



HAL
open science

Distribution du micronecton dans le Pacifique tropical ouest : caractérisation de la structuration des écosystèmes par méthodes acoustiques

Laure Barbin

► **To cite this version:**

Laure Barbin. Distribution du micronecton dans le Pacifique tropical ouest : caractérisation de la structuration des écosystèmes par méthodes acoustiques. Sciences de l'environnement. Sorbonne Université, 2024. Français. NNT : 2024SORUS139 . tel-04683710

HAL Id: tel-04683710

<https://theses.hal.science/tel-04683710v1>

Submitted on 2 Sep 2024

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.

THÈSE

présentée pour obtenir le grade de docteur délivré par

Sorbonne Université

Ecole doctorale 129 - Sciences de l'Environnement d'Ile de France

Distribution du micronecton dans le Pacifique tropical ouest : caractérisation de la structuration des écosystèmes par méthodes acoustiques

Thèse de doctorat en « Sciences de la Mer »

Présentée et soutenue publiquement le 29 Mai 2024 par

Laure Barbin

Dirigée par Christophe Menkes

Co-dirigée par Anne Lebourges-Dhaussy

Jury composé de :

M. Philippe KOUBBI	PR SU, Paris	Président
Mme Karine OLU	Chercheure, Ifremer, Brest	Rapporteure
M. Thomas GORGUES	IR IRD, LOPS, Brest	Rapporteur
M. Frédéric MENARD	DR IRD, MIO, Marseille	Examineur
M. Tim RYAN	Senior Scientist, CSIRO Hobart	Examineur
Mme Valérie ALLAIN	Senior Scientist, SPC, Nouméa	Examinatrice

Thèse préparée au sein des UMR **ENTROPIE**, Nouméa, Nouvelle-Calédonie et **LEMAR**, Brest France et de la **CPS**, Nouméa, Nouvelle-Calédonie.

Résumé

Les écosystèmes pélagiques sont des éléments clés des océans à l'échelle du globe, dans lesquels prennent place de nombreux échanges de matière et d'énergie entre la surface euphotique et les profondeurs mésopélagiques. Cette zone abrite une forte biodiversité et un réseau trophique complexe au centre duquel se situe le micronecton. Ce compartiment est composé des organismes mesurant entre 2 et 20cm et regroupe diverses espèces qui peuvent être résumées par les catégories suivantes : poissons, crustacés, mollusques et organismes gélatineux (méduses, pyrosomes, salpes...). Le micronecton est la nourriture principale des prédateurs supérieurs comme les thons, les mammifères marins et les oiseaux marins et se nourrit principalement de zooplancton, le plaçant, de ce fait, au centre du réseau trophique. De plus, une partie des espèces de micronecton réalise une migration journalière entre la surface et les profondeurs. Cette migration est appelée migration nyctémérale et se produit à chaque cycle solaire : les organismes résidant dans les couches mésopélagiques profondes de jour (>300m) remontent vers la surface au coucher du soleil et inversement à l'aube. Cette migration verticale, observée dans tous les océans, est une des migrations les plus importantes à l'échelle du globe. Son importante biomasse à l'échelle du globe, sa place centrale dans le réseau trophique et son comportement migratoire participant aux flux biogéochimiques des océans font du micronecton un élément incontournable de l'étude des écosystèmes pélagiques. Cette thèse étudie le micronecton dans le Pacifique tropical à travers trois axes principaux : 1) quels sont les moyens d'observation du micronecton, et comment estimer l'abondance de ces espèces, 2) comment améliorer ces études à l'aide de technologies récentes, notamment les profileurs acoustiques large bande, et 3) comment caractériser la distribution du micronecton à l'échelle du Pacifique tropical en définissant des écosystèmes en lien avec les variables environnementales. L'axe 1) étudie dans un premier temps les méthodes d'observation du micronecton, leurs biais respectifs et comment elles se complètent. En se concentrant sur les mesures acoustique-chalut réalisées dans le Pacifique tropical sud-ouest, nous comparons les estimations d'abondance du micronecton réalisées à l'aide du chalut et de l'acoustique, afin d'estimer un ordre de grandeur de la différence d'abondance obtenue par chaque méthode à différentes profondeurs. Dans l'axe 2) nous explorons l'apport d'un profileur large bande lors de l'étude de l'abondance et de la distribution du micronecton et développons l'usage d'un algorithme d'écho-comptage pour estimer la densité des organismes en fonction de la profondeur. Le dernier axe 3) s'appuie sur les données acoustiques acquises pendant trois campagnes WARMALIS dans le Pacifique tropical ouest pour le décrire à large échelle. Cinq différents écosystèmes ont pu être caractérisés. La distribution spatio-temporelle du micronecton s'avère différente dans chacun d'eux, en relation avec les variables environnementales (température, oxygène, salinité, courants...). Ce découpage met en lumière la présence de la Warm Pool, de l'upwelling équatorial et des zones oligotrophes, qui sont chacune caractérisées par une structure verticale et une densité de micronecton différente. Cette thèse souligne les biais des méthodes utilisées pour étudier le micronecton, et l'utilité de les combiner pour obtenir des estimations plus robustes. En appliquant ensuite ces méthodes au Pacifique tropical, elle démontre la variabilité des écosystèmes à cette échelle. Inclure cette variabilité spatiale dans les études de prédictions globales d'abondance et de biomasse du micronecton est essentielle afin d'affiner les estimations et de comprendre le lien entre l'environnement et la biologie. Enfin, elle réaffirme la nécessité de prendre en compte le micronecton pour préserver et gérer durablement les écosystèmes océaniques.

Abstract

Pelagic ecosystems are key elements of the global oceans, hosting numerous exchanges between the euphotic surface and mesopelagic depths. This zone exhibits a high biodiversity and a complex trophic network, with micronekton as a central component. This compartment comprises organisms measuring between 2 and 20 cm and encompasses a wide variety of species, including fish, crustaceans, molluscs, and gelatinous organisms (such as jellyfish, pyrosomes, salps). Micronekton serves as the primary food source for top predators like tuna, marine mammals, and seabirds and is predominantly feeding on zooplankton, thus occupying a central position in the trophic network. Additionally, some micronekton species undertake a diel migration between surface and depths, known as the nycthemeral migration, occurring with each solar cycle: organisms residing in deep mesopelagic layers during the day (>300m) ascend to the surface at sunset and vice versa at dawn. This vertical migration, observed in all oceans, is one of the largest global migrations. Its substantial biomass on a global scale, central role in the trophic network, and migratory behavior contributing to oceanic biogeochemical fluxes make micronekton an indispensable element in the study of pelagic ecosystems. This thesis investigates micronekton in the tropical Pacific through three main axes: 1) observation methods and abundance estimation, 2) improvement through recent technologies, particularly broadband acoustic profilers, and 3) characterization of micronekton distribution at the Pacific scale by defining ecosystems linked to environmental variables. Axis 1) initially examines micronekton observation methods, their respective biases, and their complementary nature. By focusing on acoustic-trawl measurements in the southwest tropical Pacific, we compare micronekton abundance estimates obtained through trawling and acoustics to estimate the difference of abundance obtained by one and the other method at different depths. In axis 2), we explore the contribution of a broadband profiler to micronekton abundance and distribution studies, developing an echo-counting algorithm to estimate organism density by depth. The final axis 3) uses acoustic data collected during three WARMALIS campaigns in the western tropical Pacific to describe it at large scale. Five different ecosystems were characterized. The spatio-temporal distribution of micronekton appears different in each of them, in relation with environmental variables (temperature, oxygen, salinity, currents, etc.). This classification highlights the location of the Warm Pool, the equatorial upwelling, and oligotrophic areas, each characterized by different vertical structuring and micronekton density. This thesis emphasizes the various biases of micronekton study methods and the utility of combining them to obtain more robust estimates. Then, by applying these methods to the tropical Pacific, it demonstrates the considerable variability of ecosystems on a Pacific scale. Including this spatial variability in global predictions of micronekton abundance and biomass is essential for improving estimates and understanding the link between the environment and biology. Finally, it reaffirms the need to consider micronekton for the sustainable preservation and management of oceanic ecosystems.

Remerciements

Après presque quatre ans de thèse, il y a beaucoup de personnes que je souhaiterais remercier. Tout d'abord merci infiniment à Christophe et Anne pour m'avoir proposé ce sujet de thèse et m'avoir fait confiance. Vous avez toujours amené des discussions scientifiques approfondies et passionnantes, vous m'avez poussé à aller chercher plus loin que l'évidence et m'avez remotivée dans les moments de doute. Merci aussi à Valérie pour toutes les discussions qui m'ont permises de prendre du recul sur ce projet, d'avoir toujours trouvé une solution à chaque problème où tu pouvais apporter ton aide. Merci pour l'énorme logistique des missions en mer auxquelles j'ai pu participer. Grâce à vous j'ai pu comprendre une partie des mystères des écosystèmes du Pacifique, des arcanes de l'acoustique et du génial micronecton. Enfin, merci à vous trois pour votre bonne humeur et votre humour, notamment pendant les 3 campagnes en mer ! Vous m'avez fait voir plusieurs facettes de la science et de la recherche qui m'ont donné envie de poursuivre dans ce domaine. Merci aussi énormément à toi Aurore pour ton soutien sur le déroulement de la thèse, et pour ton aide précieuse sur les statistiques, même quand tu avais un emploi du temps bien chargé.

Je tiens aussi à remercier Sorbonne Université pour la bourse de thèse qui a financé ces 3 ans, la CPS pour le financement des mois supplémentaires et l'IRD pour son accueil dans les centres Bretagne et Nouméa. Tous les déplacements réalisés dans le cadre de cette thèse (missions en mer, déplacements entre Brest et Nouméa, participation au Symposium de l'ICES 2023) ont été rendus possibles par les financements de l'IRD et de la CPS. Je remercie également les membres de mon comité de thèse, Frédéric Ménard et Cédric Cotté pour leur suivi et leurs précieux conseils tout au long de la thèse. Enfin, merci aux rapporteurs, Thomas Gorgues et Karine Olu, ainsi qu'à tous les membres du jury pour leurs retours bienveillants et constructifs.

Je remercie également toutes les personnes qui se sont occupées des parties administratives, Christelle et Françoise à Brest et Véronique à Nouméa. Merci d'avoir géré toute la logistique de cette thèse encadrée entre 3 instituts différents, ce qui n'est pas toujours évident.

Merci à tous les membres de l'équipe FAME de la CPS avec qui j'ai pu échanger, et notamment la merveilleuse team micronecton pour tout le travail que vous avez fourni, parfois en un temps record ! Un immense merci à Elodie pour tes merveilleuses photos, qui d'ailleurs, peuplent largement ce manuscrit. Elles m'ont permis de montrer aux gens à quel point le micronecton c'est merveilleux (et mignon) ! Merci aussi pour ta patience et ta passion pour nous apprendre les bases de la taxonomie, même malade en mer. Evidemment, merci également à Céline pour ton aide et ta réactivité sur les mesures en mer et à terre. Elodie et toi avez formé un merveilleux binôme, à terre comme en mer, avec une bonne humeur inégalable. Je ne pensais pas que des missions en mer pouvaient être aussi drôles !

Un grand merci évidemment à toute l'équipe IRD de Brest pour votre accueil depuis mon stage de Master jusqu'à la thèse et en particulier, l'équipe acoustique pour votre aide dans tous les domaines, même à très grande distance. Yannick pour ta réactivité et toute ton aide sur Matecho et le traitement des données large bande, Gildas pour tes idées et conseils toujours très pertinents et les discussions très intéressantes quel que soit le sujet, et enfin Jérémie pour toute l'aide, les conseils avisés, l'accompagnement depuis mon premier stage à Brest et la géniale mission Warmalis 1 qui m'ont donné envie de poursuivre en acoustique. Vous m'avez tous aidé à me passionner pour ce vaste sujet qu'est l'acoustique appliquée aux mystères des petites bestioles des profondeurs.

A Nouméa, il y a beaucoup de gens à remercier, mais je commencerais par la team IRD actuelle pour toutes les pauses café, repas, et moments partagés ensemble qui ont créé une super ambiance

de travail, merci notamment à Hugo et Hugo, Delphine, Léa, Baptiste, Max, Tristan et Paul. Merci Paul pour avoir été mon super binôme d'acoustique à Nouméa ! Merci à Sabine et Prisca pour tous les supers moments, soirées, weekend et vacances passées à explorer la Calédonie, souvent sous la pluie. Merci à toi Antoine, qui bien que tu nous ais quitté pour une autre île, est l'une des plus belles amitiés que j'ai créées ici et la source de grandes discussions existentielles.

Pendant cette thèse j'ai eu la chance de participer à 3 campagnes scientifiques dans le Pacifique, donc merci à toutes les personnes qui ont rendues ces expériences incroyables possibles. Merci à tous les équipages de l'Alis et de l'Antea qui ont pris le temps de nous faire découvrir un petit bout du monde maritime et qui ont rendu ces missions possibles. Merci aussi à tous les scientifiques qui ont embarqué, et qui ont apporté une bonne humeur et une bonne ambiance, ces missions compteront parmi les plus beaux moments de cette thèse.

Merci enfin à tous les gens que je n'ai pas cité mais qui ont contribué à ce projet de thèse et qui m'ont aidé de toutes les manières possibles.

Enfin, merci à Louis pour son indéfectible soutien, et pour avoir patiemment écouté les péripéties de cette thèse. Et évidemment, merci à toute ma famille, mes parents et ma sœur, pour m'avoir épaulée, suivie et soutenue dans ce projet, même en étant à l'autre bout du monde.

Table des matières

Chapitre 1 Introduction générale	1
1.1. Ecosystème pélagique	2
1.2. Le Pacifique tropical : une vaste zone d'étude.....	6
1.3. Le micronecton : un maillon central du réseau trophique.....	12
1.4. Projet MICROPAC/WARMALIS.....	16
Chapitre 2 Moyens d'étude et d'observation du micronecton	19
2.1. Comment étudier le micronecton ?	20
2.2. Echantillonnage au chalut	21
2.3. Acoustique active	23
2.4. Autres méthodes d'échantillonnage du micronecton.....	33
2.5. De la physique à la biologie : couplage des méthodes de mesure.....	34
Chapitre 3 Caractérisation des différences d'estimations d'abondance du micronecton issues des campagnes acoustique-chalut dans les couches de diffusion du Pacifique ouest	47
3.1. Synthèse de l'article	48
3.2. Introduction.....	49
3.3. Materials and methods	51
3.4. Results	60
3.5. Discussion	63
3.6. Acoustique-chalut, des incertitudes toujours inexplicées.....	67
Chapitre 4 Profileur acoustique large bande : lien entre la biologie et l'acoustique	69
4.1. Avantages du profileur acoustique large bande	70
4.2. Acoustique large bande dans les campagnes WARMALIS.....	72
4.3. Estimation de la densité : écho-comptage.....	79
4.4. Application aux données des campagnes WARMALIS	82
4.5. Comparaison des données WBAT et des contenus des chaluts.....	85
4.6. Discussion et conclusion.....	88
Chapitre 5 Distribution du micronecton dans le Pacifique tropical : des observations <i>in situ</i> au service de la grande échelle	91
5.1. Campagnes WARMALIS dans le Pacifique tropical.....	92
5.2. Ecorégions à l'échelle du Pacifique	94
5.3. Impact des variables environnementales sur la structure verticale des couches diffusantes	111
5.4. Densité des cibles acoustiques dans les écorégions	118
5.5. Ecorégions dans le Pacifique tropical : conclusion.....	121
Chapitre 6 Conclusions et perspectives	125

6.1. Acoustique, chalut et composition des couches diffusantes : une équation insolvable ?...	126
6.2. Le découpage écosystémique	129
6.3. Systématisation et mise en commun des acquisitions de données.....	131
Annexe A	133
Annexe B	143
Références	145

Table des illustrations

Figure 1.1. Découpage vertical des écosystèmes océaniques. Extrait de Davies <i>et al.</i> (2012)	3
Figure 1.2. Schéma des divers espèces et compartiments trophiques interagissant entre les zones euphotique et mésopélagique (ici indiquée par la twilight zone). Les organismes ne sont pas à échelle réelle. Adapté de Hoagland <i>et al.</i> (2019), illustration par Eric S. Taylor, WHOI Creative.	5
Figure 1.3. Schéma du réseau trophique illustrant les trois voies d'export de la pompe biologique, les processus qui les régulent et les échelles de temps associées à la séquestration du carbone jusqu'au micronecton. Dans la zone euphotique	6
Figure 1.4. Schéma de la circulation de surface de l'océan Pacifique (de mai à décembre).	7
Figure 1.5. Schéma du système des courants équatoriaux types entre 20°N et 20°S en fonction de la profondeur.	7
Figure 1.6. Salinité de surface moyenne (a ; d'après les données de Delcroix <i>et al.</i> , 2011) et température de surface (en °C, b ; d'après les données de Reynolds <i>et al.</i> , 2007) dans le Pacifique. L'isohaline 35 (a) et l'isotherme 28°C (b) sont tracées en noir.	8
Figure 1.7. Schéma d'une situation moyenne dans l'océan Pacifique équatorial. Sur le schéma de gauche, les couleurs indiquent la température de surface (°C). L'abréviation CES indique le Courant Equatorial Sud. Le schéma de droite représente la pente de la surface (noter l'échelle arbitraire verticale schématique) et de la thermocline le long de l'équateur. Figure adaptée de Fieux and Andrié, (2019).	9
Figure 1.8. Situations (a) « El Niño » et (b) « La Niña » dans le Pacifique tropical.....	10
Figure 1.9. Impact de l'Oscillation El Niño (ENSO) sur la distribution et le déplacement des prises de bonite à ventre rayé dans l'océan Pacifique Ouest et Central, adapté de Lehodey <i>et al.</i> (2011).....	11
Figure 1.10. Contenus de chaluts obtenus dans le Pacifique pendant la campagne WARMALIS 1 qui illustrent le mélange d'organismes très divers contenus dans les couches de micronecton. On remarque entre autres des crustacées, des poissons (e. g. myctophidés, stomiiformes), des gélatineux (e.g. pyrosomes et méduses).	12
Figure 1.11. Schéma de la migration nycthémerale du micronecton entre les couches mésopélagiques et épipélagiques sur une période de 24h. Figure extraite de Hoagland <i>et al.</i> (2019).....	14
Figure 1.12. Histogrammes des occurrences des mots clés « micronekton » et « mesopelagic » obtenus dans Google scholar entre 1960 et 2023, extraits en novembre 2023.	14
Figure 1.13. Carte des acquisitions par acoustique active rassemblées par Receveur <i>et al.</i> (2024). ...	15
Figure 1.14. Trajets des campagnes WARMALIS entre 2021 et 2023.	16
Figure 1.15. Provinces de Longhurst, (2007). Seules les provinces situées dans le Pacifique tropical sont annotées (entre 20°S et 20°N).....	17
Figure 2.1. a) Schéma du chalutage pélagique dans la couche mésopélagique, combiné à l'acoustique active, qui sera décrite dans la section suivante. b) Déploiement du chalut sur le N/O Alis pendant la campagne WARMALIS 1. Le filet est mis à l'eau et descendu jusqu'à la profondeur de pêche souhaitée. Photo de Valérie Allain.	22
Figure 2.3. Distribution log-log de l'abondance (en ind.m ⁻²) en fonction de la longueur (en mm) des organismes chalutés dans une même couche (épipélagique de jour) avec trois types de chalut pélagiques différents.....	23
Figure 2.4. Propagation d'une onde acoustique plane sinusoïdale, adapté de Barcan <i>et al.</i> (2019)....	24
Figure 2.5. Forme du faisceau acoustique.	25
Figure 2.6. Régimes de rétrodiffusion de l'onde incidente en fonction de la taille de la cible, adapté de Simmonds and MacLennan (2005).....	27
Figure 2.7. Forme du signal émis ou pulse pour une émission en bande étroite (CW pulse) ou en large bande (chirp pulse), adapté de Demer <i>et al.</i> (2015).	30

