doi.org/10.2989/1814232X.2014.883326>.
- Travers-Trolet, M., Shin, Y.-J., Shannon, L.J., Moloney, C.L., Field, J.G., 2014b. Combined fishing and climate forcing in the southern Benguela upwelling ecosystem: an end-to-end modelling approach reveals dampened effects. *PLoS One* 9, e94286, <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0094286>.
- Tsikliras, A.C., Koutrakis, E.T., 2013. Growth and reproduction of European sardine, *Sardina pilchardus* (Pisces Clupeidae), in northeastern Mediterranean. *Cah. Biol. Mar.* 54, 365–374.
- Tsikliras, A.C., Antonopoulou, E., Stergiou, K.I., 2010. Spawning period of Mediterranean marine fishes. *Rev. Fish Biol. Fish.* 20, 499–538, <http://dx.doi.org/10.1007/s11160-010-9158-6>.
- Yemane, D., Shin, Y.-J., Field, J.G., 2009. Exploring the effect of Marine Protected Areas on the dynamics of fish communities in the southern Benguela: an individual-based modelling approach. *ICES J. Mar. Sci. J. Cons.* 66, 378–387, <http://dx.doi.org/10.1093/icesjms/fsn171>.
- Zucchetto, M., Venier, C., Taji, M.A., Mangin, A., Pastres, R., 2016. Modelling the spatial distribution of the seagrass *Posidonia oceanica* along the North African coast: implications for the assessment of Good Environmental Status. *Ecol. Indic.* 61 (Part 2), 1011–1023, <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.10.059>.

Article 3

Fishing impact in Mediterranean ecosystems: an EcoTroph modeling approach.

Halouani, G., Gascuel, D., Hattab, T., Ben Rais Lasram, F., Coll, M., Tsagarakis, K., Piroddi, C., Romdhane, M.S., Le Loc'h, F.





Fishing impact in Mediterranean ecosystems: an EcoTroph modeling approach



Ghassen Halouani ^{a,b,*}, Didier Gascuel ^c, Tarek Hattab ^{a,d}, Frida Ben Rais Lasram ^a, Marta Coll ^{e,f}, Konstantinos Tsarakis ^g, Chiara Piroddi ^h, Mohamed Salah Romdhane ^a, François Le Loc'h ^b

^a UR 03AGRO1 Ecosystèmes et Ressources Aquatiques, Institut National Agronomique de Tunisie, 43 Avenue Charles Nicolle, 1082 Tunis, Tunisia

^b UMR 6539 Laboratoire des Sciences de l'Environnement Marin (CNRS/UBO/IRD/IFREMER), Institut Universitaire Européen de la Mer, Technopôle Brest-Iroise, Rue Dumont d'Urville, 29280 Plouzané, France

^c UMR 985 Ecologie et Santé des Ecosystèmes, Université Européenne de Bretagne, Agrocampus Ouest, 65 rue de Saint-Brieuc, CS 84215, 35042 Rennes cedex, France

^d Unité de Recherche Ecologie et Dynamique des Systèmes Anthropisés (EDYSAN, FRE 3498 CNRS-UPJV), Université de Picardie Jules Verne, Amiens, France

^e UMR 212 Ecosystèmes Marins Exploités (IRD/IFREMER/UM2) Avenue Jean Monnet, BP 171, 34203 Sète, France

^f Institut de Ciències del Mar (ICM-CSIC), Passeig Marítim de la Barceloneta, 37–49, Spain & Ecopath International Initiative Research Association, Barcelona 08003, Spain

^g Hellenic Centre for Marine Research, Institute of Marine Biological Resources and Inland Waters, Agios Kosmas, 16610 Elliniko, Athens, Greece

^h Water Resources Unit, Institute for Environment and Sustainability, European Commission – Joint Research Centre, Via E. Fermi 2749, Ispra 21027, Italy

ARTICLE INFO

Article history:

Received 26 September 2014

Received in revised form 15 March 2015

Accepted 20 May 2015

Available online 27 May 2015

Keywords:

Ecosystem modeling

Food web

EcoTroph

Trophic spectrum

Trophic levels

Fishing impact

Mediterranean Sea

ABSTRACT

The EcoTroph modeling approach was applied to five Mediterranean marine ecosystems to characterize their food webs and investigate their responses to several simulated fishing scenarios. First, EcoTroph was used to synthesize the outputs of five pre-existing heterogeneous Ecopath models in a common framework, and thus to compare different ecosystems through their trophic spectra of biomass, catch, and fishing mortalities. This approach contributes to our understanding of ecosystem functioning, from both ecological and fisheries perspectives. Then, we assessed the sensitivity of each ecosystem to fishery, using EcoTroph simulations. For the five ecosystems considered, we simulated the effects of increasing or decreasing fishing mortalities on both the biomass and the catch per trophic class. Our results emphasize that the Mediterranean Sea is strongly affected by the depletion of high trophic level organisms. Results also show that fisheries impacts, at the trophic level scale, differ between ecosystems according to their trophic structure and exploitation patterns. A top-down compensation effect is observed in some simulations where a fishing-induced decrease in the biomass of predators impacts their prey, leading to an increase in the biomass at lower trophic levels. The results of this comparative analysis highlight that ecosystems where top-down controls are observed are less sensitive to variations in fishing mortality in terms of total ecosystem biomass. This suggests that the magnitude of top-down control present in a system can affect its stability.

© 2015 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

Depletion of fishery resources and degradation of marine ecosystems are observed worldwide (Pitcher and Cheung, 2013; Worm et al., 2009). Fisheries can directly and indirectly affect the whole food web and overfishing is a primary threat to ecosystem structure (e.g., species diversity, trophic levels) and dynamics (e.g., stability, resilience) (Daskalov, 2002; Pauly et al., 2002; Travers and Shin, 2010). Thus, it is imperative to properly assess the ecosystem effects of fishing (Cury et al., 2008).

The use of trophic models, such as Ecopath with Ecosim (Christensen and Walters, 2004; Walters et al., 1999), OSMOSE (Shin and Cury, 2001, 2004) and Atlantis (Fulton et al., 2004), is an effective way to describe the trophic structure and functioning of marine ecosystems. These models can provide a comprehensive image of an ecosystem and allow the full complexities of the food web to be considered.

EcoTroph is a more recent trophic model which represents marine ecosystems and assesses fisheries impacts by treating the distribution of biomass or related quantities as a function of continuous trophic levels (TLs) (Gascuel, 2005; Gascuel and Pauly, 2009). An EcoTroph representation of an ecosystem consists of various ecosystem parameters, such as biomass, production, catch or fishing mortality, displayed along trophic spectra (Gascuel, 2005). Unlike the trophic pyramids of Lindeman (1942), where the biomass of each component of ecosystems was shoehorned into a few integer TLs, EcoTroph is based on fractional

* Corresponding author at: Institut Universitaire Européen de la Mer, Technopôle Brest-Iroise, Rue Dumont d'Urville, 29280 Plouzané, France. Tel.: +33 216 96 405 972.
E-mail address: ghassen.halouani@gmail.com (G. Halouani).

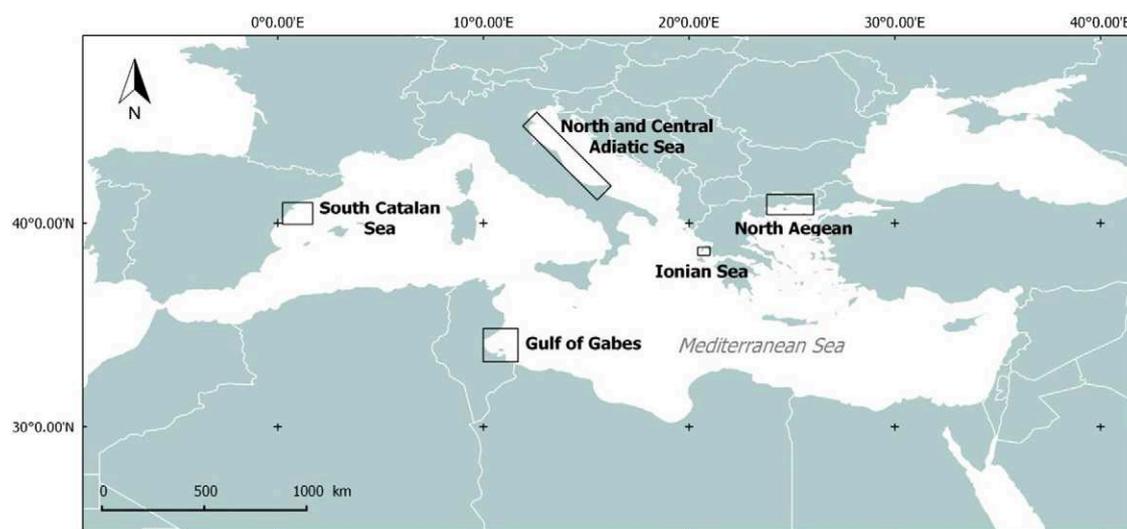


Fig. 1. The locations of each of the five ecosystems studied which correspond with areas previously modeled using Ecopath.

TLs, as most marine animals feed on species from more than one TL (Odum et al., 1975). The specific relevance of this modeling approach lies in the fact that it can take into account the whole trophic spectrum, broadening the focus from individual species. Thus, it offers an overview of the entire ecosystem.

The Mediterranean Sea is both the largest and deepest semi-enclosed seas in the world. Despite the fact that it is characterized by oligotrophic conditions, it is nonetheless considered as an important biodiversity hotspot (Bianchi and Morri, 2000; Coll et al., 2010; Tortonese, 1985). Following a long history of exploitation, the Mediterranean Sea is now experiencing a diverse range of human impacts, many of which are interacting in unexpected ways (Coll et al., 2012; Libralato et al., 2008; Tsagarakis et al., 2010).

By following a comparative approach, this work aims to further our understanding of how commercial fishing can affect marine ecosystems, especially when subjected to differing levels of exploitation. Looking specifically at five exploited ecosystems across the Mediterranean Sea, we compared their trophic structures using trophic spectra, and we used EcoTroph simulations to build ecosystem diagnoses of the impacts of exploitation and explore the effects of different fishing scenarios. As these five systems have been modeled previously using the Ecopath with Ecosim approach (Christensen and Walters, 2004), parameterization of the EcoTroph model was primarily derived from these previous applications.

2. Material and methods

2.1. Pre-existing Ecopath models

Five ecosystems across the Mediterranean Sea were investigated in this study using pre-existing Ecopath models: Gulf of Gabes (Hattab

et al., 2013), Ionian Sea (Piroddi et al., 2011), North Aegean Sea (Tsagarakis et al., 2010), Southern Catalan Sea (Coll et al., 2006) and North and Central Adriatic Sea (Coll et al., 2007) (Fig. 1). Four out of these five Ecopath models followed similar structure with around 40 functional groups (Table 1), while the inclusion of the Ionian Sea with 19 functional groups would, among others, serve as an “outgroup” in order to explore whether our results are substantially affected by the structure of the underlying Ecopath model. Outputs from each Ecopath model were used to build the trophic spectra of biomass and catch and to represent the distribution of a fishing mortality parameter across the TLs of each ecosystem.

2.2. The EcoTroph model

The first key idea of EcoTroph is that it deals with the continuous distribution of the biomass in an ecosystem as a function of TL (Gascuel, 2005; Gascuel and Pauly, 2009). The biomass enters the food web at TL 1, generated by the photosynthetic activity of primary producers, and the detritus recycled by the microbial loop (Fig. 2). There is usually no biomass between TLs 1 and 2, all animals being at a TL equal to 2 (for herbivores and detritivores) or higher. At TLs > 2, the biomass is distributed along a continuum of TL values. The diet variability of the different consumers should lead all fractional TLs to be ‘occupied’. Thus, the graphical representation of the biomass distribution, expressed as a function of TLs, constitutes what is called a biomass trophic spectrum (Gascuel, 2005).

In the EcoTroph model, a discrete approximation of the continuous distribution of the biomass is used for mathematical simplification and visual representation, based on small trophic classes, each with a conventional width $\Delta_T = 0.1TL$.

Table 1

Key details of the Ecopath models previously developed for the five study locations (ecosystems).

	Gulf of Gabes	South Catalan Sea	Northern and Central Adriatic	North Aegean Sea	Ionian Sea	Unit
Time range	2000–2005	1994	1990s	Mid-2000s	2007	year
Number of trophic groups	41	40	40	40	19	–
Total system throughput	3799	1657	3844	1976	2266	–
Total biomass (excluding detritus)	73.75	58.99	130.3	33.04	44.3	t km ⁻² year ⁻¹
Net system production	746.20	59.52	728.76	265.99	161.6	t km ⁻² year ⁻¹
Mean trophic level of catches	3.44	3.12	3.07	3.47	3.10	–
Total catches	1.72	5.36	2.44	2.35	1.10	t km ⁻² year ⁻¹

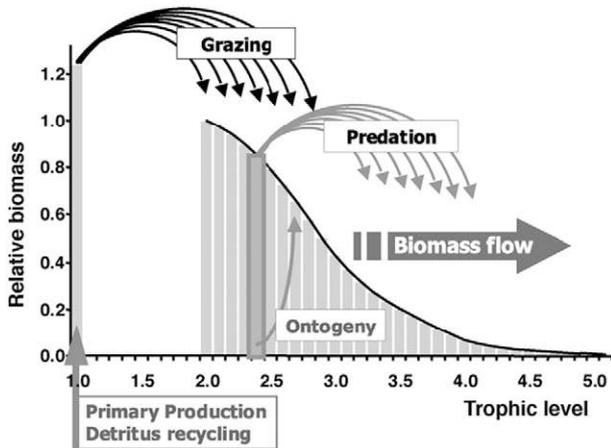


Fig. 2. Diagram of the trophic functioning of an ecosystem according to the EcoTroph model. Theoretical distribution of the biomass by trophic level (TL) and trophic transfer processes, given an arbitrary input of biomass (fixed equal to 1 for TL = 2). From Gascuel and Pauly (2009).

The second key feature of the EcoTroph model is that the trophic functioning of marine ecosystems can be modeled as a continuous flow of biomass surging up the food web, from lower to higher TLs, through predation and ontogenic processes. Each organic particle

moves more or less rapidly up the food web according to continuous processes (ontogenic changes in TLs) and abrupt jumps caused by predation. All particles jointly constitute a biomass flow which is considered together using a continuous model (Gascuel et al., 2008). Thus, this flow of biomass is characterized by two variables: the biomass flow itself, which relates to the quantity of biomass moving up the food web (expressed in $t \text{ year}^{-1}$), and the speed of flow (also called the flow kinetics), which quantifies the velocity of biomass transfers in the food web (expressed in TL year^{-1} , i.e. the number of TLs crossed per year).

In steady state conditions, the biomass present in a given trophic class can be derived from these two quantities based on the traditional equations of fluid dynamics:

$$B_{\tau} = \frac{\Phi_{\tau}}{K_{\tau}} \cdot \Delta\tau \tag{1}$$

where B_{τ} is the biomass present in the trophic class $[\tau, \tau + \Delta\tau]$, Φ_{τ} is the mean flow of biomass passing through that trophic class and K_{τ} is the mean flow speed through that class.

The biomass flow is not conservative and decreases as a function of TL due to natural losses occurring during trophic transfers (e.g., non-predation mortality, respiration and excretion) and to fishing-related losses. Thus, the biomass flow is expressed as:

$$\Phi_{(\tau+\Delta\tau)} = \Phi_{\tau} \cdot \exp[-(\mu_{\tau} + \varphi_{\tau}) \cdot \Delta\tau] \tag{2}$$

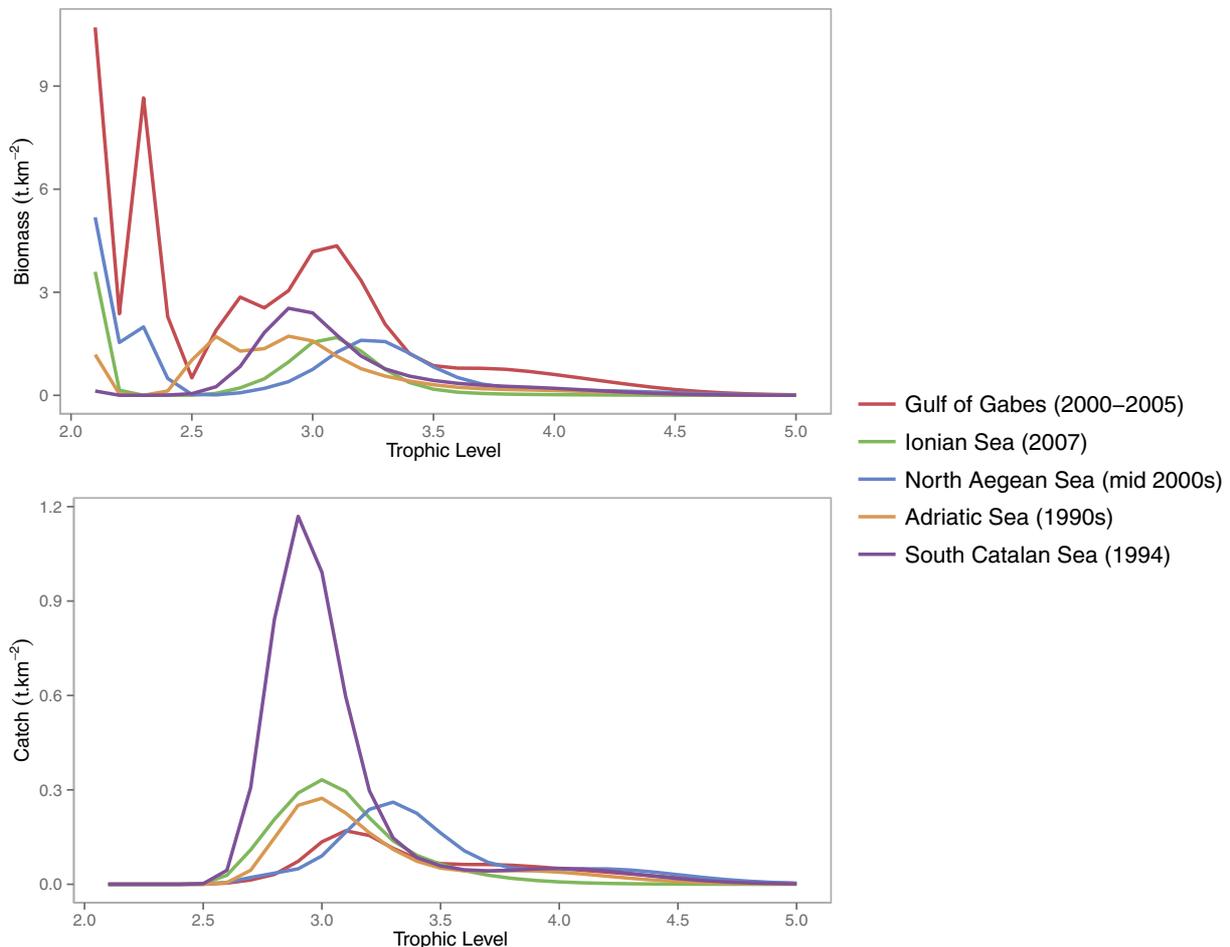


Fig. 3. The trophic spectra of biomass (top) and fisheries catch (bottom) for the five Mediterranean ecosystems examined; note that to achieve a better graphical representation of the biomass, spectra for TLs 1 and 2 were omitted.

where μ_τ is the net natural loss rate of biomass flow and φ_τ is the rate of fishing loss.

The speed of the biomass flow K_τ depends on the turnover of the biomass, while the parameter $1/K_\tau$ is the mean life expectancy of an organism within the trophic class $[\tau, \tau + \Delta\tau]$ (Gascuel et al., 2008). Thus, K_τ depends on both fishing mortality and natural mortality (which itself depends on predator abundance). In EcoTroph, it is expressed using a two step procedure. First, the P_τ/B_τ ratio derived from the underlying Ecopath model (see below) can be used as a measure of $K_{cur,\tau}$ the speed of the flow in the current state of the ecosystem (Gascuel et al., 2008). Then, the speed of flow for a given simulated state is calculated from the current state using the top-down equation:

$$K_\tau = [K_{cur,\tau} - F_{cur,\tau}] \cdot \left[1 + \alpha_\tau \cdot \frac{B_{pred}^\gamma - B_{pred,cur}^\gamma}{B_{pred,cur}^\gamma} \right] + F_\tau \quad (3)$$

where K_τ is the speed of the flow in any simulated state of the ecosystem, characterized by F_τ ; $K_{cur,\tau}$ is the speed of the flow at TL $_\tau$ in the current state of the ecosystem, characterized by a fishing mortality $F_{cur,\tau}$; B_{pred} is the predator biomass of trophic groups from TL $_{\tau+1}$; α determines the proportion of natural mortality (between 0 and 1) at TL $_\tau$ that is dependent on predator abundance; and γ is a shape parameter (varying between 0 and 1) that defines the functional relationship between prey and predators. A value of $\gamma = 1$ results in the abundance of predators having a linear effect on flow kinetics,

while smaller values reflect non-linear effects due to competition between predators.

This equation allows the EcoTroph model simulations to take into account the indirect ecosystem effects of fishing. By reducing the life expectancy of targeted species, fishing can cause a notable acceleration in an ecosystem's flow kinetics. This equation also introduces top-down control into the model, whose intensity is defined by the α parameter. By reducing the biomass of predators responsible for exerting a top-down control on the system, fishing can slow down the flow of prey to the predator, consequently increasing their life expectancy.