Figure 2.8. Echogramme de Sv(f) en large bande.	31
Figure 2.9. A gauche, extrait d'échogramme large bande sur le transducteur centré autour de 38kHz entre 500 et 530m (MVBS en dB re 1m ⁻¹).	31
Figure 2.10. Exemple de données acoustiques à 38kHz acquises pendant 24h montrant les principales couches de diffusion de jour et de nuit dans le Pacifique tropical.	33
Figure 2.11. Réponse acoustique théorique de plusieurs catégories de réflecteurs, d'après Lavery et al. (2007).	37
Figure 2.12. Réponse acoustique en fonction de la fréquence d'une inclusion gazeuse de rayon sphérique équivalent 0.7mm, selon le modèle de Scouling <i>et al.</i> (2015). L'aire en bleu donne un exemple de la variation de la réponse de la résonance de l'inclusion gazeuse lorsque l'on fait varier les paramètres du modèle. Figure adaptée de Proud <i>et al.</i> (2019).....	38
Figure 2.13. Photo d'un Sternoptyx (poisson hachette, genre appartenant à la famille des Sternoptychidae) capturé lors de WARMALIS 1 (a) et photo rayon X correspondante (b).	39
Figure 2.14. Deux pneumatophores de siphonophore indiqués par des flèches noires (a et b), observés pendant WARMALIS 3 (2023).	40
Figure 2.15. Exemple d'organismes Fluid-like, a) <i>Phronima sedentaria</i> (ordre des Amphipodes), b) <i>Acanthephyra sp.</i> (ordre des Décapodes) et c) Decapodiformes (classe des Céphalopodes). Photos Elodie Vourey, SPC/FAME.	41
Figure 2.16. Exemple de forme complexe (en noir) définie à partir d'un décapode pour modéliser sa réponse acoustique à partir d'un modèle DWBA, adapté de Lavery <i>et al.</i> (2002). Les points noirs indiquent le découpage du contour de l'organisme, au plus proche de sa forme réelle.	42
Figure 3.1. Map of the south-western Pacific Ocean, showing (a) cruise tracks with the R/V Alis.	51
Figure 3.2. Exemples of extraction of Sv, obs during trawling at 38 kHz. Echogram from EK60 at 38 kHz acquired while trawling in the epipelagic layer	53
Figure 3.3. Forward modelling results for each category compared to the observed Sv, obs for four trawls: #115 (NEC5, dtrawl=169m), #268 (WARM, dtrawl=545m), #73 (NEC3, dtrawl=72m) and #32 (NEC2, dtrawl=509m).	59
Figure 3.4. Description of $\Delta S_v, f$ in relation with time-period.....	61
Figure 3.5. Predicted marginal effects of $\Delta S_v, f$ for the 4 GLM models as a function of predictors.	62
Figure 3.6. Description of $\Delta S_v, f$ distributions per depth layers and time-period: $\Delta S_v, f$ in the epipelagic layer (left, dtrawl \leq 200m) and in the mesopelagic layer (right, dtrawl > 200m) at 38 kHz (ΔS_v38) and 70 kHz (ΔS_v70) for day (yellow) and night (blue) trawls.	63
Figure 4.1. Exemples de réponses fréquentielles de cibles individuelles (TS) extraites sur la bande de fréquence 35-45kHz (gauche) et 90-150kHz (droite).	71
Figure 4.2. WBAT gréé sur le câble électroporteur juste avant le déploiement de l'acquisition.	73
Figure 4.3. Stations des profils WBAT effectués pendant W1 (bleu) et W2 (rose).	74
Figure 4.4. Echogramme MVBS (dB re 1 m ⁻¹) obtenu avec le WBAT entre la surface et 540m lors de la Station 1 de WARMALIS 1.	75
Figure 4.5. Emission alternée du WBAT en remontée vers la surface.	75
Figure 4.6. Exemples d'échogrammes des sondeurs de coque EK60 à 38 kHz, écho-intégrés sur des cellules de 3 secondes par 3m de profondeur, correspondant à la durée totale d'acquisition des profils WBAT (env. 45mn).	76
Figure 4.7. WARMALIS 1 : Comparaison du MVBS (dB re 1 m ⁻¹) entre l'acquisition du WBAT et de l'EK60 à 38 kHz (haut) et 120kHz (bas) pour chaque station de mesure.	78
Figure 4.8. WARMALIS 2 : Comparaison du MVBS (dB re 1 m ⁻¹) entre l'acquisition du WBAT et de l'EK60 à 38 kHz (haut) et 120kHz (bas) pour chaque station de mesure.	78

Figure 4.9. Pourcentage du volume du faisceau en fonction de l'angle total du faisceau égal à 2φ par rapport au volume maximal correspondant au volume du faisceau quand 2φ est égal à l'angle nominal (18° à 38kHz et 7° à 120kHz).	80
Figure 4.10. Illustration de la manière dont la variation des limites de portée pour la détection de la cible (r_{\min} et r_{\max}) a eu un impact sur le calcul de $V(z)$ dans une couche de profondeur en fonction du déplacement du sondeur d'un ping à l'autre.	81
Figure 4.11. Exemple de zones d'échogramme (MVBS en dB re 1 m^{-1}) acquises avec le WBAT et le transducteur 38kHz présentant des densités différentes.....	82
Figure 4.12. Profils de densité ρ avec le transducteur 38kHz calculées en fonction de la profondeur (en m) pour chaque station de W1 (bleu) et W2 (violet).	83
Figure 4.13. Profils de densité ρ avec le transducteur 120kHz calculées en fonction de la profondeur (en m) pour chaque station de W1 (bleu) et W2 (violet).	83
Figure 4.14. Nombre de cibles détectées dans un profil WBAT en fonction de la profondeur (m) et de l'intensité acoustique à la fréquence nominale (TS(38) en dB re 1 m^2).	85
Figure 4.15. Densité moyenne des organismes dans la couche chalutée par le chalut horizontal de fond (profondeur comprise entre 450 et 550m).	86
Figure 4.16. Comparaison des densités ρ_{WBAT} et ρ_{trawl} en individus par 1000m^3 pour le transducteur 38kHz à gauche et 120kHz à droite. Les densités issues des stations de W1 sont en bleu et W2 en violet.	87
Figure 4.17. Comparaison de la densité ρ_{WBAT} pour le transducteur 38kHz et 120kHz sur les profils de W1 (en bleu) et W2 (en violet).	87
Figure 4.18. Profil vertical de la plateforme acoustique large bande Deep-See déployée dans l'Atlantique Nord en 2018, entre la surface et 900m de profondeur.	89
Figure 5.1. NASC (en $\text{m}^2 \cdot \text{nm}^{-2}$) intégré sur la verticale entre 8 et 800m de profondeur sur le trajet des campagnes W1, W2 et W3 en fonction des coordonnées géographiques.	94
Figure 5.2. Données acoustiques à 38kHz (MVBS en dB re 1 m^{-1}) (en couleurs) pour les campagnes W1, W2 et W3 avec en noir : a) isothermes en $^\circ\text{C}$ et b) isohalines en PSU. Sur chaque graphique, les campagnes W1, W2 et W3 sont classées de haut en bas, avec la latitude (en $^\circ$) en abscisses pour W1 et W2 et la longitude (en $^\circ$) pour W3. Les coordonnées des profils CTD sont indiquées par des triangles rouges.	96
Figure 5.3. Données acoustiques à 38kHz (MVBS en dB re 1 m^{-1}) (en couleurs) pour les campagnes W1, W2 et W3 avec en noir : a) oxyclines en $\mu\text{mol}/\text{kg}^{-1}$ (oxygène dissous) et b) fluorescence (en $\text{mgChl} \cdot \text{m}^{-3}$).	97
Figure 5.4. Données acoustiques à 38kHz (MVBS en dB re 1 m^{-1}) (en couleurs) pour les campagnes W1, W2 et W3 avec en noir la vitesse du courant zonal u (en m/s) mesuré par l'ADCP superposées aux données acoustiques.	98
Figure 5.5. Données acoustiques nettoyées à 38kHz combinant W1, W2 et W3.	99
Figure 5.6. Analyse en composantes principales sur les données à 38kHz.	100
Figure 5.7. Résultats de la classification hiérarchique.	101
Figure 5.8. Distribution spatiale des 5 clusters de la classification hiérarchique.	101
Figure 5.9. Profils acoustiques (MVBS en dB re 1 m^{-1}) nocturnes et diurnes associés à chaque cluster.	102
Figure 5.10. Carte des profils CTD pour W1, W2 et W3.	103
Figure 5.11. (Haut) Localisation des cellules acoustiques de 2° auxquelles sont associées un profil de CTD le plus proche.	104
Figure 5.12. Dendrogramme de la classification hiérarchique des profils environnementaux.	105
Figure 5.13. Résultats de la classification des profils environnementaux à partir des CTD (haut).	106
Figure 5.14. Affectation des ESU dans les clusters acoustiques définis sur les cellules de 2°	107

Figure 5.15. Valeur du MVBS ($\text{dB re } 1 \text{ m}^{-1}$) sur les ESU acoustiques contenus dans chaque cluster. .	107
Figure 5.16. Valeur du MVBS ($\text{dB re } 1 \text{ m}^{-1}$) contenu dans chaque cluster en fonction de la profondeur.	109
Figure 5.17. Exemple de calcul de la fonction de probabilité de présence $P(z)$ sur une partie d'un échogramme de nuit.	110
Figure 5.18. Distribution statistique des caractéristiques des SSL dans les clusters acoustiques de nuit (colonne gauche) et de jour (colonne de droite).	111
Figure 5.19. Régression linéaire entre la profondeur de la limite inférieure de la couche diffusante nocturne (Bas de SSL en m) et la profondeur de l'oxycline 180 (oxyISO180 en $\mu\text{mol}/\text{kg}^{-1}$), la valeur moyenne absolue du courant zonal dans la couche mésopélagique (u_{meso} en $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$) et la profondeur de la thermocline 20°C (tempISO20).....	114
Figure 5.20. Régression linéaire entre la profondeur de la limite supérieure de la couche diffusante diurne (Haut de SSL en m) et la profondeur de la thermocline 20°C (tempISO20) et la valeur moyenne de la concentration de l'oxygène dissous dans la couche épipélagique (oxymean_epi en $\mu\text{mol}/\text{kg}^{-1}$).	115
Figure 5.21. Bas de la couche diffusante nocturne (Bas de SSL) en bleu et haut de la couche diffusante diurne (Haut de SSL) en rouge indiqué sur les profils de température (en °C) obtenus par CTD à chaque station de mesure interpolés sur les transects de W1, W2 et W3. Les isothermes 10 et 20°C sont indiqués en noir.....	115
Figure 5.22. Bas de la couche diffusante nocturne (Bas de SSL) en bleu et haut de la couche diffusante diurne (Haut de SSL) en rouge indiqué sur les profils de concentration en oxygène dissout (en $\mu\text{mol}\cdot\text{kg}^{-1}$) obtenus par CTD à chaque station de mesure interpolés sur les transects de W1, W2 et W3. Les oxyclines 60, 100, 150 et 180 $\mu\text{mol}\cdot\text{kg}^{-1}$ sont indiquées en noir.	116
Figure 5.23. Effets partiels des différentes variables explicatives sur la profondeur maximale de la SSL nocturne (Bas de SSL).	117
Figure 5.24. Effets partiels des différentes variables explicatives sur la profondeur minimale de la SSL diurne (Haut de SSL).	117
Figure 5.25. Profils WBAT obtenus lors des campagnes W1 et W2 replacés sur la carte des clusters définis par classification hiérarchique.....	119
Figure 5.26. Densité moyenne en individus par 1000m^3 (N. ind/ 1000m^3) en fonction de la profondeur (m) dans chaque cluster acoustique a) à 38kHz et b) 120 kHz.....	119
Figure 5.27. Diagramme de densité de la distribution des valeurs de TS extraites à la fréquence nominale dans chaque cluster.....	121
Figure 5.28. Comparaison de la classification des données WARMALIS avec les échobiomes de Ariza <i>et al.</i> (2022a) calculés dans la période 2000–2020.	123
Figure 6.1. Anomalie moyenne de température et température moyenne de surface obtenues pendant a, b) W1, c, d) W2 et e, f) W3. Le trajet des campagnes W1 et W2 est indiqué en blanc et W3 en noir. Les cercles indiquent les stations de mesure.....	128
Figure 6.2. Salinité de surface pendant W1, W2 et W3 mesurée par le thermo-salinographe.	129
Figure 6.3. (a) NASC normalisé et intégré sur la verticale entre 8 et 800m de profondeur sur le trajet des campagnes W1, W2 et W3 en fonction des coordonnées géographiques. (b) Prédiction de la biomasse normalisées entre la surface et 800m de profondeur par le modèle SEAPODYM-MTL, extraites sur le trajet de W1, W2 et W3. La distribution de la biomasse est moyennée sur la durée de chaque campagnes W1, W2 et W3.	131
Figure B.1. Graphiques quantile-quantile (Q-Q) et GAM tests d'analyse des résidus du GAM étudiant l'impact des variables environnementales sur Bas de SSL de nuit.....	143
Figure B.2 Graphiques quantile-quantile (Q-Q) et GAM tests d'analyse des résidus du GAM étudiant l'impact des variables environnementales sur Haut de SSL de jour.	143

Table des tableaux

Tableau 1.1. Description des campagnes WARMALIS.....	17
Tableau 2.1. Résumé des principaux modèles de rétrodiffusion acoustique. ka est le produit du nombre d'onde k (fonction de la fréquence) et a , le rayon équivalent sphérique de l'organisme.....	43
Tableau 3.1. Details of the 8 cruises aboard R/V Alis.....	52
Tableau 3.2. Description of taxonomic groups used as acoustic categories of specimens sampled with the trawl.	54
Tableau 3.3. Swimbladder and pneumatophore hybrid scattering model parameters.	56
Tableau 3.4. Weak scatterers models parameters for each acoustic category.	57
Tableau 3.5. GLM's results for the 4 final models (rows) selected based on the lowest AICc (see Annexe Tableau A.3 for full model selection outputs).....	62
Tableau 4.1. Paramètres d'acquisition du WBAT.	72
Tableau 4.2. Paramètres de détection des cibles individuelles.	79
Tableau 5.1. Paramètres d'acquisition des données acoustiques à 38kHz.....	93
Tableau 5.2. Description des caractéristiques des couches diffusantes (SSL) extraites sur chaque cellule de 2° à partir de P(z).....	110
Tableau 5.3. Résultats des test de Wilcoxon réalisé entre chaque paire de clusters pour les quatre variables décrivant les SSL.....	111
Tableau A.1. Transducers and acquisition parameters of hull-mounted acoustics data with a EK60 on R/V Alis.	133
Tableau A.2. Swimbladder gas contents used in analysis and their associated references to categorize fish in <i>fish with swimbladders</i> or <i>fish without swimbladder</i>	134
Tableau A.3. Statistical distributions of input parameters of scattering models used in the uncertainty analysis.	140
Tableau A.4. Performance comparison (AICc, Akaike Information Criteria corrected) of the principal GLM model tested for predicting $\Delta Sv, 38$ day, $\Delta Sv, 38$ night, $\Delta Sv, 70$ day and $\Delta Sv, 70$ night. In each cases, the GLM tested are indicated in lines. The predictors included in the different models tested are indicated with '+' and a blank space is left for parameters not included. Among the included parameters, '*' indicates those associated to a p-value<0.05 and when nothing is indicated: p-value>0.05. The AICc difference between the model with the lowest AICc and all the other models tested for each combination of frequency and time-period is shown in the $dAICc$ column. In each $\Delta Sv, f$ day/night scenario, the model with the lowest AICc among all tested is highlighted in bold.....	141

Table des abréviations

Générales

DSL : Deep Scattering Layer
DVM : Diel Vertical Migration, migration nyctémérale
ENSO : El Niño - Southern oscillation
NC : Nouvelle-Calédonie
SSL : Sound Scattering Layer
ZEE : Zone Economique Exclusive

Acoustique

c : Célérité du son, mesurée en m.s^{-1}
ESU : "Elementary Sampling Unit", unité d'échantillonnage acoustique élémentaire (distance, temps, nombre de ping...) sur laquelle sont intégrés les échos
 f : Fréquence, mesurée en Hertz (Hz) ou en (s^{-1})
 I : Intensité acoustique, mesurée en W.m^{-2}
 I_0 : Intensité de référence, correspondant à une pression de $P_0 = 1\mu\text{Pa}$
 k : Nombre d'onde, $k = 2\pi * f/c$, exprimé en m^{-1}
MVBS : "Mean Volume backscattering strength", $10 \log_{10}(s_v)$, lorsque s_v est moyenné sur un volume fini en dB re 1 m^{-1}
NASC : "Nautical Area Scattering Coefficient" en $\text{m}^2.\text{nmi}^{-2}$, voir s_A
P : Instantanée de pression, mesurée en Pascal (Pa)
 r_{dB} : Ratio de deux intensités, exprimé en dB
 s_a : Indice de réflexion surfacique (intégrale de l'indice de réverbération volumique suivant la profondeur), mesuré en $\text{m}^2.\text{m}^{-2}$
 s_A : Expression du s_a pour un ESU d'un mille nautique carré (ou NASC) en $\text{m}^2.\text{nmi}^{-2}$
 s_v : Indice de réflexion volumique ("volume backscattering coefficient"), $10 \log_{10}(s_v)$ en m^{-1}
 S_v : "Volume backscattering strength", mesure logarithme du s_v , en dB re 1 m^{-1}
SNR : "Signal-to-noise ratio", ratio signal-sur-bruit
T : Période de l'onde, mesurée en secondes (s)
TS : "Target Strength", mesure logarithmique du σ_{bs} , en dB re 1 m^{-2}
 V_0 : Volume d'échantillonnage, mesuré en m^3
 z : Profondeur, mesurée en mètre
Z : Impédance acoustique du milieu
 λ : Longueur d'onde, mesurée en mètres (m)
 τ : Durée d'impulsion du sondeur
 φ : Angle d'ouverture du transducteur (angle solide)
 ρ : Masse volumique, mesurée en kg.m^{-3} (appelée densité par abus de langage)
 σ_{bs} : Surface réfléchissante équivalente ("backscattering cross section"), mesurée en m^2

Chapitre 1

Introduction générale



@Laure Barbin

1.1. Ecosystème pélagique

1.1.1 Qu'est ce qu'un écosystème ?

La notion d'écosystème a été définie par [Tansley \(1935\)](#) pour décrire l'ensemble du système complexe constitué de la communauté biotique (ensemble des organismes vivants) et des facteurs abiotiques (habitat) interagissant dans un environnement défini. Cette définition englobe également le transfert de matière entre les organismes vivants et leur milieu de vie ou leur environnement créant un équilibre dynamique. [Odum and Barrett, \(1971\)](#) considèrent l'écosystème comme l'unité de base fondamentale en écologie puisqu'il inclut à la fois les organismes vivants et l'environnement abiotique. Ils apportent une définition fonctionnelle de l'écosystème qui permet d'insister sur les processus plutôt qu'uniquement sur les espèces. L'Organisation des Nations Unies (ONU) définit ensuite un écosystème comme « un complexe dynamique composé de plantes, d'animaux, de micro-organismes et de la nature environnante agissant en interaction en tant qu'unité fonctionnelle » ([Millennium Ecosystem Assessment, 2005](#)). Ces définitions incluent les interactions entre les différentes composantes de l'écosystèmes sous forme d'échanges trophiques et de processus physiques et environnementaux ([Willis, 1997; Richter and Billings, 2015](#)). Les écosystèmes sont donc un emboîtement complexe des compartiments biotiques et abiotiques en interaction les uns avec les autres. Pour étudier un écosystème, il est nécessaire de l'isoler et d'en définir les limites. Elles sont difficiles à établir car tous les écosystèmes et parties les constituants interagissent entre eux et s'imbriquent dans des écosystèmes plus grands. On délimite en général arbitrairement un écosystème par sa position géographique, par exemple, pour séparer les écosystèmes terrestres et marins. Ensuite ces écosystèmes sont redécoupés en unités plus petites (e.g. écosystèmes pélagique, récifal, côtier, lagonaire...). Les humains font partie intégrante des écosystèmes et bénéficient de leurs services écosystémiques. Selon le [Millennium Ecosystem Assessment \(2005\)](#), les services écosystémiques peuvent être définis comme des « biens et services que les hommes peuvent tirer des écosystèmes, directement ou indirectement, pour assurer leur bien-être ». Ces services incluent les services d'approvisionnement qui sont les produits obtenus à partir des écosystèmes (e. g. nourriture, eau potable, matériaux), les services de régulation qui permettent de modérer ou réguler les phénomènes naturels (e. g. régulation du climat, de l'érosion) et les services culturels qui sont des bénéfices non-matériels ([Westman, 1977](#)). La notion de services écosystémiques n'est pas parfaite car elle adopte un point de vue anthropocentré et pose une valeur marchande sur le vivant. Cette approche a néanmoins l'avantage de pouvoir quantifier plus facilement les apports des écosystèmes et de participer à leur étude et leur protection en insistant sur leur importance pour les humains. Étant donné l'interdépendance de tous les services et fonctions au sein de l'écosystème, il est essentiel de reconnaître la multifonctionnalité de celui-ci afin de préserver au mieux la biodiversité.

L'approche écosystémique pour étudier une zone ou une espèce implique donc de prendre en compte non seulement l'espèce qui nous intéresse mais également son habitat, ses interactions avec son environnement, ainsi que sa place dans le réseau trophique (relation à sa nourriture et ses prédateurs). Dans cette thèse, nous explorons l'écosystème pélagique hauturier, en mettant en avant le micronecton comme notre point d'intérêt central.

1.1.2 Zone pélagique (πέλαγος)

Les océans et mers occupent 360 663 millions de km² de la surface terrestre, soit l'équivalent de 70,55 % de la superficie de la planète ([Costello et al., 2010](#)). La profondeur moyenne des océans est de 3729 m, et leur volume total est de 1,335819.10⁹ km³. L'océan est divisé en plusieurs zones en fonction de leur éloignement à la côte et de la profondeur du fond marin. La zone pélagique désigne

la colonne d'eau, se situant au-delà de la zone néritique (**Figure 1.1**) mais excluant le domaine benthique (écosystème proche du fond). Elle peut être découpée en couches de profondeurs. La zone épipelagique située entre 0-200m correspond à la couche de surface des océans qui regroupe les zones dans lesquelles la lumière du soleil pénètre. Elle se superpose quasiment à la zone euphotique qui désigne traditionnellement la profondeur où 99% de la lumière incidente du soleil a été absorbée (ce seuil pouvant varier selon les études). Sa limite inférieure, à 99% d'absorption, se situe entre 100 et 250 mètres. Entre 200 et 1 000 m on identifie la zone mésopélagique (également appelée zone crépusculaire ou twilight zone, [Hoagland et al., 2019](#)). C'est une zone de transition où, bien que la lumière puisse être suffisante pour la vision avec des yeux hautement sensibles spécialement adaptés, la vie est globalement impossible pour les organismes habitant en surface ([Thurber et al., 2014](#); [Bopp, 2021](#)). En dessous de 1000m, on distingue les zones bathypélagiques, abyssales, puis hadales où la lumière du soleil est totalement absente et la température souvent inférieure à 4°C ([Priede, 2017](#)). Les limites entre ces zones sont quelque peu arbitraires, leur terminologie variant en fonction de l'application de principes physiographiques ou écologiques mais ces notions constituent une simplification utile pour les descriptions verticales des écosystèmes marins.

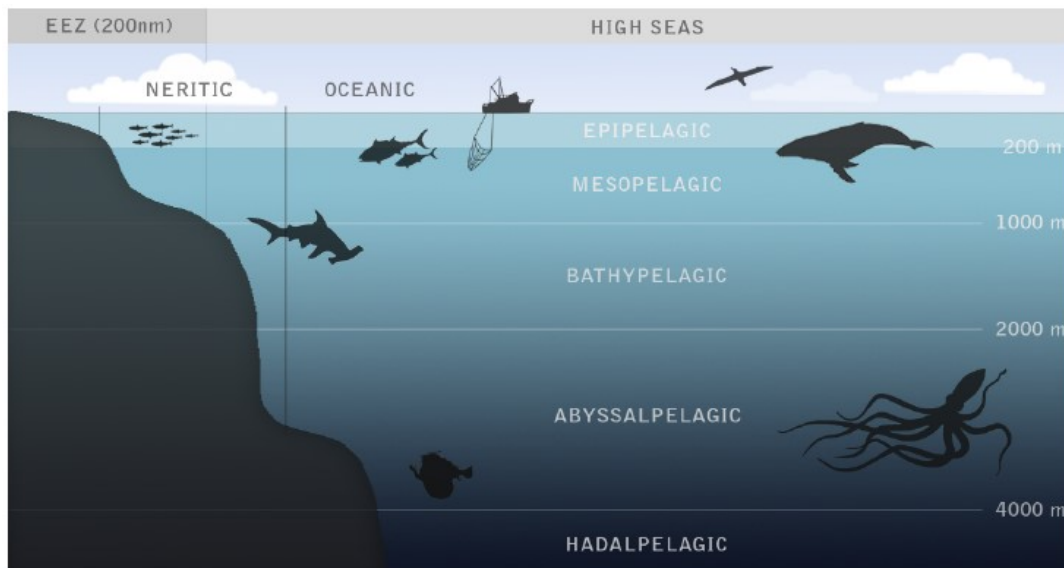


Figure 1.1. Découpage vertical des écosystèmes océaniques. Extrait de [Davies et al. \(2012\)](#)

Les profondeurs mésopélagiques et bathypélagiques de l'océan abritent une grande diversité d'espèces et jouent un rôle crucial dans le fonctionnement global des écosystèmes ([Ramirez-Llodra et al., 2010](#); [Canganella and Kato, 2014](#); [Thurber et al., 2014](#)). Malgré son importance (**Figure 1.1**), notre compréhension des écosystèmes profonds est limitée, de nouveaux habitats et espèces étant régulièrement découverts ([Ramirez-Llodra et al., 2010](#)). Les fonds marins demeurent encore largement inexplorés ([St. John et al., 2016](#)) et les observations disponibles sont souvent réduites à des zones limitées, proches des côtes, ou dans des ZEE spécifiques. Les écosystèmes de haute mer, en eaux internationales notamment, restent aussi mal connus, leur observation reposant en grande partie sur des données de pêche (limitées par l'intérêt commercial des espèces) et des campagnes scientifiques à la mer nécessitant des moyens matériels et humains coûteux et ne permettant que des observations ponctuelles, tant spatialement que temporellement.

1.1.3 Importance de l'écosystème pélagique

La zone pélagique est une partie fondamentale de l'écosystème océanique, jouant un rôle essentiel dans la séquestration du carbone ([Buesseler et al., 2022](#)), les réseaux alimentaires marins et

étant impliqués dans de nombreux processus planétaires (Thurber et al., 2014; Hoagland et al., 2019). Ces divers processus écosystémiques prennent majoritairement place dans les domaines épi- et mésopélagiques (Eduardo et al., 2023).

Un aspect essentiel de l'écosystème pélagique est sa grande biodiversité (Canganella and Kato, 2014). Il abrite un réseau trophique complexe où tous les compartiments sont interconnectés (Albouy et al., 2019). Les animaux morts et la neige marine, composée d'amas de plancton mort, de bactéries, de pelotes fécales et d'autres particules riches en carbone organique, tombent des couches épipélagiques à travers la zone mésopélagique vers les profondeurs obscures. Ils sont partiellement reminéralisés et retransformés en nutriments inorganiques en chemin, fournissant de la nourriture aux animaux de la zone mésopélagique. Inversement, les prédateurs supérieurs (baleines, thons, requins, oiseaux marins) plongent profondément dans la zone mésopélagique pour se nourrir (Josse et al., 1998; Saijo et al., 2017; Savoca et al., 2021; Braun et al., 2022), illustrant les échanges complexes au sein du réseau trophique.

On distingue plusieurs niveaux trophiques en partant des producteurs primaires (phytoplancton), puis les producteurs secondaires qui sont les consommateurs primaires (zooplancton), les prédateurs intermédiaires (micronecton) et les prédateurs supérieurs (e.g. thons, oiseaux marins, mammifères marins, requins). Il est également courant de classer les niveaux trophiques par distribution de taille, avec les organismes les plus petits en bas de la chaîne puis les niveaux s'élevant en suivant l'augmentation de la taille. Les niveaux trophiques les plus élevés sont, dans ce cas, composés des plus grands organismes dont l'abondance est bien inférieure à celle des échelons les plus petits (Jennings et al., 2001). On comprend bien que ces notions ont des limites difficiles à définir et que la classification, en taille notamment, n'est pas nécessairement reliée dans tous les cas au comportement écologique d'une espèce qui peut occuper un spectre de taille important. La **Figure 1.2** représente une partie des groupes d'organismes présents dans l'écosystème pélagique, à l'exception du phytoplancton. Certaines espèces revêtent une importance cruciale dans les pêcheries, soulignant ainsi la nécessité vitale de surveiller et de gérer attentivement leurs stocks. Norse et al., (2012) ont recensé 27 espèces pêchées en haute mer dans la zone mésopélagique. Cette surveillance des espèces pêchées ne peut être envisagée qu'en prenant en compte tous les aspects de l'écosystème. De plus, l'écosystème hauturier est lié aux écosystèmes côtiers et récifaux car on y retrouve des organismes pélagiques au stade larvaire et juvénile qui retournent habiter sur les récifs ou en région côtière à l'âge adulte (Allain et al., 2012). L'effondrement d'une des composantes du réseau trophique ayant un impact sur le reste du système, il est nécessaire de comprendre et préserver l'écosystème pélagique hauturier.

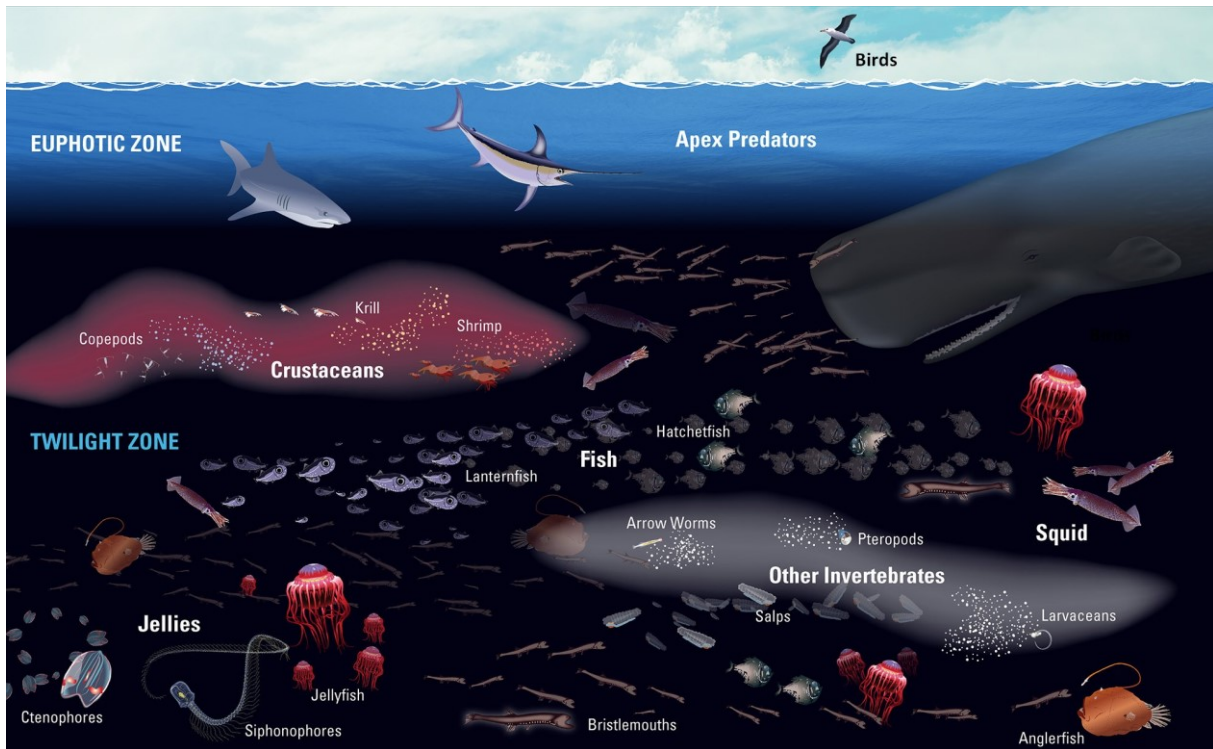


Figure 1.2. Schéma des divers espèces et compartiments trophiques interagissant entre les zones euphotique et mésopélagique (ici indiquée par la twilight zone). Les organismes ne sont pas à échelle réelle. Adapté de Hoagland *et al.* (2019), illustration par Eric S. Taylor, WHOI Creative.

Une autre fonction essentielle de l'écosystème pélagique est son implication dans le cycle du carbone et en particulier dans la pompe biologique (l'absorption du carbone atmosphérique par l'écosystème). Ce processus d'absorption est essentiel dans la régulation du climat et la séquestration du carbone atmosphérique en profondeur (Boyd and Trull, 2007; Siegel *et al.*, 2023). Une partie du carbone inorganique entrant à la surface de l'océan est transformée en carbone organique lors de la production primaire produite par le phytoplancton dans la surface bien éclairée de la couche épipélagique. Ce carbone organique peut transiter vers les échelons trophiques supérieurs par la prédation et tomber vers les profondeurs à la mort de ces espèces. Ces débris sont consommés par des animaux et des microbes hétérotrophes qui les reminéralisent sous forme inorganique en consommant de l'oxygène. Ce transport gravitaire descendant de la matière organique séquestre le dioxyde de carbone, le soustrayant des échanges avec l'atmosphère sur des échelles de temps de quelques mois à des millénaires (Boyd *et al.*, 2019; Nowicki *et al.*, 2022). Outre cette pompe gravitationnelle, il existe deux autres voies d'export, ou pompes, qui relient l'océan supérieur aux profondeurs : la pompe migrante et la pompe de mélange (Siegel *et al.*, 2023). La pompe de mélange fait référence au flux net de carbone organique en suspension amené vers les profondeurs via des processus de mélange et d'advection à des échelles spatiales et temporelles variables (Boyd *et al.*, 2019). Enfin, la pompe migrante prend en compte le transport du carbone organique en profondeur grâce à la migration verticale active des animaux dans les couches méso- et épipélagiques (Hansen and Visser, 2016). Cette pompe migrante a été principalement étudiée pour le compartiment du zooplancton, mais le rôle des échelons trophiques supérieurs (micronecton, notamment poissons mésopélagiques) est devenu un enjeu majeur des études sur la pompe biologique (Cavan *et al.*, 2019; Aksnes *et al.*, 2023). Les trois voies d'exportation sont entraînées par des processus très différents qui interagissent entre eux. Le fonctionnement synthétique de la pompe biologique et des différents mécanismes impliqués est schématisé en Figure 1.3. L'implication de l'écosystème pélagique est donc essentielle dans la séquestration du carbone et la régulation du climat.