EcoTroph is able to take into account the fact that the biomass flow introduced at TL 1 is partly due to the recycling of detritus. Thus, we may reasonably assume that it depends (at least in part) on the biomass of the whole ecosystem. This process introduces a feedback effect on primary production, called a biomass-input control, which is expressed as:

$$\Phi_1 = (1-\beta) \cdot \Phi_{cur,1} + \beta \cdot \Phi_{cur,1} \cdot \frac{B_{tot}}{B_{tot,cur}} \quad (4)$$

where β expresses the amount of biomass-input control, $\Phi_{cur,1}$ is the biomass at TL 1 (in the current state of the ecosystem, i.e., referring to the Ecopath model), and B_{tot} and $B_{tot,cur}$ are the total biomass in the system under the simulated state and the current state, respectively. Therefore, when $\beta = 0$, all secondary production in the ecosystem

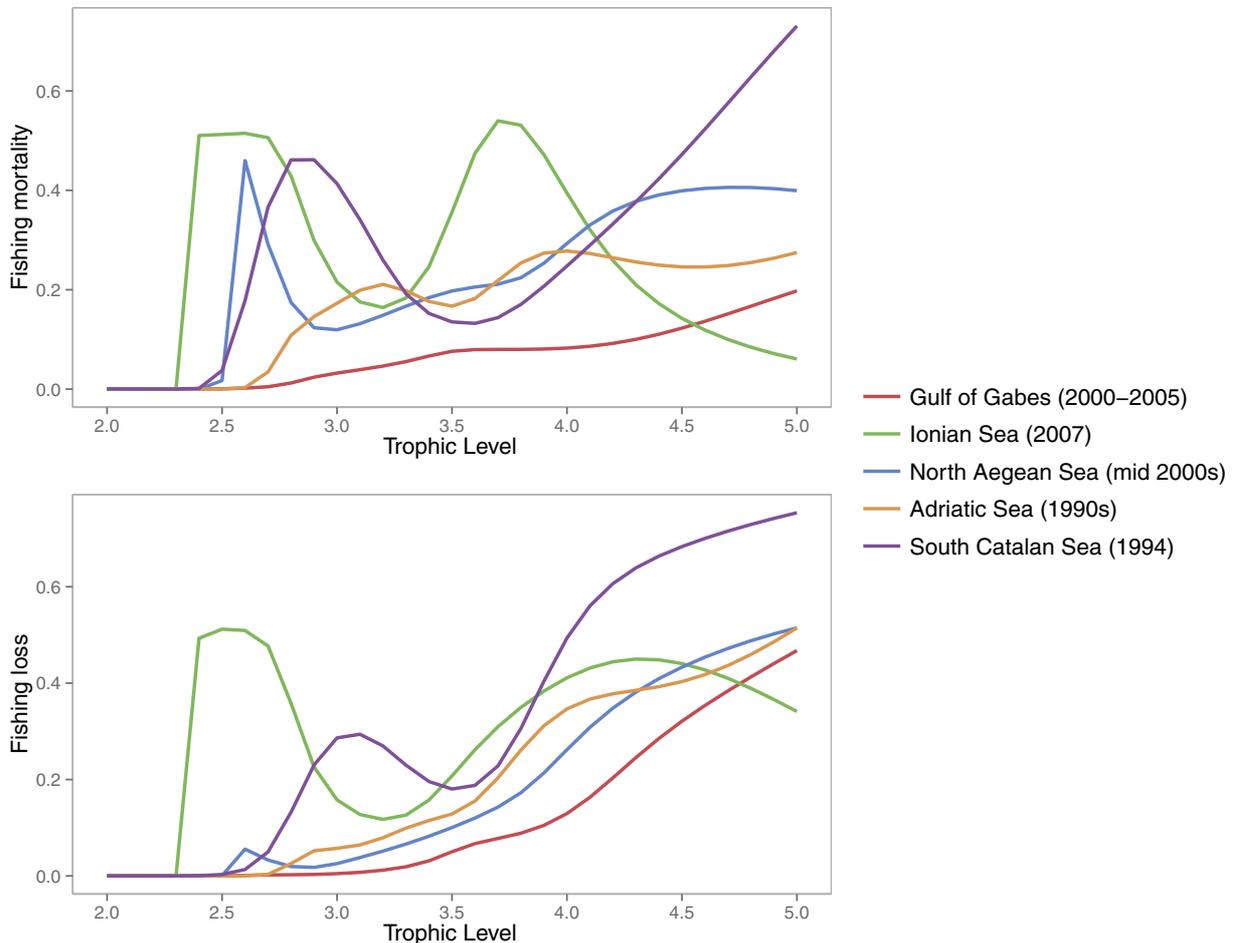


Fig. 4. The trophic spectra of fishing mortality (top) and fishing loss rate (bottom) for each of the five Mediterranean ecosystems examined.

originates from grazing on primary producers, and detritus recycling is insignificant. However, as the value of β moves closer to 1, it increasingly represents an ecosystem where detritus recycling and/or recruitment are major contributors of biomass input.

In EcoTroph (version 1.6), biomass is divided into two compartments: inaccessible and accessible biomasses to the fishery. Eqs. (1) to (3) are applied with different parameters on one hand to the entire biomass (B_T), and on the other hand to the accessible biomass only (B_T^*). This is because exploited and unexploited trophic groups do not have the same flow kinetics (Gascuel et al., 2011). This is especially the case at low or intermediate TLs where the rate of turnover (and thus the flow kinetics K_T) is, for instance, much higher for large zooplankton (usually not exploited) than for pelagic finfish.

Finally, catches per trophic class and per time unit are derived from previous equations (see demonstration in Gascuel et al., 2011), as follows:

$$Y_T = \varphi_T \cdot \Phi_T \cdot \Delta_T \text{ or } Y_T = F_T \cdot B_T \quad (5)$$

where F_T is the usual fishing mortality (year^{-1}), defined as the ratio Y_T/B_T and equal to $\varphi_T \cdot K_T$.

2.3. Building an EcoTroph model

The following parameters are the inputs for the EcoTroph model and are defined for each Ecopath trophic group (i): mean trophic level (TL_i), biomass (B_i), catch (Y_i) and production (P_i). The “ET-

Transpose” routine in the EcoTroph R package 1.6 (Coll  ter et al., 2013) was used to transform the data extracted from Ecopath (for each of the five ecosystems) and convert it into trophic classes. Thus, the “ET-Transpose” routine displays the trophic spectra which represents the current distribution of biomass ($B_{\text{cur},T}$), production ($P_{\text{cur},T}$) and catch ($Y_{\text{cur},T}$) across all the TLs. Additional parameters referring to the current situation are derived from these trophic spectra: the flow kinetics ($K_{\text{cur},T} = P_{\text{cur},T}/B_{\text{cur},T}$), the fishing mortality ($F_{\text{cur}} = Y_{\text{cur},T}/B_{\text{cur},T}$), the fishing loss rate ($\varphi_{\text{cur},T} = Y_{\text{cur},T}/P_{\text{cur},T}$), and the natural loss rate ($\mu_{\text{cur},T}$ derived from Eq. (2)). The fishing mortality and fishing loss parameters illustrate current fisheries exploitation patterns by providing a synopsis of fishing pressure across the trophic spectra.

For each Ecopath group, the distributions of biomass, production or catch across the TLs are assumed to follow log-normal curves, defined by the mean TL of the trophic group in question (TL_i) and its standard deviation. The standard deviation (σ_T ; a measure of the TL variability within the group) is conventionally defined according to an empirical model (see Gascuel et al. (2009) for more details). The trophic spectrum is the curve obtained by summing the biomass, production or catch of all the trophic groups.

At first, we used default values for the parameters which quantified the top-down control effect (α and γ) and the biomass-input control (β) in all five ecosystems. To facilitate the simulations of changing fishing effort, these parameters were assumed to be constant throughout the trophic spectrum. Afterwards, we performed sensitivity analyses to test a wide range of values for each parameter.

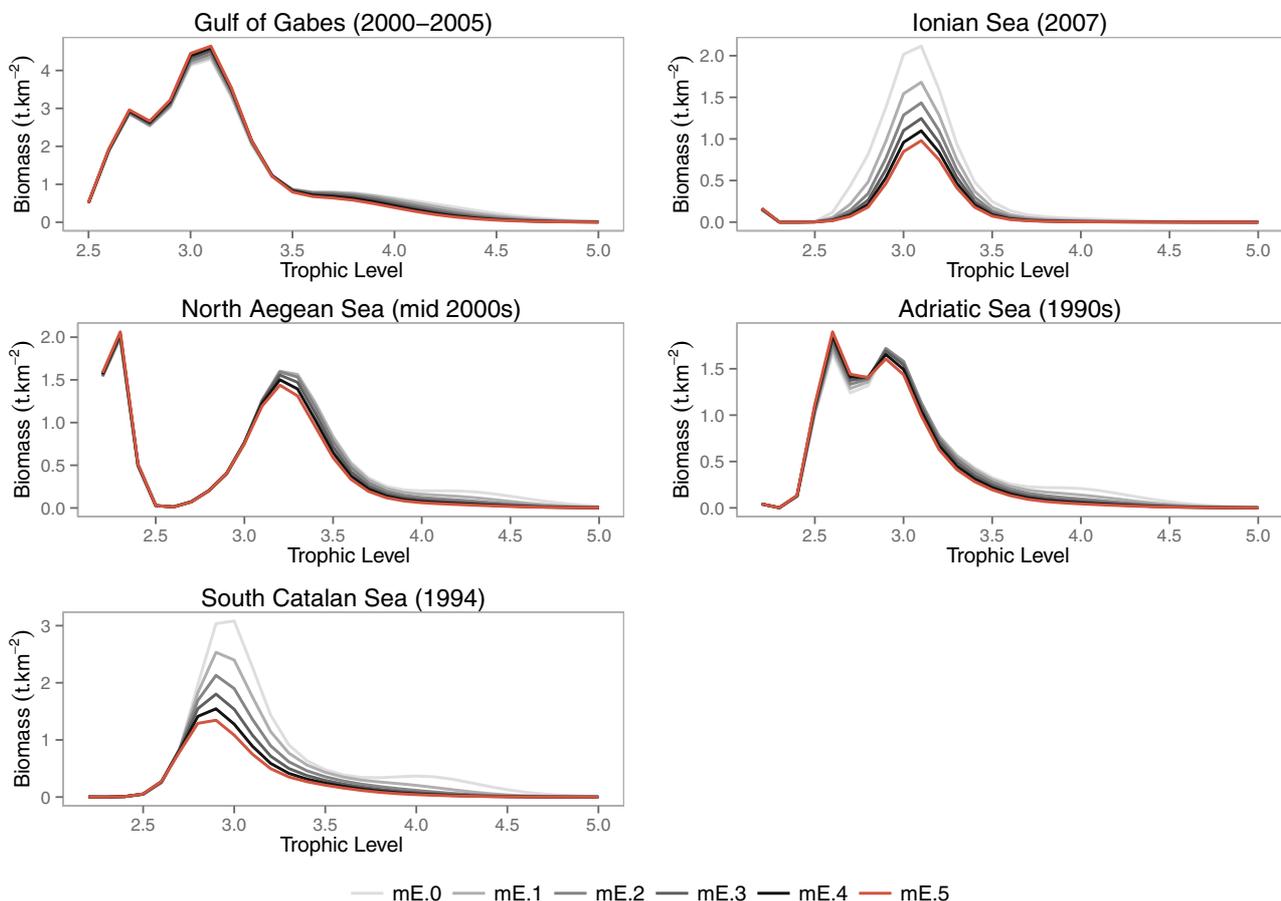


Fig. 5. The simulated biomass trophic spectra for fishing mortality multipliers (mEs; range: 0–5) for each of the five Mediterranean ecosystems examined.