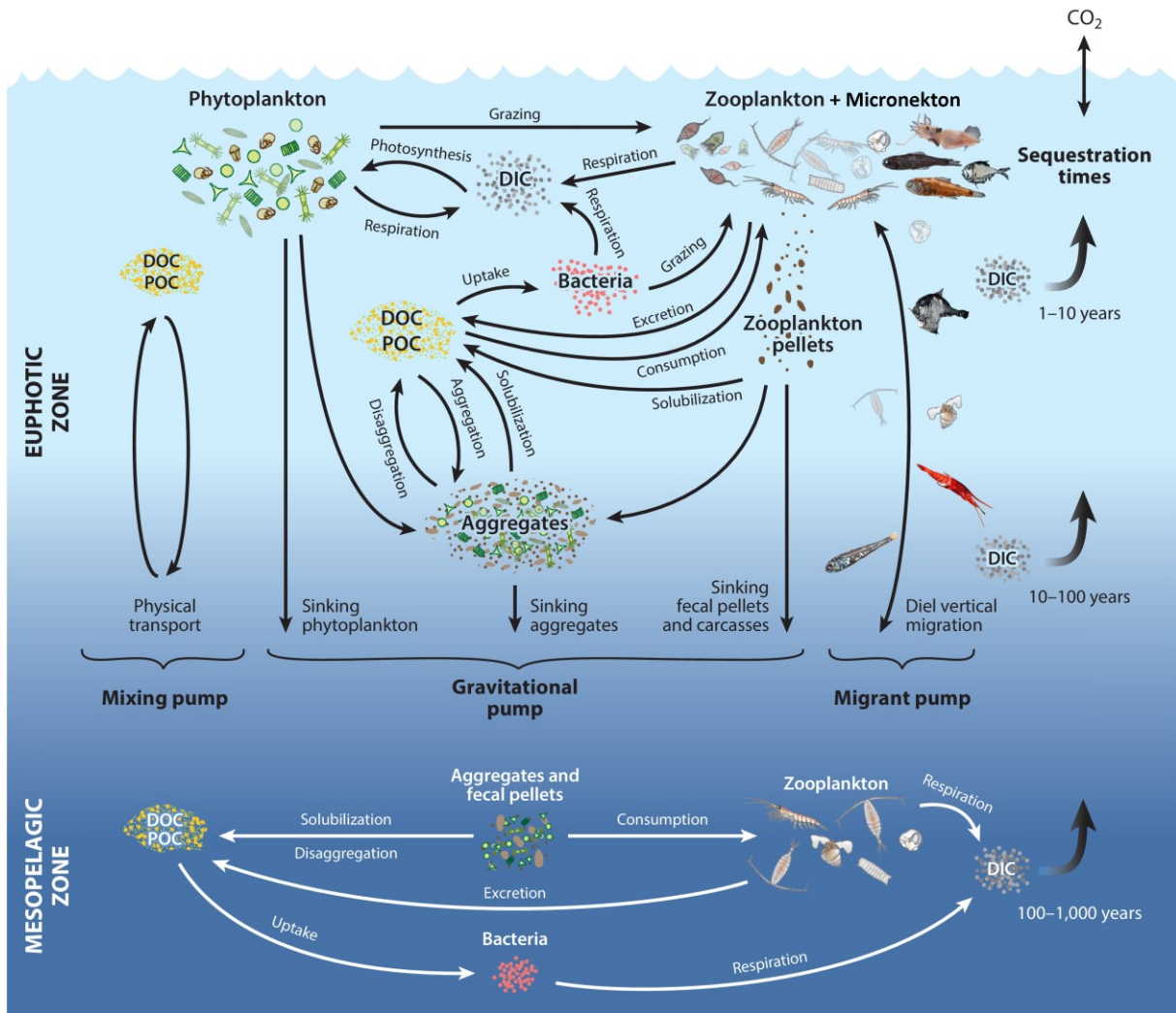


Figure 1.3. Schéma du réseau trophique illustrant les trois voies d'export de la pompe biologique, les processus qui les régulent et les échelles de temps associées à la séquestration du carbone jusqu'au micronecton. Dans la zone euphotique se situent les nombreux processus écologiques et biogéochimiques qui régissent son interaction avec les pompes gravitationnelle, migrante et de mélange, responsables du transport du carbone organique vers les profondeurs. Dans la zone mésopélagique, le carbone organique (DOC : carbone organique dissous ; POC, carbone organique particulaire) subit une reminéralisation en carbone inorganique dissous (DIC) à travers les processus du réseau trophique dans la zone mésopélagique. Les profondeurs atteintes par ce carbone organique déterminent l'échelle temporelle de sa séquestration. Figure adaptée de Siegel *et al.* (2023).

1.2. Le Pacifique tropical : une vaste zone d'étude

1.2.1 Processus physiques

L'océan Pacifique est l'océan le plus vaste, avec une superficie de 165 millions de km², recouvrant environ un tiers de la surface terrestre. Dans cette étude, nous étudions le Pacifique et plus particulièrement le Pacifique tropical, compris entre les latitudes 25°S et 25°N. Nous allons décrire le contexte physique, hydrographique et biologique du Pacifique tropical, pour comprendre les différents aspects des écosystèmes étudiés.

Le Pacifique tropical est composé de plusieurs zones hydrographiques distinctes. La **Figure 1.4** décrit les courants principaux du Pacifique. La circulation de surface dans l'océan Pacifique tropical est principalement générée par les vents d'est, communément appelés Alizés (Gasparin *et al.*, 2011). Dans la zone équatoriale (~5 degrés de latitude de part et d'autre de l'équateur) se situe la transition entre

la zone d'upwelling « équatoriale » du Pacifique tropical est-central et la Warm Pool du Pacifique ouest dans les couches de surface. L'upwelling équatorial est engendré par la combinaison des Alizés et de la force de Coriolis qui fait diverger au nord et sud et, en surface à l'équateur, le courant équatorial sud (CES) forcé par le vent. Ce courant se dirige vers l'ouest et comporte deux maxima très proches de l'équateur de part et d'autre. Il se prolonge vers le Sud et est borné au nord par le contre-courant équatorial nord (CCEN) qui se dirige vers l'est jusqu'à environ 10°N, latitude au-delà de laquelle on rencontre le courant équatorial nord (CEN) qui se dirige vers l'ouest (voir la coupe verticale des courants à l'équateur en **Figure 1.5**).

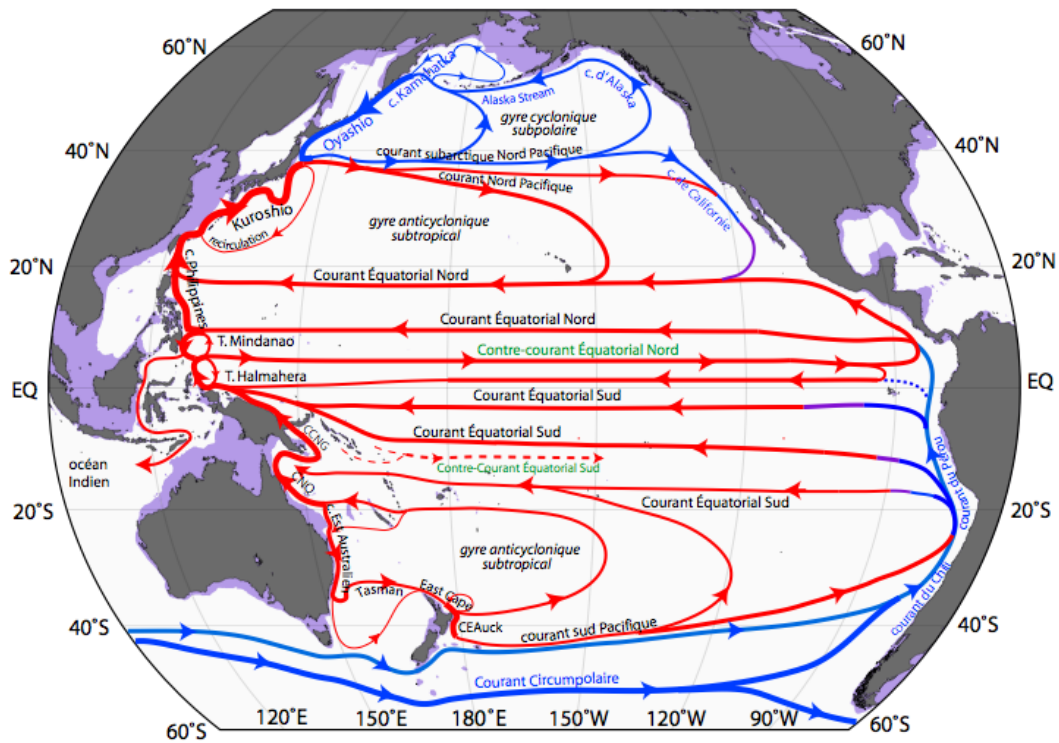


Figure 1.4. Schéma de la circulation de surface de l'océan Pacifique (de mai à décembre). Courants froids en bleu, courants chauds en rouge, profondeur inférieure à 250 m en violet. Figure extraite de Fieux and Andrié, (2019).

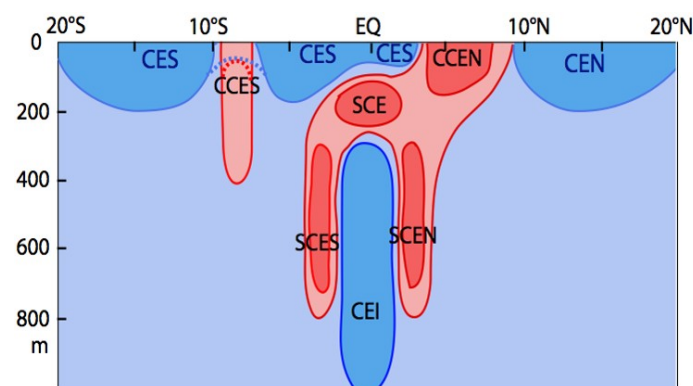


Figure 1.5. Schéma du système des courants équatoriaux types entre 20°N et 20°S en fonction de la profondeur. Courants vers l'est en rouge, et vers l'ouest en bleu (le Contre-Courant Équatorial Sud, CCES, n'atteint pas toujours la surface). Les abréviations sont : Courant Equatorial Sud (CES), Sous-Courant Equatorial (SCE), Contre-Courant Equatorial Nord (CCEN), Courant Equatorial Intermédiaire (CEI), Sous-Courant Equatorial Nord (SCEN) et Sous-Courant Equatorial Sud (SCES). Figure Extraite de Fieux and Andrié, (2019).

L'upwelling fait remonter des eaux froides et salées, riches en éléments nutritifs qui augmentent la production primaire dans la couche éclairée de la colonne d'eau (la couche euphotique

d'une profondeur d'environ 100m dans l'est). Poussées par les Alizés, les eaux de surface se réchauffent vers l'ouest le long de l'équateur (voir température de surface moyenne sur la [Figure 1.6b](#)) en parallèle d'un affaiblissement des Alizés et du courant équatorial sud (CES) jusqu'au bord de la Warm Pool qui se situe en moyenne vers la ligne de changement de date à 180° de longitude. Dans la Warm Pool les eaux sont chaudes ($> 28^{\circ}\text{C}$ en moyenne) et ces eaux créent une vaste zone de convection atmosphérique due à une intense évaporation engendrant de grandes quantités de précipitations qui dessalent les eaux de surface (voir salinité de surface moyenne sur la [Figure 1.6a](#)). C'est une zone de basses pressions et les vents y sont faibles et variables. A l'inverse, à l'est du Pacifique, des masses d'air sec et froid redescendent vers la surface créant une zone de hautes pressions. Cette circulation atmosphérique est définie par les cellules de Walker ([Figure 1.7](#)). Au bord de la Warm Pool, le CES plonge en subsurface. Sur la verticale, la thermocline est proche de la surface dans la zone d'upwelling et assez diffuse comme attendu en réponse au mélange vertical important, lié à la pénétration verticale de l'énergie des Alizés. Par contraste, dans l'ouest, avec des vents faibles et des mélanges verticaux peu importants, la thermocline est très marquée et se situe en moyenne à 200 m avec des eaux chaudes ($\geq 28^{\circ}$) et homogènes jusqu'à la surface ([Figure 1.7](#)). Ainsi, avec peu de mélange vertical, la Warm Pool est aussi une zone avec peu de nutriments en surface (oligotrophe). La Warm Pool ainsi que les zones de gyre subtropical nord et sud Pacifique (qui sont des zones de downwelling en moyenne avec une thermocline très marquée et profonde et donc peu de nutriments en surface) présentent une production primaire bien moins importante que dans l'upwelling équatorial ([Stoens et al., 1999; Bell et al., 2011](#)). La zone du Pacifique sud-ouest est une région globalement caractérisée par son faible apport nutritif, où la croissance du phytoplancton est principalement restreinte par la disponibilité en azote. Cependant, la présence de diverses espèces de phytoplancton diazotrophes (qui compensent le manque d'azote océanique en assimilant de l'azote atmosphérique dissous) contribue à enrichir ce milieu naturellement oligotrophe ([Bonnet et al., 2017](#)).

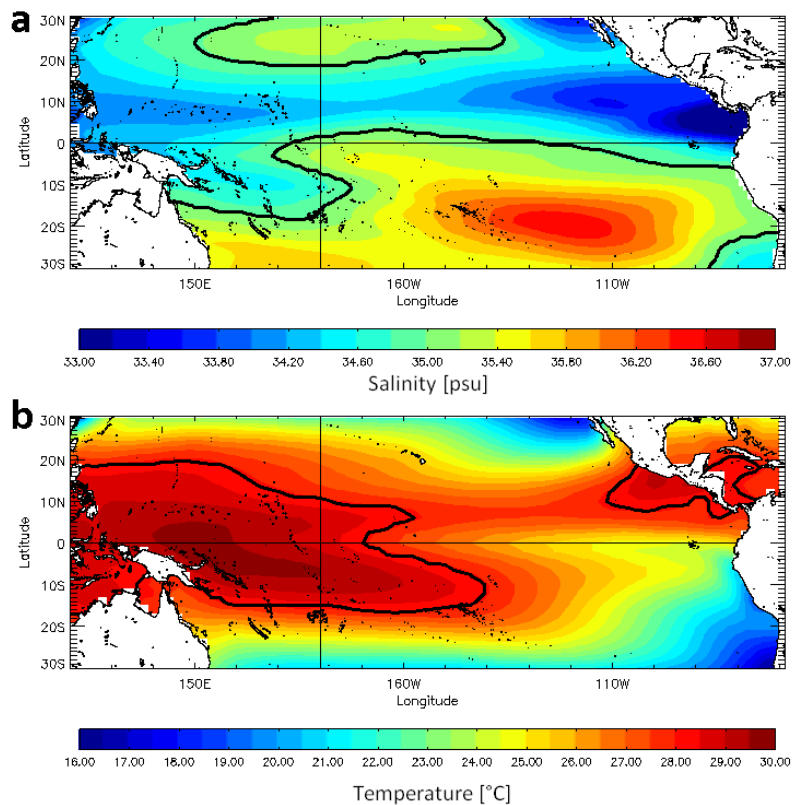


Figure 1.6. Salinité de surface moyenne (a ; d'après les données de [Delcroix et al., 2011](#)) et température de surface (en °C, b ; d'après le données de [Reynolds et al., 2007](#)) dans le Pacifique. L'isohaline 35 (a) et l'isotherme 28°C (b) sont tracées en noir.

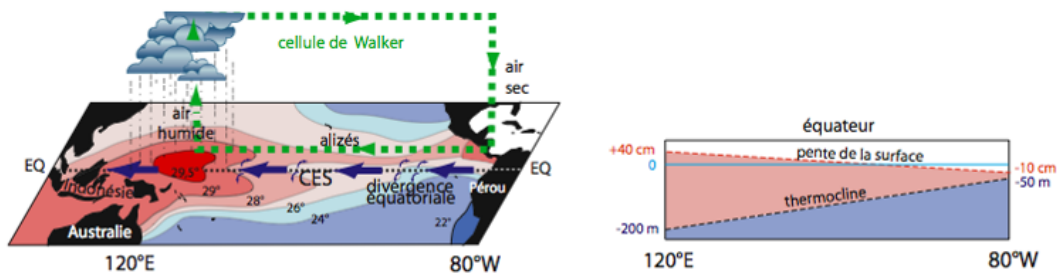


Figure 1.7. Schéma d'une situation moyenne dans l'océan Pacifique équatorial. Sur le schéma de gauche, les couleurs indiquent la température de surface (°C). L'abréviation CES indique le Courant Equatorial Sud. Le schéma de droite représente la pente de la surface (noter l'échelle arbitraire verticale schématique) et de la thermocline le long de l'équateur. Figure adaptée de Fieux and Andrié, (2019).

1.2.2 Oscillation ENSO dans le Pacifique

La position moyenne de la circulation atmosphérique de Walker oscille autour de sa position moyenne à diverses échelles temporelles. Une des échelles de variabilité majeure et qui a des répercussions planétaires est le phénomène ENSO (El Niño/Southern Oscillation). Cette oscillation, schématiquement représentée par 3 phases (El Niño, La Niña et phase neutre, Philander, 1990), est le fruit de rétroactions complexes entre l'océan et l'atmosphère. Cette oscillation modifie fortement la position des masses d'eaux et d'air du Pacifique tropical entre l'est et l'ouest. Pendant la phase **El Niño** se produit un réchauffement de la surface de l'océan Pacifique, où on enregistre des températures de surface de la mer (SST) supérieures à la moyenne dans l'océan Pacifique tropical ouest et central. A l'ouest, les précipitations tendent à diminuer tandis qu'elles augmentent dans l'océan Pacifique central alors que les zones de convection se déplacent vers l'est. Les Alizés qui soufflent d'est en ouest le long de l'équateur s'affaiblissent avec le déplacement de cette convection vers l'est et, dans certains cas, des vents inverses (d'ouest en est ou "vents d'ouest") apparaissent dans la Warm Pool. Sous l'effet de ces vents et de l'affaiblissement des Alizés, la limite est de la Warm Pool se déplace vers le Pacifique central et les eaux chaudes s'étendent progressivement vers l'est (Figure 1.8a). Avec le déplacement des eaux chaudes vers l'est, la profondeur de la thermocline diminue à l'ouest du Pacifique et augmente à l'est, l'upwelling le long des côtes de l'Amérique du Sud s'affaiblit et la température des eaux de surface augmente dans tout le Pacifique est et le long des côtes d'Amérique centrale et Sud. Au contraire, la phase **La Niña** est marquée par un refroidissement de la surface de l'océan Pacifique ouest et central avec des températures de surface de la mer (SST) inférieures à la moyenne. Les précipitations augmentent à l'ouest du Pacifique et diminuent dans l'océan Pacifique central. Les Alizés le long de l'équateur se renforcent. La Warm Pool se concentre plus à l'ouest. A l'est, l'upwelling se renforce le long des côtes d'Amérique du Sud (Figure 1.8b). La troisième phase est **neutre**, elle représente la situation moyenne présentée dans la partie précédente (voir 1.2.1). Dans la réalité toutes les phases n'ont pas la même intensité et un phénomène El Niño ou La Niña peut être plus ou moins accentué selon les années.

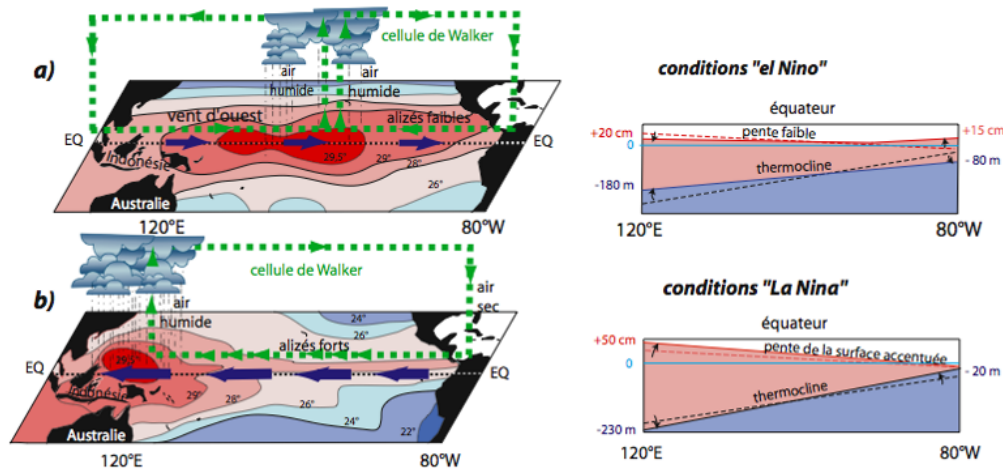


Figure 1.8. Situations (a) « El Niño » et (b) « La Niña » dans le Pacifique tropical. Le déplacement des cellules de Walker est visible entre les deux situations, en fonction de l'intensité des vents à l'équateur. Le schéma de droite représente l'oscillation verticale de la pente de la surface (exagérée) et de la thermocline le long de l'équateur par rapport à la situation moyenne (indiquée en pointillés, voir Figure 1.7 pour la situation moyenne). Figure adaptée de Fieux and Andrié, (2019).

1.2.3 Une ressource essentielle du Pacifique : la distribution des thons

Le contexte physique et climatique du Pacifique étant posé, il s'agit de décrire les espèces biologiques qui peuplent ces écosystèmes. Parmi tous les organismes pélagiques, les espèces de thons sont une des ressources halieutiques principales exploitées dans le Pacifique. Les espèces les plus pêchées sont la bonite (*Katsuwonus pelamis*), le thon jaune (*Thunnus albacares*), le thon obèse (*Thunnus obesus*) et le thon germon (*Thunnus alalunga*). La bonite est l'espèce la plus importante en termes de poids de capture car elle représente 70% des captures de thons dans le Pacifique. Plus de 90% des captures de bonites dans le Pacifique se fait à l'ouest du méridien 150°W, à l'intérieur de la Warm Pool (Lehodey et al., 2011, 2013). Comprendre sa distribution et estimer le niveau des stocks de ces espèces est primordial pour la plupart des états insulaires du Pacifique (Bertrand et al., 2002; Allain et al., 2012; Bell et al., 2021).

La bonite et le thon jaune résident dans les eaux chaudes tropicales et en particulier dans la Warm Pool. Les thons obèses et germons ont un habitat beaucoup plus large, ils se reproduisent dans les eaux tropicales et migrent dans les eaux tempérées le reste du temps (Lehodey et al., 2020). La variabilité interannuelle des captures de thon est fortement liée au phénomène ENSO. Dans le cas de la bonite, les déplacements est-ouest de la transition entre la Warm Pool et la zone d'upwelling (i.e. la limite est de la Warm Pool) sont significativement corrélés aux déplacements est-ouest des captures par unité d'effort (CPUE) qui se situent principalement dans la Warm Pool (Lehodey et al., 1997). La Figure 1.9 illustre les prises de bonites moyennes dans le Pacifique tropical pendant des périodes La Niña et El Niño, permettant de visualiser le déplacement des captures d'est en ouest. Ces déplacements de bonites d'est en ouest suivant les eaux de surface chaudes sont modélisées par le modèle de dynamique de population SEAPODYM (Senina et al., 2008).

Les changements de la profondeur de la thermocline dans la Warm Pool durant les événements ENSO influent non seulement sur l'abondance et la distribution des thons, mais affectent également la capturabilité de certaines espèces. Le gradient de température de la thermocline dans la Warm Pool est une barrière physique sous laquelle les bonites et les thons jaunes juvéniles ne peuvent plonger, au contraire des thons jaunes adultes (*Thunnus albacares*) et des thons obèses (*Thunnus obesus*). Ainsi, les changements de profondeur de la thermocline peuvent impacter la capturabilité de certaines espèces (Lehodey et al., 2020). De plus, il est probable que la remontée de la thermocline vers la surface pendant les épisodes El Niño augmente la quantité de nourriture disponible en surface, modifiant la profondeur à laquelle les thons jaunes adultes et obèses doivent plonger pour se nourrir.

Le phénomène inverse se produit pendant les épisodes La Niña, lorsque la thermocline s’approfondie, réduisant la concentration de la nourriture des thons dans des eaux moins profondes et étendant ainsi l’habitat vertical des thons jaunes et obèses. Des données de tagging ont mis en évidence cette extension verticale de l’habitat des thons jaunes et obèses associée à l’ENSO (Brill et al., 1999; Schaefer and Fuller, 2002). Les prises de bonite à ventre rayé ne sont pas fortement affectées par la profondeur de la thermocline, car cette espèce vit dans la couche superficielle et est, de ce fait, toujours vulnérable à la capture par des navires de pêche (Lehodey et al., 1997, 2011, 2020). Enfin, on observe une variabilité dans le recrutement des larves de bonites en lien avec ENSO, avec un fort recrutement pendant les phases El Niño. Ce résultat est obtenu à partir de la modélisation de SEAPODYM (Senina et al., 2008).

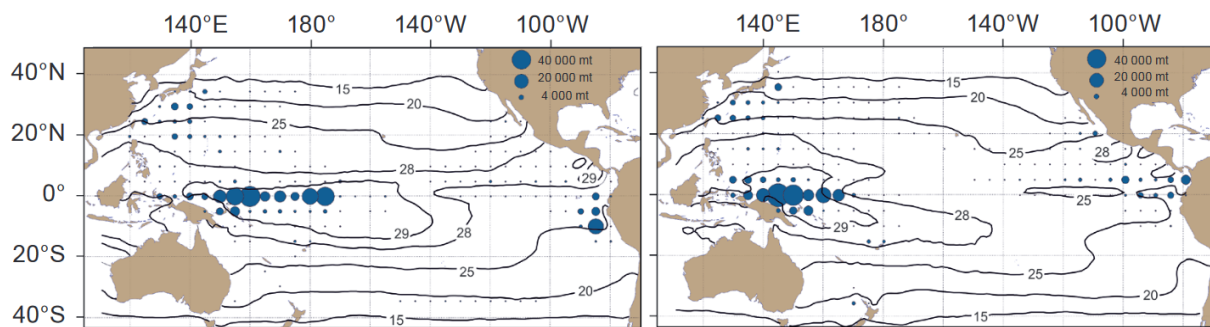


Figure 1.9. Impact de l'Oscillation El Niño (ENSO) sur la distribution et le déplacement des prises de bonite à ventre rayé dans l'océan Pacifique Ouest et Central, adapté de Lehodey et al. (2011). Prises de bonites (en tonnes) et température moyenne de la surface de la mer (°C) dans le Pacifique tropical au cours de la première moitié de 1989 (période La Niña) (droite), et au cours de la première moitié de 1992 (période El Niño, gauche).

Pour comprendre la distribution non homogène du thon à travers le Pacifique et son importante présence dans la Warm Pool, ainsi que ses variations interannuelles, il faut nécessairement adopter une approche écosystémique. L'étude écosystémique de ces espèces et de leur abondance regroupe plusieurs aspects complémentaires :

- étude des individus, de leurs comportements à différents stades de développement (larve, juvéniles et adultes) et description taxonomique,
- estimation de l'état des stocks à partir des captures de pêches et de modèles numériques,
- étude de leurs habitats privilégiés et de l'impact de l'environnement sur leur distribution
- étude de leurs proies pour comprendre l'impact sur leur distribution
- impact des activités anthropiques sur ces espèces et leurs habitats.

Dans cette thèse, nous nous tournons vers l'étude des proies de ces prédateurs supérieurs: le micronecton. Les propriétés hydrodynamiques et biogéochimiques de la Warm Pool et de la transition avec la zone d'upwelling ont été étudiées à travers des observations et modèles depuis 30 ans lors de grands programmes internationaux, et par l'IRD notamment (Picaut et al., 1996a, 2001; Eldin et al., 2004; Maes et al., 2004). Les distributions des thons et leur variabilité en lien avec ces zones ont également été étudiées par les équipes de la CPS principalement à travers le comportement de modèles écosystémiques (Lehodey et al., 2013, 2015; Bell et al., 2021). Cependant ces modèles reposent sur une chaîne alimentaire notamment micronectonique qui n'a pas pu être validée jusqu'à présent, faute d'observation dans ces zones.

1.3. Le micronecton : un maillon central du réseau trophique

1.3.1 Un compartiment à la biodiversité riche

Le micronecton est l'un des maillons centraux de l'écosystème, présent dans tous les océans. Il se nourrit de zooplancton, de phytoplancton, de débris et d'autres organismes micronectoniques et sert de proies pour les prédateurs supérieurs, y compris le thon, le plaçant au centre du réseau trophique (Bertrand et al., 2002; Young et al., 2015). Le micronecton est composé de tous les organismes dont la taille est comprise entre 2 et 20cm. Cette définition est assez large et regroupe de grands groupes taxonomiques comme :

- les poissons (principalement de la classe actinopterygii). Certaines espèces appartiennent au micronecton uniquement au stade larvaire et/ou juvénile car elles changent de compartiment trophique à l'âge adulte (e.g. les larves de thon),
- les crustacés, avec notamment les ordres des décapodes (incluant les crevettes), des amphipodes et des euphausiacés (krill),
- les organismes dit « gélatineux », qui sont composés entre autres de cnidaires comme les méduses et les siphonophores, et d'organismes de la classe des thaliacés comme les pyrosomes et les salpes,
- les mollusques, avec principalement les céphalopodes (e.g. calamars, poulpes) et des gastéropodes pélagiques.

Cette liste est loin d'être exhaustive mais reflète les catégories principales d'organismes micronectoniques (Blackburn, 1968; Brodeur et al., 2004; Escobar-Flores et al., 2019). Tous ces organismes cohabitent souvent dans une même zone et peuvent former des agrégations et des couches mélangées plus ou moins denses, variant dans le temps et l'espace, ce qui pose des défis pour leur étude à cause de la très grande diversité d'espèces contenue dans les prélèvements (Figure 1.10 ; Burgos and Horne, 2008; Benoit-Bird and Lawson, 2016).

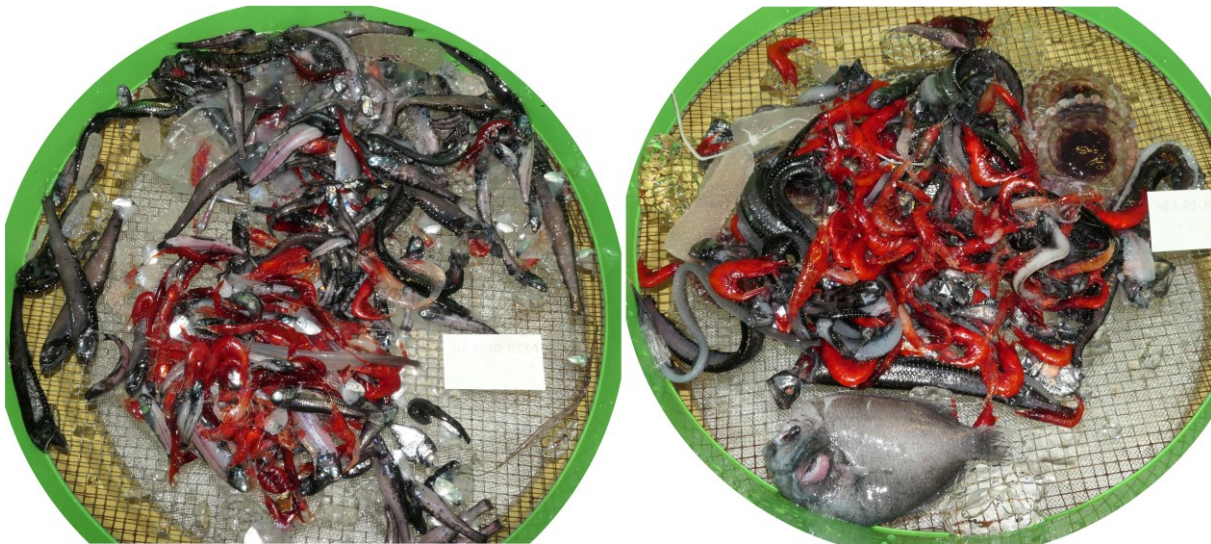


Figure 1.10. Contenu de chaluts obtenus dans le Pacifique pendant la campagne WARMALIS 1 qui illustrent le mélange d'organismes très divers contenus dans les couches de micronecton. On remarque entre autres des crustacés, des poissons (e. g. myctophidés, stomiiformes), des gélatineux (e.g. pyrosomes et méduses).

1.3.2 Migration nyctémérale

Une partie des espèces du micronecton migre des couches plus profondes (200-1000 m), où elles résident pendant la journée, vers les couches de surface la nuit (épipelagique : 0-200 m ou

mésopélagique supérieure : 200-500 m ; Hays, 2003; Pearre, 2003). Cette migration se déroule tous les jours, par cycles de 24h, et est appelée migration nyctémérale ou Diel Vertical Migration (DVM) ce qui en fait probablement l'une des plus importantes migrations journalière de la planète (Figure 1.11 ; Brierley, 2014). Bien que la DVM soit connue, les mécanismes à son origine ne sont pas encore parfaitement définis. Les mouvements verticaux sont déclenchés par le cycle solaire et le niveau de luminosité (Norheim et al., 2016), mais peuvent également être impactés par les cycles lunaires (Benoit-Bird et al., 2009; Hernandez-Leon et al., 2010). Nager verticalement plusieurs centaines de mètres deux fois par jour est coûteux en énergie pour ces organismes de petite taille (<20cm), ils doivent donc en tirer un bénéfice. L'hypothèse la plus probable est que les organismes plongent à des profondeurs où ils peuvent échapper aux prédateurs qui chassent à vue et remontent de nuit à la surface pour se nourrir de phytoplancton et du zooplancton qui réside dans la couche euphotique (Pearre, 2003; Benoit-Bird and Moline, 2021). La DVM serait donc un mécanisme complexe entraîné par les interactions trophiques des différents compartiments, des prédateurs supérieurs au phytoplancton. La DVM est observée dans tous les océans mais sa structure spatio-temporelle varie d'un écosystème à l'autre. Tout d'abord, tous les organismes composant le micronecton ne migrent pas. Par exemple, Klevjer et al., (2020b) estiment que la proportion d'organismes migrants varie entre 9% et 78% dans quatre bassins d'Atlantique nord (de l'Islande à l'Irlande) et Receveur et al., (2020a) estiment la proportion de migrants à 78 % dans la mer de Corail. De plus, la profondeur de migration varie d'une zone à l'autre, avec des espèces qui plongent plus ou moins profondément selon les océans, les bassins (Van Haren and Compton, 2013; Bianchi and Mislan, 2016; Klevjer et al., 2016; Wiebe et al., 2023) ou les écosystèmes particuliers (e. g. monts sous-marins Cascaõ et al., 2019).

Ce schéma de migration contribue aux flux biogéochimiques entre la surface et le domaine mésopélagique, c'est la pompe migrante, un des mécanismes impliqués dans la pompe biologique (voir 1.1.3 ; Ariza et al., 2015; Steinberg and Landry, 2017). Parmi les organismes impliqués dans la DVM, les poissons mésopélagiques sont particulièrement étudiés, car ils représentent une importante proportion des organismes participants aux échanges surface-profondeurs (Davison et al., 2013; Anderson et al., 2019; Saba et al., 2021), mais leur contribution exacte reste encore inconnue. Les poissons mésopélagiques pourraient être à l'origine de 1% à 30% des flux de carbone, mais l'étude de leurs comportements, biomasse et de leur bioénergétique reste essentielle à l'estimation précise de leur contribution à la pompe de carbone (McMonagle et al., 2023).

L'estimation de la biomasse des organismes mésopélagiques et l'étude de leur structuration verticale est donc un des paramètres clés pour comprendre les écosystèmes pélagiques (Dornan et al., 2022), les échanges trophiques (Choy et al., 2016), les échanges entre la surface et les profondeurs (Eduardo et al., 2023) et modéliser précisément la pompe biologique à l'échelle des différents océans et du globe (Archibald et al., 2019).

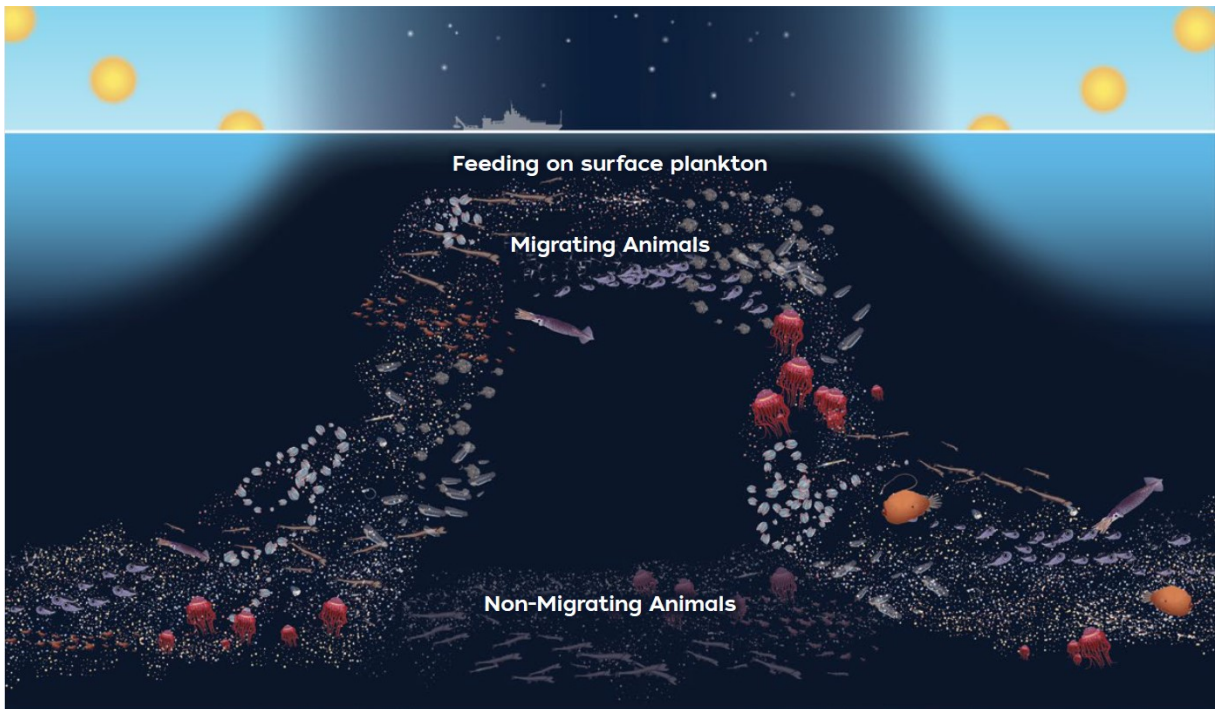


Figure 1.11. Schéma de la migration nyctémérale du micronecton entre les couches mésopélagiques et épipélagiques sur une période de 24h. Figure extraite de Hoagland *et al.* (2019).