2.4. Simulations of different levels of fishing effort

EcoTroph was used to simulate the impacts of a range of different levels of fishing pressure on the trophic spectra. This was achieved by modifying fishing mortality levels, assuming that the natural loss rates μ_r and the α , β , and γ EcoTroph coefficients remain unchanged whatever the fishing pressure is. Simulations were conducted for each of the five ecosystems using the “ET-Diagnosis” routine in the EcoTroph R package (Gascuel et al., 2009). This routine simulates the same changes in fishing mortality across all the TLs by using a fishing mortality multiplier (mE) whose value ranges from 0 to 5. A 0 value represents an unexploited ecosystem, values between 0 and 1 represent a decrease in fishing mortality and, finally, values above 1 represent an increase in fishing mortality.

For each value of the fishing mortality multiplier mE, the ET-Routine successively calculates the simulated fishing mortalities ($F_r = mE \cdot F_{cur,r}$), the fishing loss rates ($\varphi_r = F_r/K_r$), and then: the biomass flow at TL 1 (Φ_1) and across all the TLs (Φ_r), the kinetics (K_r), the biomass (B_r) and the catch (Y_r) from Eqs. (4), (2), (3), (1), and (5) respectively. As some parameters are interdependent (B_r and K_r on one hand, B_r and Φ_1 on the other hand), the system of equations needs to be solved iteratively, starting with the reference values of $K_{cur,r}$ and $\Phi_{cur,1}$, estimating K_r and Φ_1 for a given F_r , then estimating B_r , and iterating until K_r , Φ_1 and B_r estimates stabilize. The outputs of simulations were compared to the current state where $mE = 1$.

Finally, sensitivity analyses were performed to characterize the functioning of each ecosystem and compare their respective responses

to changes made to the user-defined parameters, α and β . The coefficients were tested individually, while all other parameters remained constant. For α , we tested values by increments of 0.1 between 0 and 1. For β , we tested values by increments of 0.05 between 0 and 0.3 (values exceeding 0.3 are very unlikely to be found in marine ecosystems).

3. Results and discussion

3.1. Current biomass and catch trophic spectra

The highest values of the current biomass over TL 2 were observed for the Gulf of Gabes ecosystem, followed by the Southern Catalan Sea and North and Central Adriatic Sea ecosystems (Fig. 3). A possible explanation for this finding is the high productivity found at the continental shelves and more broadly, the productivity patterns across the Mediterranean Sea (i.e., higher productivity in the western and northern regions, and lower productivity in the eastern and southern regions) (Bosc et al., 2004). We also noted that for all five ecosystems, medium trophic level species (~TL 3) represented the largest proportions of total biomass. This result reflects the fact that small pelagic fish are the main component of fisheries catches across the Mediterranean Sea (Palomera et al., 2007; Papaconstantinou and Farrugio, 2000), followed by benthic invertebrates (both ~TL 3).

In all five ecosystems, an important decrease in total biomass was observed from the lower to higher TLs. In every ecosystem, significant peaks in biomass were observed between TLs 2.6 and 3.3. Broadly,

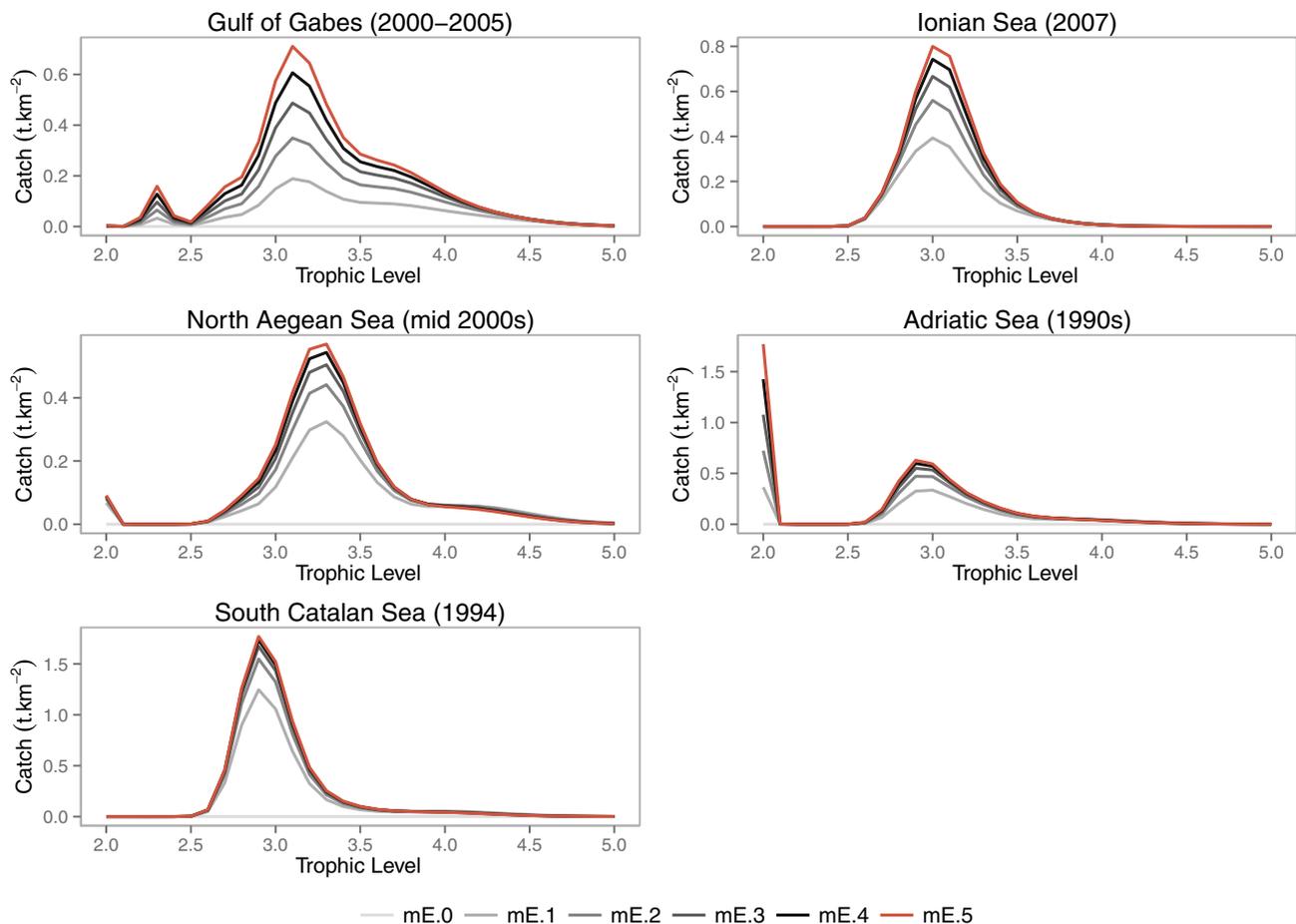


Fig. 6. The simulated trophic spectra of catch for fishing mortality multipliers (mEs) ranging from 0 to 5, for each of the five Mediterranean ecosystems considered.

these peaks correspond to small pelagic fish, such as sardine *Sardina pilchardus* and anchovy *Engraulis encrasicolus*. At around TL 2.2, another significant peak occurs, corresponding to mesozooplankton, benthic mollusks and other benthic invertebrates. This may be driven by the low availability of biomass estimates for some non-commercial species or due to the fact that similar trophic groups may have slightly different TLs across the different ecosystem models (e.g., in the North Aegean Sea model, mesozooplankton is estimated to be TL 2.3, while in the South Catalan Sea model it is TL 2.05) (Coll et al., 2008; Tsagarakis et al., 2010). Around TL 2.5, a gap was observed in all biomass spectra due to the small number of trophic groups present at this point.

A significant finding of this study is that the Mediterranean Sea is highly affected by the depletion of high TL fishes, a fact that is clearly shown in the trophic spectra of biomass at each of the study sites. What is particularly striking about this finding is that it appears to be unusual in comparison with other ecosystems, which show high predator biomasses (\geq TL 4) relative to the Mediterranean Sea, such as the Southern Benguela (Gasche et al., 2012), the Guinean ecosystem (Gascuel et al., 2011), the Celtic Sea and Bay of Biscay (Lassalle et al., 2012) or the Mediterranean marine protected areas of Port-Cros and Bonifacio (Colléter et al., 2014). The results from this study reflect what is actually occurring in the Mediterranean Sea, namely the depletion of large fish species (Lotze et al., 2011; Maynou et al., 2011) and secondarily of marine mammals.

The trophic spectra of fisheries catch are roughly the same shape for all five ecosystems with the exception of the South Catalan Sea whose peak at TL 2.9 is particularly prominent. This is because the fishery there mainly targets small pelagic and juvenile demersal fishes (Fig. 3). These differences in the TL peaks are related to the fact that the TL of any given trophic group can vary slightly between ecosystems.

3.2. Exploitation patterns: trophic spectra of fishing mortality and fishing loss rate

The fishing mortality spectrum reflects which TLs in an ecosystem are currently being targeted. An analysis of the different spectra (across the five study sites) revealed that in most of the ecosystems, high TL organisms ($TL > 3.5$) are targeted by fishers and fishing mortalities are generally higher than 0.2 year^{-1} . In the case of the Ionian Sea, fishing mortality was up to 0.5 year^{-1} due to the heavily exploitation of hake (Fig. 4). The mid-TLs (around 3.0) are characterized by intermediate fishing mortality values (between 0.1 year^{-1} and 0.2 year^{-1}), except in the South Catalan Sea (F close to 0.5 year^{-1}) due to the intense exploitation of sardine. The Gulf of Gabes was also an exception, exhibiting relatively low fishing mortality values (i.e., $F < 0.1 \text{ year}^{-1}$) for all TLs.