1.3.3 Un sujet d'étude en plein essor

L'étude du micronecton est essentielle à bien des égards, comme nous l'avons vu précédemment. On note en ce sens une augmentation croissante des études sur le micronecton et la zone mésopélagique (Figure 1.12), tant sur l'estimation de la biomasse de ces organismes, que sur l'étude de la pompe carbone et l'étude et la conservation de la zone mésopélagique, sur laquelle il reste encore beaucoup d'interrogations non résolues (Ramirez-Llodra *et al.*, 2010; Martin *et al.*, 2020).

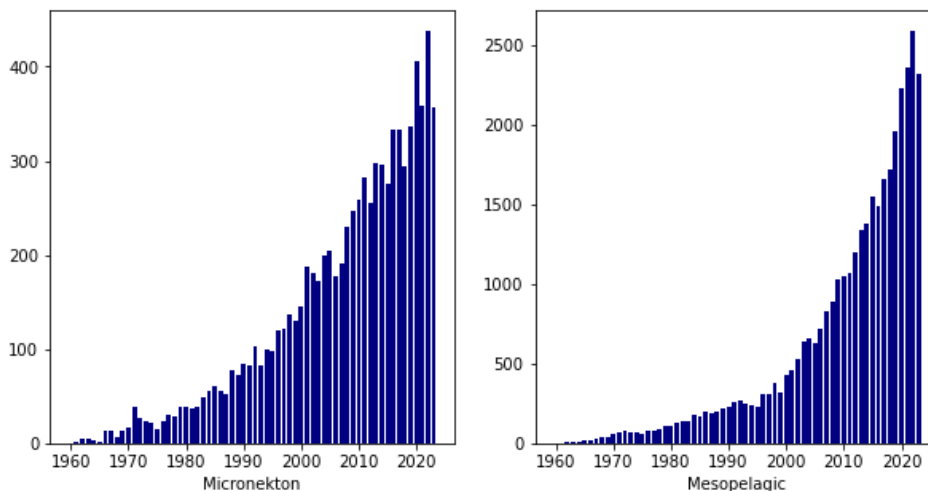


Figure 1.12. Histogrammes des occurrences des mots clés « micronecton » et « mesopelagic » obtenus dans Google scholar entre 1960 et 2023, extraits en novembre 2023.

A l'échelle du Pacifique, en particulier dans la zone tropicale, il reste encore de nombreuses zones d'ombres à explorer pour comprendre la grande biodiversité des espèces situées dans des agrégations très mélangées, les impacts sur les flux biogéochimiques, leur biomasse et leur importance dans la chaîne trophique (Sutton, 2013), et notamment leur lien avec la distribution des thons. Les

données de distribution du micronecton dans la région du Pacifique tropical à partir d'observation *in situ* sont rares, tant pour les chalutages que pour les données indirectes comme celles issues de l'acoustique active. La **Figure 1.13** indique le trajet des campagnes réalisées en milieu pélagique, où les données acoustiques rassemblées par [Receveur et al., \(2024\)](#) sont utilisées pour étudier la distribution du micronecton. On constate que la zone du Pacifique tropical est mal couverte par les campagnes à la mer, particulièrement autour de l'équateur et de la Warm Pool.

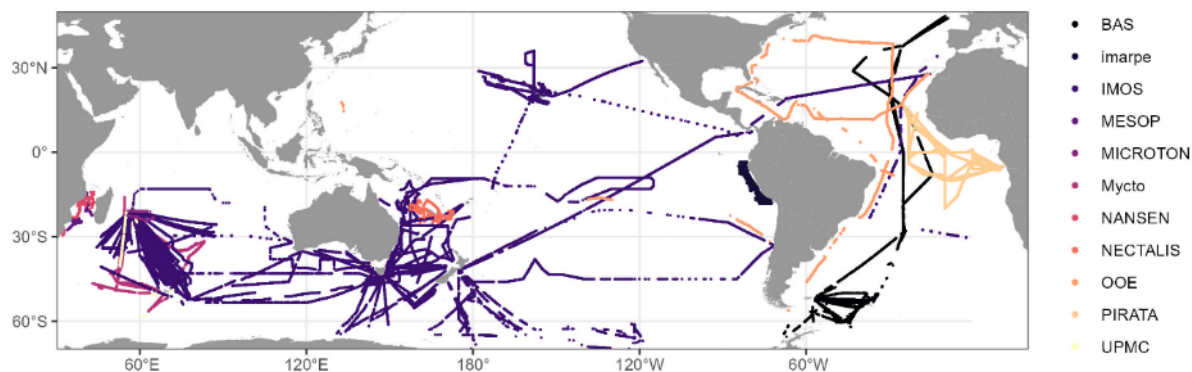


Figure 1.13. Carte des acquisitions par acoustique active rassemblées par [Receveur et al. \(2024\)](#). Les couleurs représentent les bases de données et les noms de campagnes d'où proviennent les données. Figure extraite de [Receveur et al. \(2024\)](#).

1.3.4 Menaces sur l'écosystème pélagique

Malgré le rôle essentiel de l'écosystème pélagique, plusieurs menaces pèsent sur son équilibre actuel. Les impacts du changement climatique et des activités anthropiques (pêche et exploitations minière notamment) sur la zone mésopélagique sont encore mal connus mais nécessitent d'étudier tous les aspects de l'écosystème pélagique, de la physique à l'écologie ([Martin et al., 2020](#)).

Nous voyons actuellement un effondrement des stocks de pêche à l'échelle du globe où 60% des ressources marines seraient exploitées à leur niveau maximal et 30% surexploitées ([Norse et al., 2012](#); [Christensen et al., 2014](#); [FAO, 2018](#)). Les pêcheries et leur faible niveau de sélectivité induisent souvent la capture de nombreuses prises accessoires ([Norse et al., 2012](#); [Escale et al., 2019](#)). Le niveau trophique des espèces exploitées ne cesse également de descendre, avec un intérêt croissant pour les espèces de poissons mésopélagiques faisant parti du micronecton ([St. John et al., 2016](#); [Gatto et al., 2023](#)). Au-delà de la diminution de l'abondance de certaines espèces, nous observons aussi une perte globale de biodiversité, dans tous les écosystèmes, mais en particulier en haute mer, zone qui reste encore peu étudiée ([Davis et al., 2018](#)). L'exploitation des ressources minières dans les grands fonds peut également détruire une partie des habitats et relâcher des polluants dans la zone mésopélagique ([Sharma, 2015](#); [Durden et al., 2018](#); [Drazen et al., 2020](#)).

Le changement climatique, modifiant la physique des océans (acidification, hausse de température) a un impact majeur sur les écosystèmes ([Ducklow et al., 2022](#); [Santana-Falcón and Séférian, 2022](#)), mais il reste difficile à prédire sur la biologie et les écosystèmes ([Bryndum-Buchholz et al., 2019](#); [Hazen, 2022](#)). La destruction ou la modification des habitats peuvent mener à un déplacement des espèces ([Tittensor et al., 2010](#); [Bell et al., 2021](#)), une adaptation physiologique ou une extinction ([Bris and Levin, 2020](#)). [Ariza et al., \(2022a\)](#) prédisent un déclin de la biomasse de micronecton à l'échelle globale et un déplacement des populations vers les pôles, comme pour d'autres espèces marines.

Comprendre les écosystèmes pélagiques est donc essentiel à leur protection ([Bisson et al., 2023](#)). La législation internationale tend à prendre en compte la haute mer dans les textes de loi pour

la protection de l'environnement, comme avec le Traité des Hautes Mers des Nations Unies (BBNJ, 2023) qui contribuera à protéger les écosystèmes océaniques, en prévoyant une augmentation importante des Zones Marines Protégées océaniques (MPA) au cours de la décennie actuelle (Blanluet et al., 2023). Néanmoins, l'aire très vaste recouverte par la haute mer ne permet pas de définir des zones fermées qu'il est facile de protéger. Les échanges entre les MPA et l'extérieur, la dispersion des différents organismes à l'échelle des océans en fonction des courants, la variabilité climatique (e.g. ENSO) et la complexité des échanges trophiques posent question sur la délimitation de ces zones protégées et l'évaluation de leur efficacité (Woodley et al., 2019; Hampton et al., 2023). Il est impossible d'élaborer des politiques de préservation des écosystèmes pélagiques sans prendre en compte l'intégralité des paramètres des écosystèmes, l'étude de ces zones reste donc un enjeu plus crucial et actuel que jamais (Moore and Squires, 2016; Schadeberg et al., 2023).

1.4. Projet MICROPAC/WARMALIS

Cette thèse fait partie du projet de recherche MICROPAC-WARMALIS de 2020 à 2025, dirigé conjointement par l'IRD et la CPS. L'objectif principal est de mieux comprendre le fonctionnement des écosystèmes pélagiques et d'identifier les caractéristiques des grands écosystèmes micronectoniques de la région afin de mieux comprendre la distribution des thons qui s'en nourrissent, dans les climats présent et futurs. Trois campagnes océanographiques, WARMALIS 1, 2 et 3 (appelées par la suite W1, W2 et W3) ont été réalisées en 2021, 2022 et 2023, respectivement, avec des trajectoires complémentaires, couvrant une zone entre 150°E-150°W et 25°S-6°N située dans le Pacifique tropical (voir Figure 1.14 et Tableau 1.1).

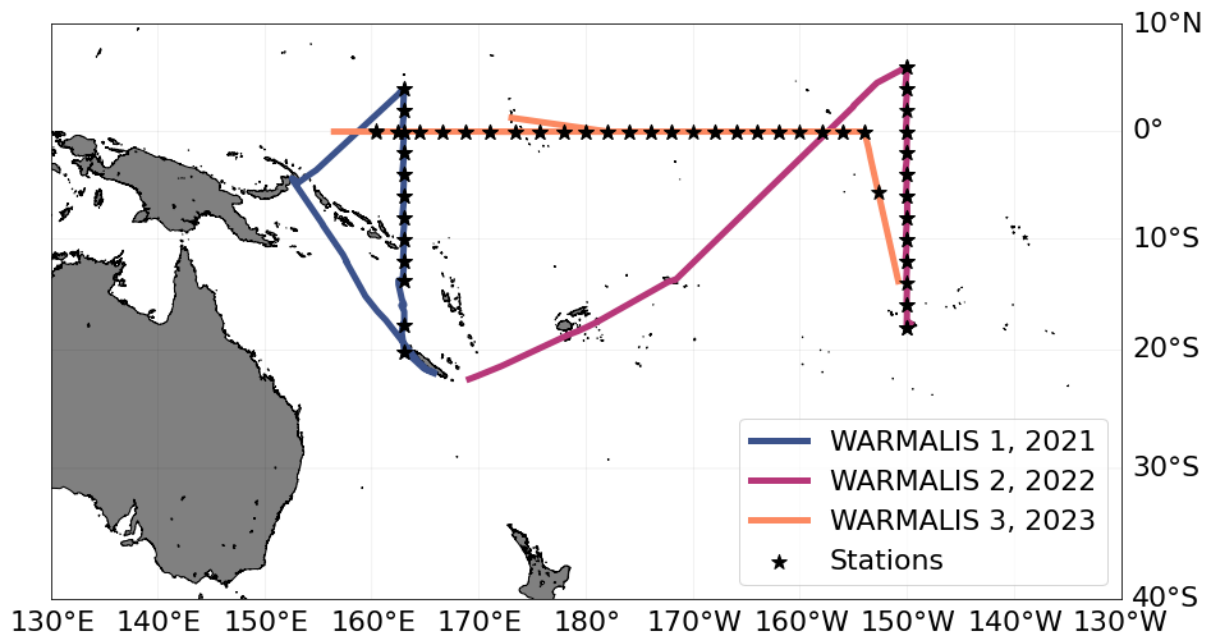


Figure 1.14. Trajets des campagnes WARMALIS entre 2021 et 2023. Les stations de mesure sont indiquées en noir.

Ce plan d'échantillonnage couvre plusieurs zones hydrographiques différentes, et en se basant sur le découpage biogéographique de Longhurst, (2007) (Figure 1.15), WARMALIS traverse quatre provinces: la North Pacific Equatorial Countercurrent (PNEC), la Pacific Equatorial Divergence (PEQD), la West Pacific Warm Pool Province (WARM) et la Westerlies - South Pacific Subtropical Gyre Province (SPSG). Malgré l'importance de cette région pour la pêche thonière (Kolody and Hoyle, 2015), étant la zone la plus pêchée au monde sur les 4 espèces de thons tropicaux, les données permettant de

comprendre leur nourriture, soit le micronecton, dans le Pacifique tropical restent encore très rares (Ariza et al., 2022a).

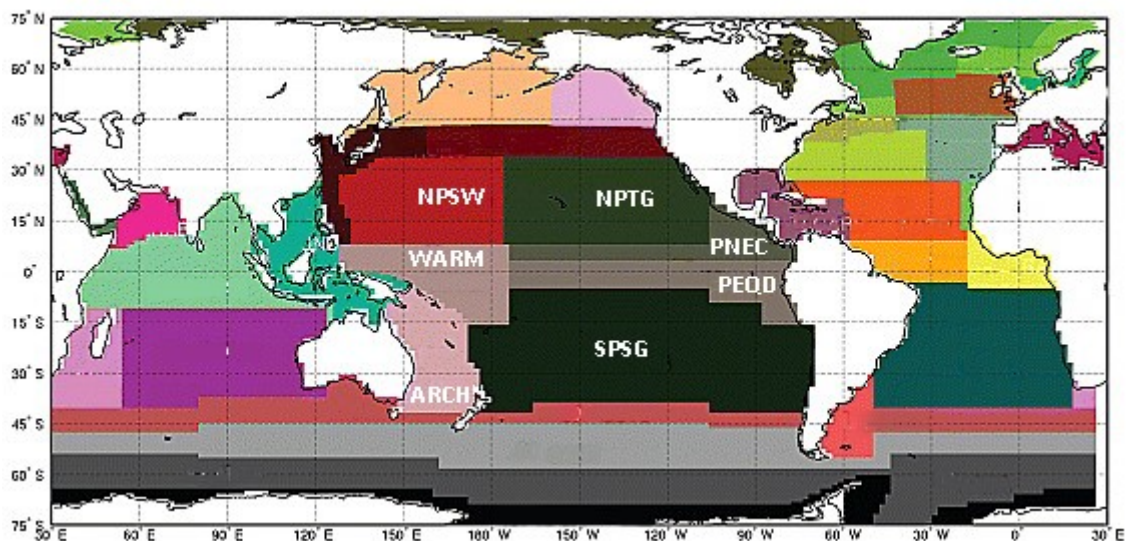


Figure 1.15. Provinces de Longhurst, (2007). Seules les provinces situées dans le Pacifique tropical sont annotées (entre 20°S et 20°N). Les provinces sont NPSW : North Pacific Subtropical Gyre (West), NPTG : North Pacific Tropical Gyre, WARM : West Pacific Warm Pool, PNEC : North Pacific Equatorial Countercurrent, PEQD : Pacific Equatorial Divergence, SPSG : South Pacific Subtropical Gyre, ARCH : Archipelagic Deep Basins Province. Les provinces PNEC et Figure adaptée de Vichi et al., (2011).

Avec les campagnes océanographiques W1, W2 et W3, le projet MICROPAC vise à combler une partie du déficit de données à travers le Pacifique Ouest. Chaque campagne est découpée en deux temps : des stations de mesures et des périodes de transit où le bateau avance avec une vitesse moyenne comprise entre 6 et 8 nœuds. Les trois campagnes WARMALIS ont été réalisées à la même période d'une année sur l'autre, entre septembre et novembre pendant la fin de l'hiver austral, l'objectif étant de minimiser la variabilité inter-saisonnière entre les campagnes. Les campagnes W1 et W2 ont été réalisées sur le navire océanographique (N/O) ALIS et W3 sur le N/O ANTEA, navires appartenant à la Flotte Océanographique Française. Malgré le changement de navire, le plan d'échantillonnage est resté identique entre les campagnes pour conserver une homogénéité dans les données. Les stations de mesure sont situées en ligne droite, espacées de deux degrés, le long du méridien 162°E, 150°W et de l'équateur pour W1, W2 et W3, respectivement (voir Figure 1.14). Par la suite, les portions en ligne droite des campagnes situées entre la première et la dernière station de mesure seront désignées comme les « transects » de W1, W2 et W3. Le Tableau 1.1 indique les coordonnées des premières et dernières stations de chaque campagne délimitant ces transects.

Tableau 1.1. Description des campagnes WARMALIS. Les abréviations des ZEE traversées pendant les campagnes sont les suivantes : NC : Nouvelle-Calédonie, PNG : Papouasie Nouvelle-Guinée, FSM : Federated States of Micronesia, PF : Polynésie Française, KI : Kiribati, SB : Solomon Islands, NR : Nauru, WS : Samoa. Les Etats-Unis (US) englobant plusieurs territoires, il est précisé les territoires concernés soient JV : Jarvis Islands and HW : Howland and Baker Islands.

Campagne	Date de début/fin	Navire	Nombres de stations	Coordonnées de la 1ere station	Coordonnées de la dernière station	ZEE
WARMALIS 1	06.09.2021/03.10.2021	ALIS	12	162°, -20°S	162°, 4°N	NC, SB, PNG, FSM
WARMALIS 2	14.09.2022/06.10.2022	ALIS	13	-150°, -18°S	-150°, 6°N	PF, KI, WS
WARMALIS 3	25.09.2023/09.11.2023	ANTEA	22	160°, 0°	-154°, 0°	PF, FSM, KI, PNG, NR, US (JV, HW)

Dans cette thèse nous allons en premier passer en revue les différentes manières d'étudier le micronecton, les méthodes de mesures employées et leur utilisation en fonction des questions scientifiques posées (e.g. biomasse, biodiversité, migration...). Puis nous nous concentrerons sur l'association de l'acoustique active et du chalut pour étudier l'abondance du micronecton dans les couches épi- et mésopélagiques du Pacifique tropical sud-ouest et la variabilité de cette estimation en fonction de la profondeur et de la période du cycle nyctéméral. Nous montrerons que les biais inhérents à ces deux méthodes ne permettent pas d'estimer avec certitude l'abondance du micronecton. Nous explorerons dans un troisième temps l'apport d'un profileur acoustique large bande. Ce profileur permet d'obtenir des estimations de densités d'organismes dans les couches mésopélagiques et apporte de nouvelles perspectives à l'étude du micronecton. Nous aborderons en dernière partie l'étude du micronecton à l'échelle du Pacifique tropical ouest et central à partir des données de WARMALIS. Ces données à large échelle permettent de délimiter différents écosystèmes et d'étudier le micronecton en combinant l'acoustique et les chaluts, et l'océanographie physique et biologique. Cette thèse tire parti des différentes méthodes de mesures disponibles pour le micronecton afin d'étudier la possibilité d'estimer la distribution et l'abondance du micronecton dans le Pacifique tropical et d'avancer dans la compréhension du micronecton en lien avec son écosystème. Ce travail a pour but d'apporter des informations qui permettent de mieux comprendre et simuler l'écosystème pélagique dans des régions peu étudiées afin de contribuer à l'établissement de mesures de protection et de prévision des impacts du changement climatique.

Chapitre 2

Moyens d'étude et d'observation du micronecton



@Elodie Vourey, FAME/SPC

2.1. Comment étudier le micronecton ?

L'observation du micronecton pose de nombreux défis méthodologiques. Ce compartiment de l'écosystème pélagique est complexe à étudier car il présente à la fois une grande diversité taxonomique d'espèces variant d'une région à l'autre, une présence dans tous les océans du globe et sur une grande profondeur (0-1000m ; Brodeur et al., 2004) et un comportement migratoire suivant le cycle solaire entre la surface et les profondeurs (Brierley, 2014). Obtenir une description exacte de la composition et de la répartition verticale et spatiale du micronecton à l'échelle du globe s'avère donc être un défi scientifique et technologique. Ce manque de connaissances pose problème pour les efforts de conservation et de gestion, en particulier face à l'augmentation des activités humaines dans ces écosystèmes (Drazen et al., 2020) et l'intérêt croissant porté à la pêche commerciale des organismes micronectoniques (Bisson et al., 2023; Gatto et al., 2023).

L'étude du micronecton et de son écosystème peut être découpée en plusieurs thématiques scientifiques complémentaires. La première se concentre sur la description de la diversité taxonomique du micronecton, la cartographie des habitats des différentes espèces à travers le globe ainsi que la découverte de nouvelles espèces. Chaque espèce fait l'objet d'une description morphométrique (taille, forme, poids), ontogénique, et anatomique (présence d'organes spécifiques e.g. photophores, flotteurs, vessie natatoire...). Leur comportement grégaire et migratoire, pouvant varier d'un océan à l'autre (Klevjer et al., 2020b), est aussi décrit à partir des observations réalisées.

La deuxième thématique aborde la structuration du micronecton, tant géographique, à l'échelle régionale ou globale, que verticale dans la colonne d'eau, en particulier dans les couches épipélagiques et mésopélagiques. Ce dernier point est étroitement lié à la migration nyctémérale d'une partie des organismes micronectoniques, faisant varier leur profondeur de résidence d'une zone à l'autre de la colonne d'eau, en fonction des cycles solaire et lunaire (Benoit-Bird et al., 2009; Brierley, 2014).

Enfin, l'estimation de l'abondance et de la biomasse du micronecton est une thématique au cœur de nombreux projets de recherche (Irigoien et al., 2014; Proud et al., 2019; Receveur, 2019; Klevjer et al., 2020a; Dornan et al., 2022). Le micronecton jouant aussi un rôle dans les flux biogéochimiques, il est essentiel d'estimer son abondance et sa biomasse pour pouvoir calculer sa contribution à l'export de carbone par exemple (Hernández-León et al., 2019). De plus, un attrait pour la pêche des organismes micronectoniques comme les céphalopodes et les poissons mésopélagiques rend urgent la quantification la plus précise possible de ces espèces et la compréhension de leur services écosystémiques afin de préserver au mieux la zone mésopélagique (Bisson et al., 2023; Fjeld et al., 2023). Les poissons lanternes de la famille des Myctophidae sont particulièrement exposés à ces pressions anthropiques, car largement distribués autour du globe (Paxton, 1979).

Toutes les problématiques énoncées se posent à toutes les échelles spatiales, d'un bassin ou d'une région (e.g. Kloser et al., 2009; Annasawmy et al., 2019; Klevjer et al., 2020b; Receveur et al., 2020b), à l'échelle d'un océan (e.g. Dornan et al., 2019) jusqu'à l'échelle globale (e.g. Proud et al., 2019; Ariza et al., 2022a).

Pour apporter des réponses à ces interrogations, le micronecton est échantillonné *in situ* grâce à des prélèvements biologiques (méthodes destructives) ou sans prélèvement (méthodes non destructives). Les données obtenues sont délimitées dans le temps et offrent une information sur les écosystèmes étudiés à un moment donné.

En complément, la modélisation permet de simuler les écosystèmes, dont le micronecton (Lehodey et al., 2013), sur des périodes spatio-temporelles étendues et de prédire les tendances futures (Senina et al., 2008; Bell et al., 2021). Toutefois, elle repose sur des hypothèses de modélisations qui doivent être confirmées par les données terrain et les incertitudes peuvent être difficiles à évaluer.

Chaque moyen d'observation et d'échantillonnage est défini par une résolution spatio-temporelle qui lui est propre, il est donc courant de combiner des approches complémentaires pour étudier le micronecton. Toutefois, la différence de volumes échantillonnés, d'intervalles de temps nécessaires à la mesure et de grandeurs mesurées induit une divergence spatio-temporelle entre les moyens d'observation qui rend parfois difficile voire impossible leur interprétation conjointe. Toutes les méthodes d'acquisition sont complémentaires, l'acoustique couvrant l'un des intervalles spatio-temporels les plus larges.

Dans ce chapitre, nous décrivons dans un premier temps les avantages et les limitations des moyens d'observation du micronecton, en se concentrant principalement sur le chalutage pélagique et l'acoustique active sous-marine. Dans un deuxième temps, nous passerons en revue comment associer les données de chalut et d'acoustique et les difficultés qui se posent lors de la comparaison de moyens d'observations différents et nous finirons par déterminer comment ce couplage de méthodes peut être appliqué à l'estimation de la biomasse du micronecton et les limitations qui s'imposent.

2.2. Echantillonnage au chalut

Le chalutage représente l'une des méthodes de pêche des organismes aquatiques les plus largement employées. Il fait partie des différentes méthodes de pêche en haute mer utilisées pour les pêcheries commerciales et les études halieutiques incluant :

- la pêche à la senne : des filets déployés en surface autour des bancs de poissons
- le chalut : employant des filets coniques trainés sur une distance donnée
- les lignes et palangres : dispositif utilisant des hameçons disposés sur des lignes fixées, dérivantes ou tractées.

Dans le cas du micronecton, la méthode la plus employée est le chalut. Le chalut peut être pélagique (dans la colonne d'eau) ou de fond (échantillonnage des espèces démersales). Le chalut pélagique, utilisé lors de cette thèse, permet de pêcher des organismes dans la colonne d'eau, le plus souvent dans les couches épipélagiques et mésopélagiques. Il concentre les espèces attrapées dans un filet maillé conique pour les remonter à la surface. Il a l'avantage de permettre le prélèvement d'organismes à une profondeur choisie entre la surface et le fond, et d'être adapté à la pêche des petits organismes pélagiques (Heino et al., 2011 ; Figure 2.1).

Le chalutage des organismes, présents à une profondeur donnée, permet de répondre à deux problématiques d'observation du micronecton. La première est l'identification taxonomique et l'étude anatomique des espèces prélevées. La deuxième est l'estimation de l'abondance et de la biomasse du micronecton, en permettant le comptage et la pesée des espèces capturées par le chalut. De manière générale, cette méthode est très employée lors des études d'estimation de stocks pour obtenir une image à une période donnée de l'abondance des espèces suivies (Arreguín-Sánchez, 1996). Le chalut fournit ainsi une vérité terrain qui permet de confronter les mesures physiques et les résultats des modèles à des prélèvements biologiques dans les couches de profondeur étudiées (McClatchie et al., 2000).

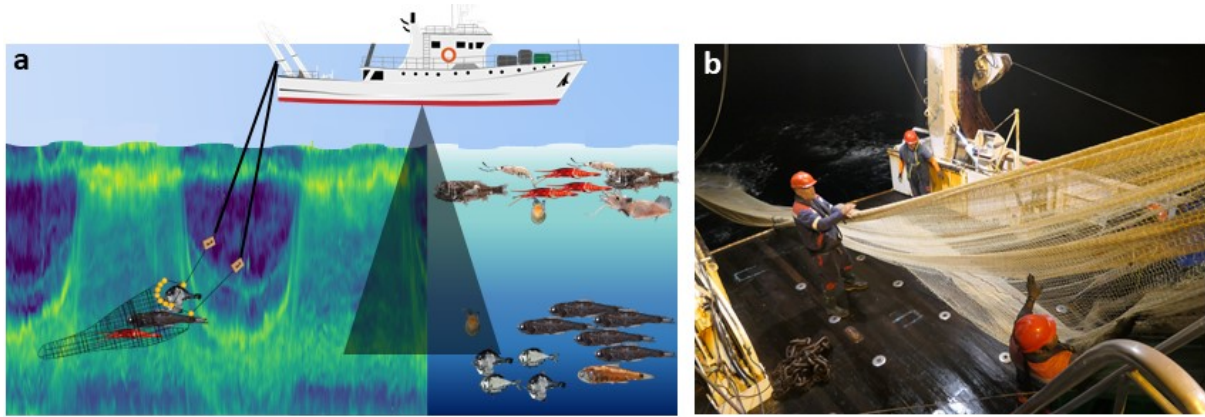


Figure 2.1. a) Schéma du chalutage pélagique dans la couche mésopélagique, combiné à l'acoustique active, qui sera décrite dans la section suivante. b) Déploiement du chalut sur le N/O Alis pendant la campagne WARMALIS 1. Le filet est mis à l'eau et descendu jusqu'à la profondeur de pêche souhaitée. Photo de Valérie Allain.

Le chalut présente néanmoins des inconvénients majeurs. Un trait de chalut est réalisé sur une période de temps définie, ce qui rend cet échantillonnage très sensible à la variabilité du milieu et au déplacement des organismes étudiés. L'opération de chalutage complète, incluant la descente du filet à la profondeur ciblée, la durée de pêche et la remontée du filet, peut varier d'une à plusieurs heures pour des pêches profondes. Il est donc difficile de capturer des organismes repérés avant le début de l'opération car ils peuvent s'être déplacés ou dispersés pendant la mise en place de la pêche. La longue durée des opérations empêche souvent d'assurer une répétabilité des mesures, en limitant le nombre de chaluts réalisables dans un intervalle de temps donné. Par ailleurs, certaines espèces à forte capacité natatoire ont été observées évitant le chalut à son approche ou ressortant du filet avant d'atteindre le cul du chalut. Ce comportement tend en moyenne à sous-estimer la biomasse à partir du chalutage (Kaartvedt et al., 2012). Enfin, la taille de la maille et la longueur ainsi que l'ouverture du filet sélectionnent certaines espèces et tailles d'organismes. Un même chalut ne pourra donc pas couvrir l'intégralité du spectre de taille des organismes, ce qui introduit un autre biais dans les données de chaluts et l'estimation de l'abondance (Figure 2.2; Kwong et al., 2018). Il est important de noter que, bien que certains filets (ou engins d'échantillonnage) puissent s'ouvrir à la profondeur souhaitée en début de pêche et se refermer avant de remonter (e. g. le MOCNESS dans Warren and Wiebe (2008) pour le zooplancton), la vaste majorité des chaluts restent ouverts lors de toutes les étapes de chalutage. Ce fonctionnement ne peut garantir que toutes les espèces pêchées étaient situées à la profondeur ciblée, ce qui complique la comparaison avec d'autres observations dépendant de la profondeur.

En conclusion, le chalut est essentiel à la description taxonomique et le dénombrement des espèces et permet d'obtenir une vérité terrain nécessaire aux autres méthodes d'observation. Il ne permet toutefois de n'obtenir que des données discrètes limitées à un point spatio-temporel précis, très dépendantes de la structure du filet et parfois difficiles à comparer aux autres observations. Les biais spécifiques associés au chalut utilisé lors des campagnes à la mer comprises dans cette thèse seront approfondis dans le Chapitre 3 et comparés à d'autres moyens d'observation du micronecton.

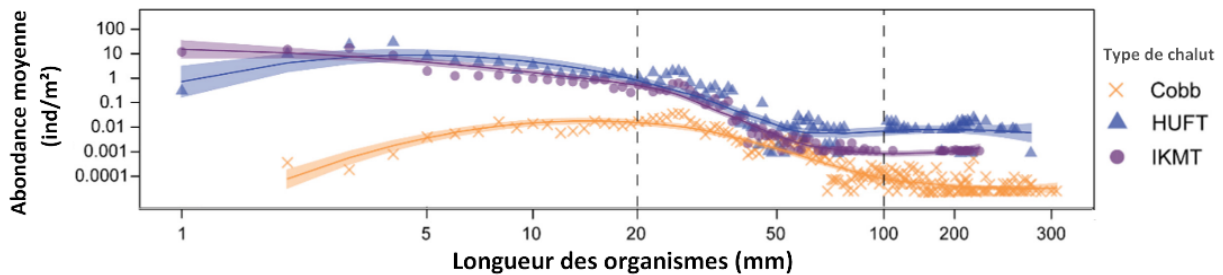


Figure 2.2. Distribution log-log de l'abondance (en ind.m⁻²) en fonction de la longueur (en mm) des organismes chalutés dans une même couche (épipélagique de jour) avec trois types de chalut pélagiques différents (différentiés par les couleurs et les marqueurs des courbes). Les chaluts Cobb, HUFT et IKMT (Isaacs Kidd Midwater Trawl) sont des petits chaluts pélagiques dont la taille, la surface d'ouverture et la taille de maille diffèrent légèrement. La régression LOESS log-log est indiquée en trait plein et les zones grisées représentent l'intervalle de confiance à 95% de la régression LOESS. Figure adaptée de Kwong *et al.*, (2018).

2.3. Acoustique active

L'acoustique est une discipline utilisée dans l'étude des écosystèmes aquatiques, pour la biologie, la géophysique ou l'océanographie. Son principe repose sur la propagation des ondes sonores, ces ondes mécaniques se propageant bien plus loin dans l'eau que les ondes du spectre visibles par l'œil humain ou les ondes électromagnétiques. Les ondes sonores employées en halieutique ont une portée pour la détection des poissons jusqu'à ~5000m de profondeur (à 18kHz) alors que par comparaison, 99% des ondes visibles sont absorbées dans la couche euphotique qui s'étend jusqu'à 150-200m de profondeur seulement. Les ondes sonores se propagent à une vitesse moyenne de 1500m.s⁻¹ dans l'eau, ce qui est 5 fois plus rapide que dans l'air (330m.s⁻¹). Leur atténuation est moindre dans le milieu aquatique, leur accordant une portée bien plus grande.

L'acoustique sous-marine est séparée en deux disciplines : l'acoustique passive et l'acoustique active. La première repose sur la réception et l'analyse des bruits et des signaux présents naturellement dans l'environnement sous-marin provenant de mammifères marins, de poissons, de crustacés, d'événements naturels ou de navires. Elle a de nombreuses applications en écologie marine, surveillance maritime, surveillance des catastrophes naturelles (séismes), étude des écosystèmes et des pressions anthropiques (e.g. surveillance de la pollution sonore par les navires marchands, impact de construction en mer comme des plateformes pétrolières ou des éoliennes, suivi de cétacés).

L'acoustique halieutique active, méthode qui nous intéresse durant cette thèse, repose au contraire sur l'émission d'ondes sonores dans la colonne d'eau par des dispositifs acoustiques et l'analyse des échos réfléchis. C'est une technique non destructive couvrant une partie de la colonne d'eau, pouvant échantillonner de larges zones géographiques avec une grande résolution temporelle (Simmonds and MacLennan, 2005). Elle est utilisée dans l'étude des écosystèmes pélagiques, en écologie comme en halieutique.

2.3.1 Théorie de l'acoustique sous-marine

Propagation du son dans l'eau

La propagation du son dans l'eau peut être matérialisée par une onde mécanique de compression-dilatation périodique, qui se propage de proche en proche dans un milieu élastique : c'est une vibration d'éléments du milieu propagateur autour de leur position d'équilibre qui suivent la direction de propagation de l'onde. L'onde acoustique est caractérisée par une amplitude p , la pression acoustique relative au milieu.

Au temps t et en un point de l'espace, l'onde de propagation fait varier la pression acoustique p en fonction de $\sin(\omega t)$ avec ω la fréquence angulaire de l'onde. Ainsi $f = \omega/2\pi$ (en Hz) est la fréquence de l'onde. La pression acoustique p varie également de manière cyclique en fonction de la distance à la source, définissant la longueur d'onde $\lambda = 2\pi/k$ (en m), avec k le nombre d'onde. La célérité de l'onde dans le milieu fait le lien entre la fréquence et la longueur d'onde : $c = \lambda * f$ en $m.s^{-1}$ (Simmonds and MacLennan, 2005). Dans l'eau, la célérité du son varie entre 1450 et 1550 $m.s^{-1}$ en fonction de la température et de la salinité et peut être approchée par des formules comme celle de Mackenzie, (1981) pour calculer ces variables à une profondeur et un endroit donné. La Figure 2.3 schématise la propagation d'une onde plane acoustique à distance de la source.