The fishing loss rate (φ_r) measures the proportion of production caught each year. As the impacts that can arise from targeting any given species depend on its productivity, this parameter can be a

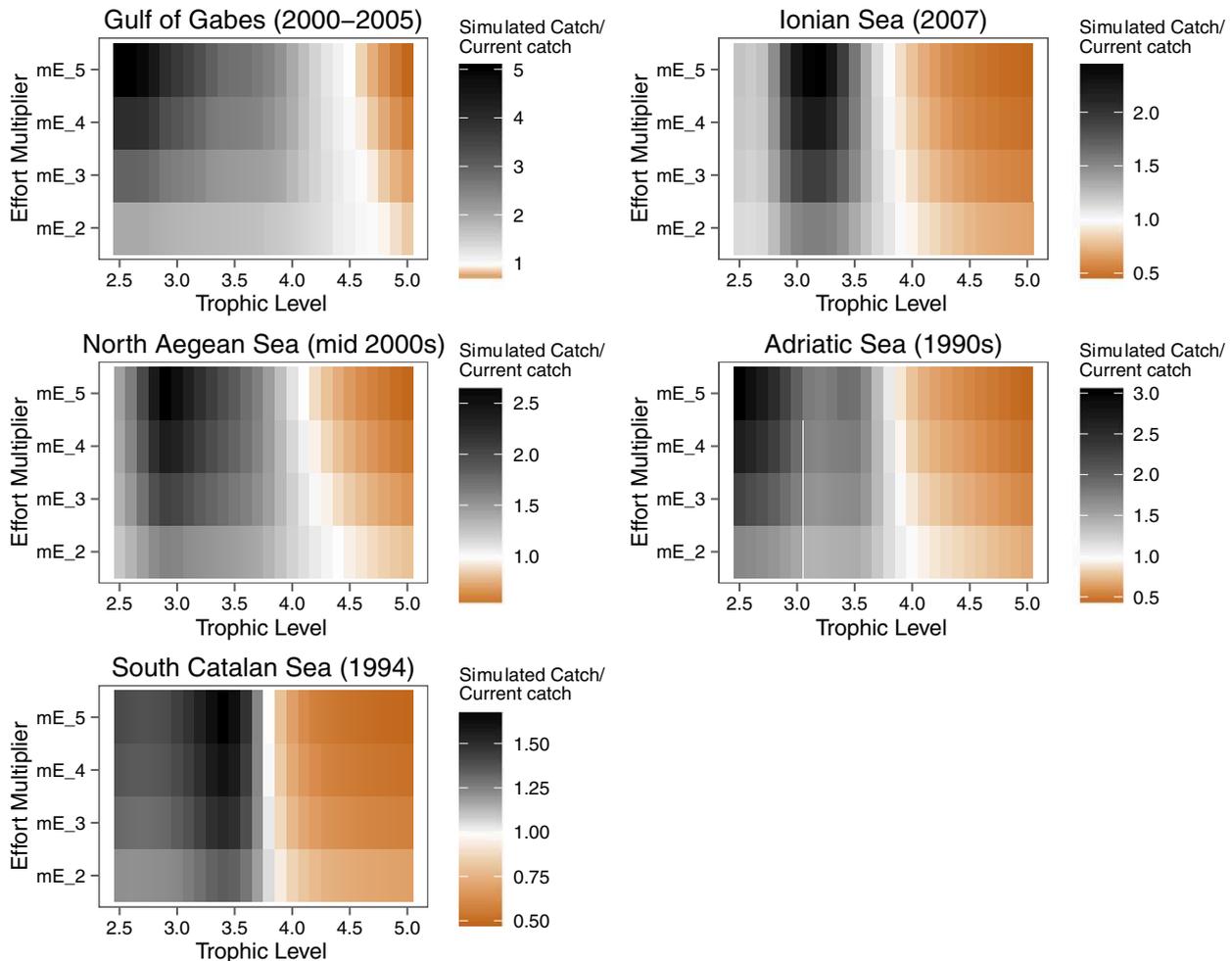


Fig. 7. The simulated relative fisheries catches (simulated catch/current catch) for fishing mortality multipliers (mEs) ranging from 1 to 5, for each of the five Mediterranean ecosystems considered.

more appropriate indication than F , as concerns which TLs are being most impacted by fishing activities. Consequently, the corresponding trophic spectrum of fishing loss rate can more accurately reflect fisheries impacts on the ecosystem by TL. In this study, predators with high TLs appear to be most affected by fishing pressure, since the maximum fishing loss rate suggested that for the majority of ecosystems, 40% of the production of high TL species (\geq TL 4, represented by demersal and large pelagic fish) is caught every year in Mediterranean ecosystems (Fig. 4). This result is in line with previous findings from within and outside of the Mediterranean Sea (Coll et al., 2008; Gasche et al., 2012; Gascuel and Pauly, 2009). In contrast, this proportion is estimated to be lower than 10% for small pelagic fish. This suggests that currently, for most of the studied ecosystems, the TL that mainly corresponds to small pelagics would be the least impacted. An exception is in the South Catalan Sea, where the fishing loss rates of small pelagic fish equals 0.3 TL^{-1} .

3.3. Simulations of changes in the level of fishing pressure

3.3.1. Impact on ecosystem biomass

Simulating increasing or decreasing fishing effort allowed us to evaluate the sensitivity of each ecosystem to fishing pressure. Modifications of the fishing mortality multiplier mE led to changes in the shape of the

biomass trophic spectra. These changes were due to differences in the structures of the food webs between the five ecosystems and differences in their fisheries exploitation patterns (Table 1). In this analysis, the Gulf of Gabes and the North and Central Adriatic Sea ecosystems appeared to be less affected by the simulated fishing effort than the South Catalan or Ionian Seas (Fig. 5). The biomass sensitivity to mE differed substantially between the TLs. Indeed, the biomass of small pelagic fish in the South Catalan and Ionian Seas seems to be sensitive to fishing pressure, despite their relatively high production/biomass ratio. Essentially, this is due to the nature of the fisheries operating in these areas (i.e., which mainly target small pelagic species) and the fact that both ecosystems are already intensively fished (Coll and Libralato, 2012; Libralato et al., 2008).

3.3.2. Impact on catch

According to the trophic spectrum of catch for each of the five ecosystems studied, total fisheries catches would increase as fishing mortality increases (Fig. 6). However, for the Adriatic Sea and the South Catalan Sea ecosystems, the potential increase in total catch appears very limited, and it only results from higher catch at intermediate TLs (~ 3). In these two ecosystems, trophic spectra simulated using $mE = 1$ (referring to the current state of the ecosystem) exhibit almost the highest values, while for the three other ecosystems, the Gulf of

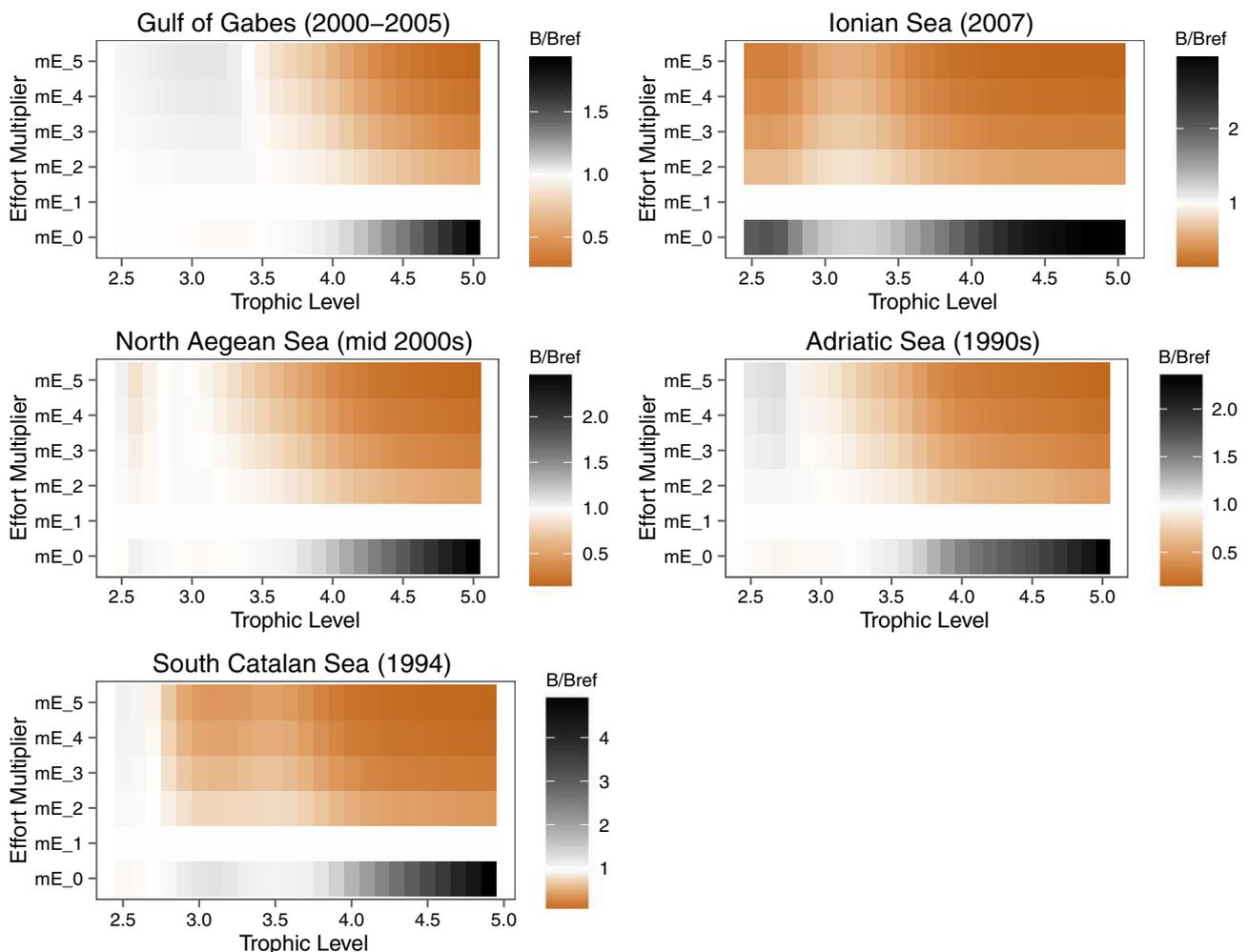


Fig. 8. Simulated relative biomass (B/B_{ref} : simulated biomass/current biomass) for fishing mortality multipliers (mEs) ranging from 0 to 5, for each of the five Mediterranean ecosystems considered.

Gabes, the Ionian Sea and the North Aegean Sea, spectra simulating an increase in the fishing effort (i.e. base on $mE > 1$) provide greater total catch. This seems to be especially true for the Gulf of Gabes where this increase in catch is observed for all TLs.

The impact of fishing on the trophic spectra of catch was clearer when we compared the simulated catches to the current state catches for each TL (Fig. 7). Simulating an increase in fishing mortality illustrated that fisheries catches at low and high TLs are more sensitive than those at medium TLs. Indeed, for the five ecosystems considered in this study, the high TLs are already overexploited and thus, simulated catches decreased when fishing effort was intensified. However, since their biomasses are less affected at high exploitation levels (in comparison to high TL species), catches of low TL species increased with fishing pressure. This is because these trophic groups have a relatively high production/biomass ratio. High fishing mortality on both low and medium TL species can also have significant direct and indirect ecosystem effects, both at the predatory level and overall ecosystem level. These effects need to be taken into account (Cury et al., 2011; Libralato et al., 2008) and are considered within EcoTroph. Thus, the decrease in the biomass of prey contributes to limit the catch of predators, when the fishing mortalities increase.

A comparison of the relative catch across the five ecosystems showed that their responses to an increase in fishing mortality were quite similar. For all five ecosystems, there is a range in the trophic spectra (between TL 3.7 and TL 4.5) where the trophic groups were not affected by a moderate increase in fishing mortality (Fig. 7). This may be driven by a lessening in predation-related mortality due to the declines in the biomass of high TL species. When fishing mortality is increased further, we observed that this range shifted to incorporate lower TLs, while catches at low TLs increased. This modification can be seen as evidence that Mediterranean ecosystems are experiencing the ‘fishing down the food web’ phenomenon (Pauly et al., 1998).

3.4. Top-down control and ecosystem stability

According to the simulated trophic spectra of biomass, the ecosystem impacts of increasing fishing mortality in the Gulf of Gabes and the Adriatic Sea suggest the possible presence of top-down control. The spectra of both ecosystems showed that the increase in fishing mortality stimulates a decrease in predator abundance (\geq TL 3.5) and an increase in biomass at low and medium TLs due to the release of predation (Fig. 8). This outcome agrees with previous findings that examined ecosystem regime shifts related to a system-wide trophic cascade triggered by overfishing (Daskalov et al., 2007). For the South Catalan and Ionian Seas, the impact of predator biomass levels on their prey groups can be seen more clearly through the top-down effect when we simulated an ecosystem with no fishing. Similar findings have already been discussed in the literature related to the functioning of Mediterranean marine ecosystems (Coll et al., 2009; Hattab et al., 2013).

Total ecosystem biomass appears to be less sensitive to the level of fishing mortality when a top-down control is observed (in the Gulf of Gabes and the North and Central Adriatic Sea). This is because an increase in prey's abundance creates positive effects which compensate, at least partially, the fishing impact on predators. For these two ecosystems, the mean path length (i.e. the average number of trophic compartments that an inflow or outflow passes through) is shorter than in the South Catalan or Ionian Sea (Hattab et al., 2013). This suggests that the stability of the ecosystem's biomass is related to the degree of top-down control and that the mean path length may have a role in influencing the top-down effects. Moreover, the sensitivity analyses we completed for the α parameter showed that it was much more stable in the Gulf of Gabes and North and Central Adriatic Sea models (both of which experienced an important top-down control) than it was in the South Catalan and Ionian Sea ecosystems (Appendix B).

3.5. Sensitivity analyses of biomass and catch to input parameters

The sensitivity analyses that we conducted on the parameters α and β illustrated the effects of modifying the parameters on the simulated biomasses. Looking at the variations in total biomass, the sensitivity graphs show that the choice of β did not affect global results (Appendix A) and further, the total biomass changed by less than 3%. Note, however, that the ecosystem response to high values of β differs between locations. The α parameter has a more significant impact on total biomass for all five ecosystems (Appendix B). For the South Catalan Sea, when fishing mortality was multiplied by five (i.e., $mE = 5$), total biomass was modified by 12 t km^{-2} . In a current state, this represents approximately 25% of total biomass. The level of sensitivity differed considerably across the five ecosystems.

3.6. The EcoTroph approach: thinking about modeling limitations

Comparing ecosystems using EcoTroph is a particularly relevant modeling approach for highlighting differences in ecosystem functioning. However, there are some limitations associated with its use that relate to the input data. These limitations must be considered when constructing EcoTroph models. In this study, our EcoTroph models likely inherited some limitations from the Ecopath model inputs or outputs due to the use of different methodologies and assumptions when parameterizing the Ecopath models. These model limitations can be broadly summarized as:

- Data availability: typically, there is more and with higher resolution data for commercial and/or charismatic species than for lower TL species. This can create ‘fake gaps’ in the modeled trophic spectra of biomass, especially at lower TLs, if some trophic groups are missing and/or over-aggregated and can lead to biomass underestimations (with resultant consequences for mortality estimates). In this study, this issue predominantly affected species between TL 2 and TL 3 and therefore, our EcoTroph models should be considered more efficient for the medium and high TLs.
- The trophic groups considered in the Ecopath models were composed of both commercial and non-commercial species and consequently, the effects of overfishing in some TLs may be underestimated.
- The estimation of catches: this differed between the five ecosystems due to the nature of the available data (i.e., official data versus data from reconstructed catch). In several instances, the official data used did not take into account discards, by-catch or other sources of fishing mortality (e.g., recreational, and illegal, unreported and unregulated catches).
- The level of aggregation of Ecopath groups: The aim of the EcoTroph approach is to omit the notion of species (or trophic group) to facilitate the comparison between ecosystems. However, when the level of aggregation is too high it will affect the accuracy of EcoTroph outputs due to a loss of information. In this study, the Ecopath models have similar level of aggregation (40 trophic groups) except for the Ionian Sea (19 trophic groups). However, the Ionian Sea was kept in this analysis for comparison to the other ecosystems. This comparison suggests that the behavior of the model was not altered and the EcoTroph outputs from the Ionian Sea were consistent with other results. This is due to the fact that the 19 trophic groups of the model are well distributed throughout the trophic spectrum.

In light of these issues, it is important to understand that the uncertainty associated with the input data used in this study may differ between the five ecosystems. This is important as the relevance of the EcoTroph approach depends primarily on the degree of uncertainty associated with these data.

Despite these limitations, however, the approach set out in this study illustrates a novel application for Ecopath outputs. Further,

incorporating Ecopath outputs into EcoTroph models can be used as a tool to identify problems or poorly-estimated parameters in the initial Ecopath model. For example, in this study, we showed that the over-optimistic diagnoses of these EcoTroph models may reflect an underestimation in the fisheries mortality estimates for small pelagic fish species, as deduced from some of our Mediterranean Ecopath models. This is especially true in the Gulf of Gabes, where the low fishing mortalities suggested by EcoTroph do not match stock assessment results, indicating that the Ecopath model should be revised.

4. Conclusion

The development of Ecopath in 1984 for modeling marine ecosystems made a substantial contribution to this area of research: TLs (as model outputs) were able to be used to describe food webs and develop indicators that facilitated evaluations of marine ecosystem health. Examples of its application include the development of the marine trophic index (Pauly and Watson, 2005), determining balanced fishing levels (Christensen, 2000) and the development of the L index (Libralato et al., 2008). In EcoTroph, TLs are inputs used to build trophic spectra which provide a summary of an ecosystem. Such an approach ensures that a number of food web characteristics are considered (e.g., biomasses, catches and mortalities of trophic groups). Thus, EcoTroph is a useful tool for developing ecosystem-based indicators, supporting one of the core requirements of effective ecosystem management (Rombouts et al., 2013).

As EcoTroph does not actively consider individual species, it is a relevant tool for both comparing the trophic structures of marine ecosystems and analyzing the functioning of ecosystems in terms of

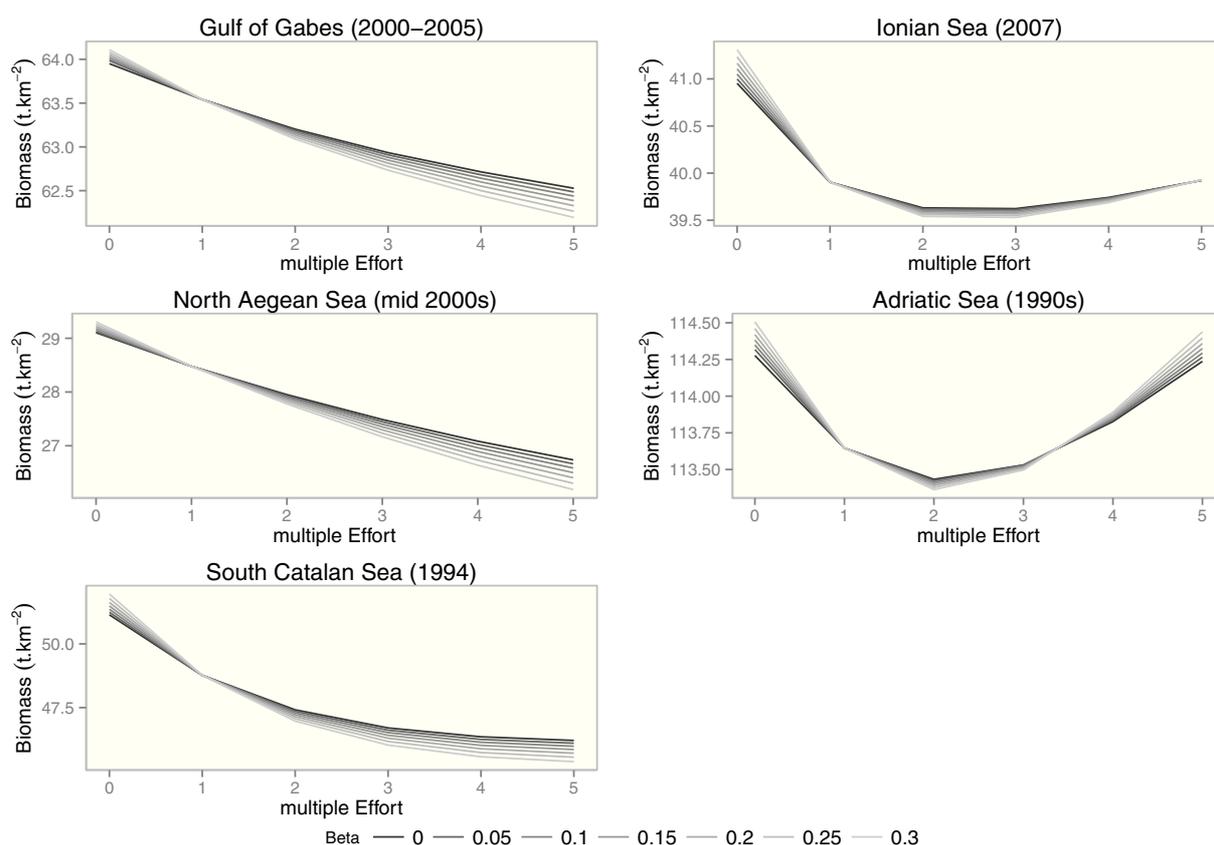
trophic flows, in both an ecological and a fisheries context (Gascuel and Pauly, 2009). In addition, it appears that EcoTroph can be an appropriate tool for exploring ranges of different levels of fishing pressure, which is very useful for understanding some food web properties (e.g., sensitivity to fishing, the intensity of the top-down control and ecosystem stability). This can be achieved by comparing ecosystem responses throughout the trophic spectrum. The comparisons undertaken in this study reveal common features between the five ecosystems we considered. This information will then allow us to link these features to some observed patterns and ecosystem properties; for example, the relationship between the magnitude of top-down control and ecosystems stability. The EcoTroph approach can also be applied to reveal analogies between ecosystems, in terms of their responses to fishing pressure. This type of analysis is useful for highlighting and predicting patterns of ecosystem behavior.

Acknowledgments

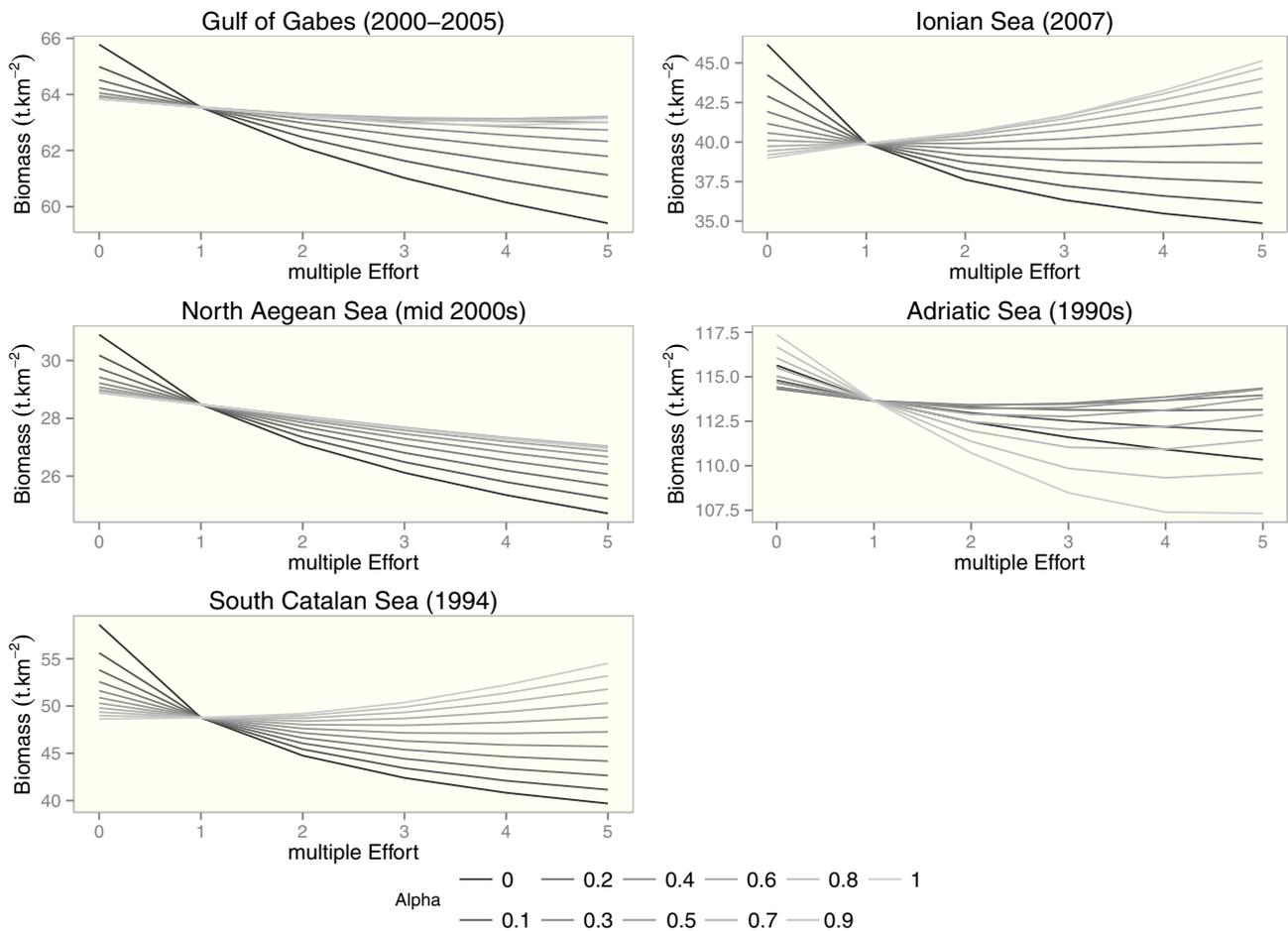
This publication has been produced with the financial support of the DPF PhD fellowships program of the Institut de Recherche pour le Développement (IRD) for GH and TH. It was also partly funded by the projects BISTRMED (ENVI-Med – MISTRALS) and CHARMMED (Fondation TOTAL). MC was partially supported by a Marie Curie CIG grant (PCIG10-GA-2011-303534) to the BIOWEB project and the Spanish Research Program Ramon y Cajal. KT was partially supported by the FP7 project PERSEUS (FP7 Theme “Oceans of Tomorrow” OCEAN.2011-3 Grant Agreement No. 287600).

The authors would also like to thank the anonymous reviewers for their detailed comments and constructive suggestions.

Appendix A. Analyses of the sensitivity of biomass by ecosystem to the intensity of biomass recycling (β) in Mediterranean Sea ecosystems



Appendix B. Analyses of the sensitivity of biomass by ecosystem to the intensity of top down control (α) in Mediterranean Sea ecosystems



Glossary: Input parameters of the EcoTroph model

Variable	Parameter definition	Value or formula	Units
B	Biomass	B	$t\ km^{-2}$
Y	Catch	Y	$t\ km^{-2}\ year^{-1}$
P	Production	$K \cdot B$ or $\Phi \cdot \Delta\tau$	$t\ km^{-2}\ \tau\ year^{-1}$
F	Fishing mortality	$F = Y/B$	$year^{-1}$
K	Flow kinetic	$K = P/B$	$TL\ year^{-1}$
μ	Natural loss rate of biomass flow	$LN(P_{\tau}/(P_{\tau} + \Delta\tau))/\Delta\tau - \varphi_{\tau}$	τ^{-1}
φ	Fishing loss rate of biomass flow	Y/P	τ^{-1}
β	Coefficient of biomass input control	0.2	
α	Coefficient of top-down control	0.4	
γ	A shape parameter defining the functional relationship between prey and predators	0.7	

References

- Bianchi, C., Morri, C., 2000. Marine biodiversity of the Mediterranean Sea: situation, problems and prospects for future research. *Mar. Pollut. Bull.* 40, 367–376.
- Bosc, E., Bricaud, A., Antoine, D., 2004. Seasonal and interannual variability in algal biomass and primary production in the Mediterranean Sea, as derived from 4 years of SeaWiFS observations. *Glob. Biogeochem. Cycles* 18, 1005.
- Christensen, V., 2000. Indicators for marine ecosystems affected by fisheries. *Mar. Freshw. Res.* 51, 447–450.
- Christensen, V., Walters, C.J., 2004. Ecopath with Ecosim: methods, capabilities and limitations. *Ecol. Model.* 172, 109–139. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2003.09.003>.

- Coll, M., Libralato, S., 2012. Contributions of food web modelling to the ecosystem approach to marine resource management in the Mediterranean Sea: ecosystem approach in the Mediterranean Sea. *Fish Fish.* 13, 60–88. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1467-2979.2011.00420.x>.
- Coll, M., Palomera, I., Tudela, S., Sardà, F., 2006. Trophic flows, ecosystem structure and fishing impacts in the South Catalan Sea, Northwestern Mediterranean. *J. Mar. Syst.* 59, 63–96. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jmarsys.2005.09.001>.
- Coll, M., Santojanni, A., Palomera, I., Tudela, S., Arneri, E., 2007. An ecological model of the Northern and Central Adriatic Sea: analysis of ecosystem structure and fishing impacts. *J. Mar. Syst.* 67, 119–154. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jmarsys.2006.10.002>.

- Coll, M., Palomera, I., Tudela, S., Dowd, M., 2008. Food-web dynamics in the South Catalan Sea ecosystem (NW Mediterranean) for 1978–2003. *Ecol. Model.* 217, 95–116. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2008.06.013>.
- Coll, M., Palomera, I., Tudela, S., 2009. Decadal changes in a NW Mediterranean Sea food web in relation to fishing exploitation. *Ecol. Model.* 220, 2088–2102. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2009.04.049>.
- Coll, M., Piroddi, C., Steenbeek, J., Kaschner, K., Ben Rais Lasram, F., Aguzzi, J., Ballesteros, E., Bianchi, C.N., Corbera, J., Dailianis, T., Danovaro, R., Estrada, M., Frogia, C., Galil, B.S., Gasol, J.M., Gertwagen, R., Gil, J., Guilhaumon, F., Kesner-Reyes, K., Kitsos, M.-S., Koukouras, A., Lampadariou, N., Laxamana, E., López-Fé de la Cuadra, C.M., Lotze, H.K., Martin, D., Mouillot, D., Oro, D., Raicevich, S., Rius-Barile, J., Saiz-Salinas, J.I., San Vicente, C., Somot, S., Templado, J., Turon, X., Vafidis, D., Villanueva, R., Voultsiadou, E., 2010. The biodiversity of the Mediterranean Sea: estimates, patterns, and threats. *PLoS ONE* 5, e11842. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0011842>.
- Coll, M., Piroddi, C., Albouy, C., Ben Rais Lasram, F., Cheung, W.W.L., Christensen, V., Karpouzi, V.S., Guilhaumon, F., Mouillot, D., Paleczny, M., Palomares, M.L., Steenbeek, J., Trujillo, P., Watson, R., Pauly, D., 2012. The Mediterranean Sea under siege: spatial overlap between marine biodiversity, cumulative threats and marine reserves: the Mediterranean Sea under siege. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 21, 465–480. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00697.x>.
- Colléter, M., Guitton, J., Gascuel, D., 2013. An introduction to the EcoTroph R package: analyzing aquatic ecosystem trophic networks. 5 pp. 98–107.
- Colléter, M., Gascuel, D., Albouy, C., Francour, P., Tito de Morais, L., Valls, A., Le Loc'h, F., 2014. Fishing inside or outside? A case studies analysis of potential spillover effect from marine protected areas, using food web models. *J. Mar. Syst.* 139, 383–395. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jmarsys.2014.07.023>.
- Cury, P.M., Shin, Y.-J., Planque, B., Durant, J.M., Fromentin, J.-M., Kramer-Schadt, S., Stenseth, N.C., Travers, M., Grimm, V., 2008. *Ecosystem oceanography for global change in fisheries*. *Trends Ecol. Evol.* 23, 338–346.
- Cury, P.M., Boyd, I.L., Bonhommeau, S., Anker-Nilssen, T., Crawford, R.J.M., Furness, R.W., Mills, J.A., Murphy, E.J., Osterblom, H., Paleczny, M., Piatt, J.F., Roux, J.-P., Shannon, L., Sydeman, W.J., 2011. Global seabird response to forage fish depletion—one third for the birds. *Science* 334, 1703–1706. <http://dx.doi.org/10.1126/science.1212928>.
- Daskalov, G.M., 2002. Overfishing drives a trophic cascade in the Black Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 225, 53–63.
- Daskalov, G.M., Grishin, A.N., Rodionov, S., Mihneva, V., 2007. Trophic cascades triggered by overfishing reveal possible mechanisms of ecosystem regime shifts. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 104, 10518–10523.
- Fulton, E.A., CSIRO, Fisheries Management Authority, Australian, 2004. *Ecological Indicators of the Ecosystem Effects of Fishing: Final Report*. CSIRO; Australian Fisheries Management Authority, Canberra.
- Gasche, L., Gascuel, D., Shannon, L., Shin, Y.-J., 2012. Global assessment of the fishing impacts on the Southern Benguela ecosystem using an EcoTroph modelling approach. *J. Mar. Syst.* 90, 1–12. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jmarsys.2011.07.012>.
- Gascuel, D., 2005. The trophic-level based model: a theoretical approach of fishing effects on marine ecosystems. *Ecol. Model.* 189, 315–332. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.019>.
- Gascuel, D., Pauly, D., 2009. EcoTroph: modelling marine ecosystem functioning and impact of fishing. *Ecol. Model.* 220, 2885–2898. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2009.07.031>.
- Gascuel, D., Morissette, L., Palomares, M.L.D., Christensen, V., 2008. Trophic flow kinetics in marine ecosystems: toward a theoretical approach to ecosystem functioning. *Ecol. Model.* 217, 33–47. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2008.05.012>.
- Gascuel, D., Tremblay-Boyer, L., Pauly, D., 2009. EcoTroph (ET): a trophic level based software for assessing the impacts of fishing on aquatic ecosystems. *Fish. Cent. Res. Rep.* 17, 82.
- Gascuel, D., Guenette, S., Pauly, D., 2011. The trophic-level-based ecosystem modelling approach: theoretical overview and practical uses. *ICES J. Mar. Sci.* 68, 1403–1416. <http://dx.doi.org/10.1093/icesjms/fsr062>.
- Hattab, T., Ben Rais Lasram, F., Albouy, C., Romdhane, M.S., Jarboui, O., Halouani, G., Cury, P., Le Loc'h, F., 2013. An ecosystem model of an exploited southern Mediterranean shelf region (Gulf of Gabes, Tunisia) and a comparison with other Mediterranean ecosystem model properties. *J. Mar. Syst.* 128, 159–174. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jmarsys.2013.04.017>.
- Lassalle, G., Gascuel, D., Le Loc'h, F., Lobry, J., Pierce, G.J., Ridoux, V., Santos, M.B., Spitz, J., Niquil, N., 2012. An ecosystem approach for the assessment of fisheries impacts on marine top predators: the Bay of Biscay case study. *ICES J. Mar. Sci.* 69, 925–938. <http://dx.doi.org/10.1093/icesjms/ffs049>.
- Libralato, S., Coll, M., Tudela, S., Palomera, I., Pranovi, F., 2008. Novel index for quantification of ecosystem effects of fishing as removal of secondary production. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 355, 107–129. <http://dx.doi.org/10.3354/meps07224>.
- Lindeman, R.L., 1942. The trophic–dynamic aspect of ecology. *Ecology* 23, 399–417.
- Lotze, H.K., Coll, M., Dunne, J.A., 2011. Historical changes in marine resources, food-web structure and ecosystem functioning in the Adriatic Sea, Mediterranean. *Ecosystems* 14, 198–222. <http://dx.doi.org/10.1007/s10021-010-9404-8>.
- Maynou, F., Sbrana, M., Sartor, P., Maravelias, C., Kavadas, S., Damalas, D., Cartes, J.E., Osio, G., 2011. Estimating trends of population decline in long-lived marine species in the Mediterranean Sea based on fishers' perceptions. *PLoS ONE* 6, e21818. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0021818>.
- Odum, W., Heald, E.J., Cronin, L., 1975. Detritus-based food web of an estuarine mangrove community. *Estuar. Res.* 265–286.
- Palomera, I., Olivar, M.P., Salat, J., Sabatés, A., Coll, M., García, A., Morales-Nin, B., 2007. Small pelagic fish in the NW Mediterranean Sea: an ecological review. *Prog. Oceanogr.* 74, 377–396. <http://dx.doi.org/10.1016/j.pocean.2007.04.012>.
- Papaconstantinou, C., Farrugio, H., 2000. Fisheries in the Mediterranean. *Mediterr. Mar. Sci.* 1, 5–18.
- Pauly, D., Watson, R., 2005. Background and interpretation of the “Marine Trophic Index” as a measure of biodiversity. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 360, 415–423. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2004.1597>.
- Pauly, D., Christensen, V., Dalsgaard, J., Froese, R., Torres, F., 1998. Fishing down marine food webs. *Science* 279, 860–863. <http://dx.doi.org/10.1126/science.279.5352.860>.
- Pauly, D., Christensen, V., Guénette, S., Pitcher, T.J., Sumaila, U.R., Walters, C.J., Watson, R., Zeller, D., 2002. Towards sustainability in world fisheries. *Nature* 418, 689–695.
- Piroddi, C., Bearzi, G., Gonzalvo, J., Christensen, V., 2011. From common to rare: the case of the Mediterranean common dolphin. *Biol. Conserv.* 144, 2490–2498. <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2011.07.003>.
- Pitcher, T.J., Cheung, W.W.L., 2013. Fisheries: hope or despair? *Mar. Pollut. Bull.* 74, 506–516. <http://dx.doi.org/10.1016/j.marpolbul.2013.05.045>.
- Rombouts, I., Beaugrand, G., Fizzala, X., Gaill, F., Greenstreet, S.P.R., Lamare, S., Le Loc'h, F., McQuatters-Gollop, A., Mialet, B., Niquil, N., Perceley, J., Renaud, F., Rossberg, A.G., Féral, J.P., 2013. Food web indicators under the Marine Strategy Framework Directive: from complexity to simplicity? *Ecol. Indic.* 29, 246–254. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolind.2012.12.021>.
- Shin, Y.-J., Cury, P., 2001. Exploring fish community dynamics through size-dependent trophic interactions using a spatialized individual-based model. *Aquat. Living Resour.* 14, 65–80.
- Shin, Y.-J., Cury, P., 2004. Using an individual-based model of fish assemblages to study the response of size spectra to changes in fishing. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 61, 414–431. <http://dx.doi.org/10.1139/f03-154>.
- Tortonese, E., 1985. Distribution and ecology of endemic elements in the Mediterranean fauna (fishes and echinoderms). In: Moraitou-Apostolopoulou, P.M., Kiortsis, P.V. (Eds.), *Mediterranean Marine Ecosystems*, NATO Conference Series. Springer, US, pp. 57–83.
- Travers, M., Shin, Y.-J., 2010. Spatio-temporal variability in fish-induced predation mortality on plankton: a simulation approach using a coupled trophic model of the Benguela ecosystem. *Prog. Oceanogr.* 84, 118–120. <http://dx.doi.org/10.1016/j.pocean.2009.09.014>.
- Tsagarakis, K., Coll, M., Giannoulaki, M., Somarakis, S., Papaconstantinou, C., Machias, A., 2010. Food-web traits of the North Aegean Sea ecosystem (Eastern Mediterranean) and comparison with other Mediterranean ecosystems. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 88, 233–248. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecss.2010.04.007>.
- Walters, C., Pauly, D., Christensen, V., 1999. Ecospace: prediction of mesoscale spatial patterns in trophic relationships of exploited ecosystems, with emphasis on the impacts of marine protected areas. *Ecosystems* 2, 539–554.
- Worm, B., Hilborn, R., Baum, J.K., Branch, T.A., Collie, J.S., Costello, C., Fogarty, M.J., Fulton, E.A., Hutchings, J.A., Jennings, S., Jensen, O.P., Lotze, H.K., Mace, P.M., McClanahan, T.R., Minto, C., Palumbi, S.R., Parma, A.M., Ricard, D., Rosenberg, A.A., Watson, R., Zeller, D., 2009. Rebuilding global fisheries. *Science* 325, 578–585. <http://dx.doi.org/10.1126/science.1173146>.

Modélisations de la dynamique trophique d'un écosystème Méditerranéen exploité : le Golfe de Gabès (Tunisie)

Résumé

L'objectif de cette thèse est d'améliorer la compréhension du fonctionnement et de la structure trophique du golfe de Gabès en Tunisie. Afin de concilier exigences écologiques et exploitation des ressources marines, différents modèles écosystémiques ont été développés pour étudier sa dynamique trophique et contribuer à la réflexion sur la mise en place de plans de gestion. Un modèle trophique d'équilibre de masse « Ecospace » a été construit afin d'évaluer les conséquences écosystémiques de différentes mesures de gestion. Les résultats des simulations ont permis d'explorer les interactions entre la pêche côtière et la pêche au chalut benthique et d'identifier des zones où les mesures de gestion sont effectives. Un modèle end-to-end a également été appliqué pour expliciter la dynamique des espèces considérées, depuis le forçage climatique jusqu'à la pêche. Cette approche de modélisation consiste à forcer le modèle individu-centré « OSMOSE » par un modèle biogéochimique « Eco3M-Med ». Ce modèle a permis d'établir une représentation cohérente du réseau trophique et de simuler des scénarios de gestion théoriques de mise en réserve. Le modèle end-to-end a également été utilisé pour étudier la sensibilité d'un ensemble d'indicateurs écologiques à la pression de pêche. Les résultats ont révélé que les indicateurs de taille sont les plus adaptés pour faire le suivi de l'impact de la pêche dans le golfe de Gabès. Au final, une approche comparative entre plusieurs écosystèmes méditerranéens a été mise en place avec le modèle EcoTroph pour comparer leurs structures trophiques et explorer les effets de plusieurs niveaux d'exploitation par l'analyse de leurs spectres trophiques.

Mots clés : Approche Ecosystémique des Pêches, gestion de la pêche, Golfe de Gabès, impacts de la pêche, Mer Méditerranée, modélisation écosystémique, modélisation end-to-end, niveau trophique, réseau trophique, spectre trophique

Modeling the trophic dynamics of an exploited Mediterranean ecosystem: the Gulf of Gabes (Tunisia)

Abstract

The objective of this thesis is to improve the understanding of trophic structure and functioning of the gulf of Gabes in Tunisia. In order to reconcile environmental concerns and exploitation of marine resources, different ecosystem models have been developed to study the ecosystem dynamics and contribute to the discussion on the implementation of management plans. A spatial and temporal dynamic model "Ecospace" was built to evaluate the ecosystem consequences of different management measures based on scenarios derived from the current regulation. The results of simulations allowed to investigate the interactions between coastal and benthic trawl fishing and to identify areas where management measures are effective. An end-to-end model has been applied to the gulf of Gabes ecosystem to represent the dynamics of 11 high trophic level species, from climate forcing to fishing. This modelling approach consists in forcing the individual-based model "OSMOSE" by a biogeochemical model "ECO3M-Med". This model allowed to establish a coherent representation of the food web and simulate theoretical management scenarios of spatial fishing closure. The end-to-end model has also been used to study the sensitivity of a set of ecological indicators to fishing pressure. The simulation of different levels of fishing mortality showed that size indicators were the most relevant to monitor the impact of fishing in the gulf of Gabes. Finally, a comparative approach between several Mediterranean ecosystems was applied using the EcoTroph model to compare their trophic structures and explore the effects of different levels of fishing pressure through the analysis of their trophic spectra.

Keywords : Ecosystem Approach to Fisheries, ecosystem model, fishing impacts, fishing management, food web, Gulf of Gabes, end-to-end modelling, Mediterranean Sea, trophic level, trophic spectrum