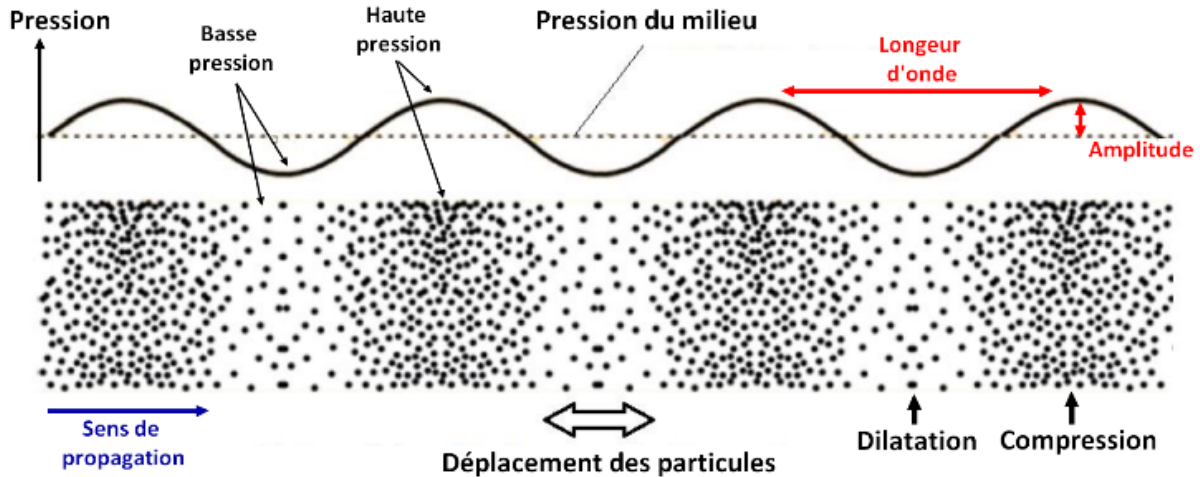


Figure 2.3. Propagation d'une onde acoustique plane sinusoïdale, adapté de Barcan *et al.* (2019).

Une onde acoustique transporte de l'énergie d'un point à un autre. L'intensité I (en $W.m^{-2}$) représente le flux d'énergie par unité de temps, passé à travers une surface unitaire. Elle est par définition, le carré de la perturbation de pression locale, p et de l'impédance Z du milieu de propagation, autrement dit, sa résistance : $Z = \rho * c$ avec c la célérité du son dans le milieu et ρ la densité du milieu. On obtient ainsi (Simmonds and MacLennan, 2005) :

$$I = \frac{p^2}{2 \rho c}$$

L'unité de pression est le pascal (Pa) dans le Système International mais présente une forte dynamique, couvrant une gamme de valeurs de plusieurs ordres de grandeur entre 10 à 10^{12} μPa . Pour faciliter sa représentation, la pression acoustique est convertie en décibels (dB), qui est une mesure logarithmique du rapport entre deux intensités I_{ref} et I_2 :

$$\left(\frac{I_2}{I_{ref}} \right)_{dB} = 10 \log \left(\frac{I_2}{I_{ref}} \right) = 20 \log \left(\frac{p_2}{p_{ref}} \right)$$

où I_{ref} est un niveau d'intensité de référence par rapport auquel I_2 est mesuré, correspondant généralement à une pression p_0 de 1 μPa . Ainsi, pour calculer le niveau d'intensité à 1 m de distance d'une source acoustique de 200 000 Pa (source level ou SL), sachant que l'intensité est proportionnelle au carré de la pression on obtient :

$$SL = 20 \log \left(\frac{200\,000}{0.000001} \right) = 226 dB \text{ re } 1 \mu Pa$$

2.3.2 Systèmes d'acquisition halieutiques

L'émission d'une onde acoustique dans l'eau est réalisée à l'aide d'émetteurs-récepteurs appelés sondeurs. En halieutique, les sondeurs sont souvent employés verticalement de la surface vers le fond. Le sondeur a deux fonctions : convertir l'énergie électrique en onde acoustique et convertir les ondes acoustiques réfléchies en signal électrique. Cette conversion est réalisée par des céramiques piézo-électriques qui convertissent la tension (en Volt) d'une courte impulsion électrique en onde mécanique et inversement. Le transducteur est la partie du sondeur qui effectue cette conversion. Il est composé d'une multitude de petites pièces piézo-électriques qui émettent en simultanément, avec la même intensité dans toutes les directions. Cette émission simultanée d'une même onde par plusieurs sources crée un phénomène d'interférences. Le signal émis par le transducteur aura une forme de cône dont le centre, appelé lobe principal, correspondra à la zone où toutes les ondes acoustiques sont constructives (Figure 2.4). Le lobe principal concentre la majeure partie de l'énergie émise. Les interférences destructives créent une séparation du volume insonnifié en plusieurs lobes secondaires dont le niveau d'énergie est bien plus faible. L'ensemble des lobes est appelé faisceau du sondeur.

Le transducteur d'un sondeur est conçu de manière à avoir une émission directionnelle. La fonction de directivité $D(\theta, \varphi)$ en coordonnées sphériques (avec θ et φ les angles du repères sphérique) est propre à chaque transducteur. L'ouverture des lobes principal et secondaires est définie par la fonction de directivité, qui peut être tracée en diagramme, dont un exemple est donné en Figure 2.4b. La directivité et donc la forme du faisceau est dépendante de la taille physique du transducteur et de sa fréquence de vibration. Pour une fréquence donnée, plus le transducteur est grand et plus le faisceau sera directif. De la même manière, à taille égale, plus la fréquence sera haute, plus le faisceau sera directif.

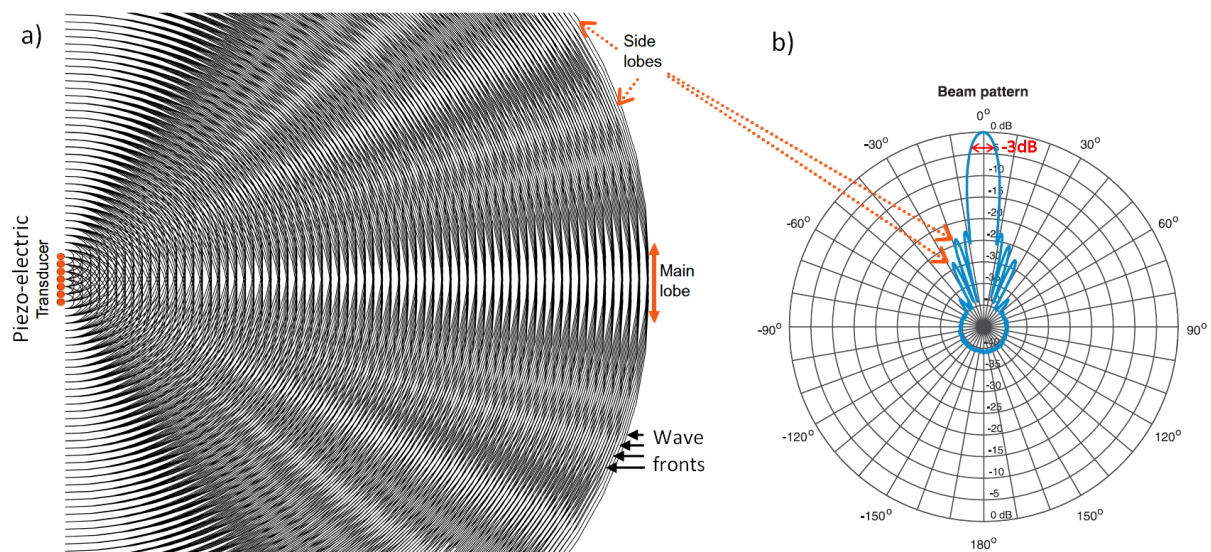


Figure 2.4. Forme du faisceau acoustique. a) Fronts d'ondes (arcs de cercle noirs) produits par les éléments (ronds oranges) du transducteur piézo-électrique espacés d'une longueur d'onde, agissant comme des « points source » et produisant des interférences constructives et destructives lors de leur propagation, construisant ainsi le faisceau (Figure adaptée de Simmonds and MacLennan 2005). b) Forme du faisceau, pour un transducteur Simrad ES38-7, adapté de la documentation du transducteur par Kongsberg Maritime. L'atténuation à 3dB est indiquée en rouge.

L'énergie est maximale au centre du faisceau ; l'angle nominal (ou angle solide) d'un transducteur est celui pour lequel on obtient une atténuation de l'énergie de 3dB par rapport au centre. Cet angle sert de référence pour chaque transducteur, et est généralement indiqué dans le nom de l'instrument. Par exemple, le transducteur ES38-7 à 38kHz de la Figure 2.4b a un angle nominal de 7°.

Le sondeur émet des impulsions d'une durée définie τ . La combinaison de τ et du temps de réception du sondeur est appelé « ping ». La cadence de tir indique le nombre d'impulsions émises par unité de temps.

Lors de sa propagation dans le milieu, l'onde acoustique perd progressivement son énergie à cause de deux mécanismes principaux : i) l'absorption de l'énergie au cours de la propagation dans le milieu et ii) l'élargissement du faisceau conique avec l'augmentation de la profondeur réduisant l'intensité du signal. La viscosité et la conduction thermique du milieu entraîne une absorption de l'énergie transmise qui est transformée en chaleur. Le coefficient d'absorption de l'onde α est proportionnel au carré de la fréquence, ainsi plus la fréquence est haute, plus sa portée est faible.

En parallèle, l'élargissement du faisceau conique avec la profondeur augmente le volume échantillonné et en conséquence, réduit le flux d'énergie par unité de surface transmis par la source : l'énergie se disperse et l'intensité acoustique diminue en suivant la loi de décroissance $I = I_{inc}/R^2$. I_{inc} représente l'intensité de l'onde incidente et R la distance au transducteur émetteur.

Pour corriger ces deux causes d'atténuation de l'onde, un gain variable dans le temps ou TVG (Time Variable Gain) est appliqué au signal à sa réception et s'exprime dans le domaine logarithmique par : $20 \log R + 2\alpha R$ pour compenser la mesure sur la diffusion volumique.

2.3.3 Rétrodiffusion par une cible

Toute variation d'impédance dans le milieu propagateur réfléchit et disperse une partie de l'énergie incidente. On appelle « cible » tout corps dont l'impédance est différente de celle du milieu et réfléchissant l'onde incidente. L'énergie rétrodiffusée est la part de l'énergie réfléchie qui repart vers le transducteur. La capacité de la cible à réfléchir l'onde est mesurée grâce au ratio entre l'intensité de l'onde incidente I_{inc} et celle de l'onde réfléchie I_r mesurée à 1 m de la cible, telle que :

$$\sigma_{bs} = R^2 * I_r / I_{inc}$$

où σ_{bs} représente la section de rétrodiffusion de la cible (backscattering cross section), exprimée en unité de surface (m^2).

La Target Strength (TS) de la cible, en dB, est la grandeur logarithmique correspondant à σ_{bs} et s'exprime :

$$TS = 10 * \log(\sigma_{bs})$$

Le volume de confusion V_0 d'une impulsion, calculé comme suit, est le volume dans lequel on ne peut pas distinguer les réflecteurs les uns des autres s'ils sont plusieurs. Pour pouvoir mesurer la TS d'une cible individuelle, elle doit donc être seule dans ce volume V_0 .

$$V_0 = c \tau \Psi R^2 / 2$$

Avec τ la durée de l'impulsion émise par le sondeur, R la distance de la cible au faisceau et Ψ l'angle équivalent représentant la directivité du faisceau. La résolution verticale du sondeur, définissant la distance minimum permettant de distinguer deux cibles l'une de l'autre est égale à $c * \tau / 2$. Elle varie selon la fréquence d'émission donc plus la fréquence est élevée, plus la résolution est fine.

Les transducteurs utilisés en halieutiques sont en général des transducteurs à faisceaux scindés (« split-beam »), ils sont séparés en plusieurs cadrans. Cette propriété permet de connaître la position de la cible dans le faisceau en calculant le déphasage entre les ondes reçues sur les différents cadrans. On a vu que les transducteurs ont une directivité, ainsi, une cible située sur l'axe du faisceau là où l'énergie est maximale, ne donnera pas le même écho que si elle est excentrée dans le faisceau. Connaître la position de la cible dans le faisceau permet donc de corriger la mesure pour compenser

la perte de signal due à la forme du faisceau. La mesure de déphasage aide aussi à reconnaître des cibles situées à la même profondeur qui pourraient être prises pour une cible unique, mais qui ne sont pas au même endroit du faisceau.

La rétrodiffusion par une cible acoustique n'est pas constante, elle varie en fonction de la longueur d'onde incidente et de la taille de cible (L). On distingue deux régimes de rétrodiffusion des ondes acoustiques, illustrés en **Figure 2.5**.

i) Le **régime de Rayleigh**, lorsque la cible est très inférieure à la longueur d'onde : $L \ll \lambda$.

Dans ce régime, la cible réfléchit l'onde incidente dans toutes les directions, c'est la loi de diffusion de Rayleigh. Seule une faible proportion de l'onde incidente est réfléchie vers le sondeur. L'énergie ainsi rétrodiffusée augmente très fortement avec la fréquence et dépend du volume de la cible. Lorsque la longueur d'onde est trop grande par comparaison avec la taille de la cible, l'énergie rétrodiffusée est si faible que la cible n'est pas détectée par le récepteur.

ii) Le **régime géométrique**, lorsque la taille de la cible est supérieure à la longueur d'onde : $L \gg \lambda$.

Dans ce régime, la cible est bien plus large que la longueur d'onde. L'onde incidente est réfléchie par la surface de la cible dans une seule direction, selon les lois de réflexion géométrique de Descartes. Dans ce cas, la réponse acoustique est indépendante de la fréquence et tend vers une constante qui est fonction de la taille de la surface réfléchissant l'onde incidente. L'orientation de la cible par rapport à l'axe du sondeur devient un critère essentiel. Si la surface de la cible est orientée perpendiculairement à la surface du sondeur (incidence dite *normale*), l'énergie incidente sera entièrement réfléchie vers le récepteur. Lorsque l'orientation de la cible varie, l'angle de réflexion change également et est égal à l'angle d'incidence.

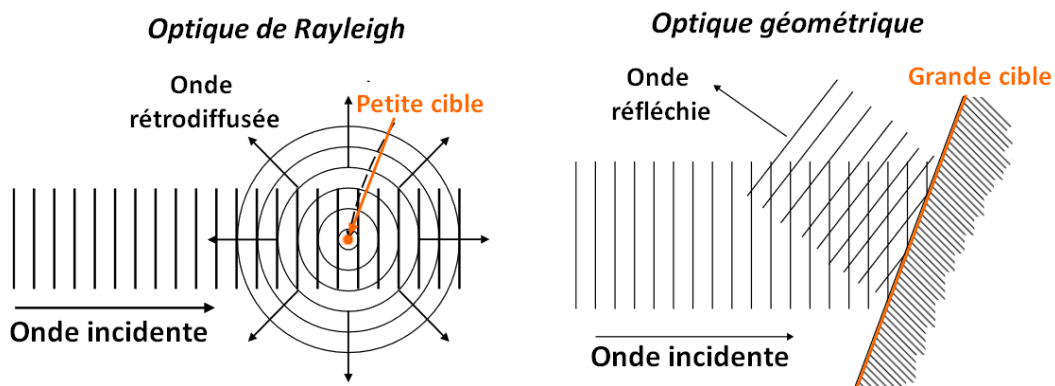


Figure 2.5. Régimes de rétrodiffusion de l'onde incidente en fonction de la taille de la cible, adapté de Simmonds and MacLennan (2005).

En résumé, la fréquence d'émission a un impact énorme sur la rétrodiffusion du son. Plus elle est basse, plus la portée du sondeur sera profonde. Pour les fréquences acoustiques classiquement utilisées, 18, 38, 70, 120 et 200kHz, la portée est en moyenne de 1500, 1000, 500, 250 et 120m, respectivement. De plus, le choix de la fréquence est lié à la taille des cibles dont on veut étudier la réponse. Plus une cible sera grande, plus il sera possible d'utiliser une basse fréquence avec une longue portée. Au contraire, les petites cibles risquent de se retrouver au début de la diffusion en régime de Rayleigh, où la réponse acoustique sera si faible qu'elles ne pourront être détectées par le récepteur. Pour étudier diverses tailles de cibles, il est nécessaire d'utiliser plusieurs fréquences à la fois.

2.3.4 Réponse acoustique volumique et écho-intégration

Déterminer la valeur des cibles individuelles n'est pas toujours possible, surtout lorsque le volume du faisceau ou la distance au sondeur sont grands. Dans ce cas, le signal acoustique est intégré sur une unité de volume regroupant la réponse de plusieurs cibles à la fois.

Cette intégration s'appuie sur un principe de linéarité : le signal acoustique reçu par l'échosondeur est la combinaison linéaire des échos de toutes les cibles présentes dans le volume échantillonné (Simmonds and MacLennan, 2005). Ainsi, si toutes les cibles observées ont des propriétés acoustiques similaires, le signal reçu par unité de volume est proportionnel à la densité des cibles. Ce principe suppose que les cibles soient réparties aléatoirement et de façon homogène dans le faisceau, que leur densité ne soit pas assez forte pour produire une extinction (absorption de l'onde lors de sa propagation dans l'agrégation ou le banc) ni de réflexions multiples au sein de l'agrégation, et que les cibles soient espacées d'une distance supérieure à la longueur d'onde.

En appliquant ce principe, la réponse acoustique d'un volume V_0 peut être calculée en dB par unité de volume, appelée s_v (ou volume backscattering coefficient). Le s_v est l'équivalent de la somme de toutes les σ_{bs} des cibles présentes dans le volume échantillonné V_0 .

$$s_v = \Sigma(\sigma_{bs})/V_0$$

Son équivalent logarithmique, le S_v en dB re 1 m^{-1} est déterminé par :

$$S_v = 10\log(s_v)$$

Lorsque l'on veut déterminer la réponse acoustique d'une zone d'étude en moyennant le s_v sur un volume plus large que le volume échantillonné V_0 , par exemple en calculant la réponse sur plusieurs pings consécutifs et sur des larges couches de profondeur, on réalise une écho-intégration du signal acoustique. L'écho-intégration est réalisée sur des cellules dont la taille est délimitée verticalement par des bornes de profondeur et horizontalement par une unité d'échantillonnage élémentaire (ESU) qui peut être une distance, une unité de temps ou un nombre de pings. Lorsque l'unité élémentaire choisie est la distance, elle se nomme Elementary Sampling Distance Unit (ESDU). L'énergie acoustique est ensuite intégrée sur chaque cellule d'écho-intégration.

Lorsque le niveau de rétro-diffusion de volume (S_v) est écho-intégré sur un volume supérieur à V_0 , on utilise plutôt le terme MVBS (Mean Volume Backscattering Strength ; en dB re 1 m^{-1}).

La réponse acoustique s_v peut être intégrée sur une couche de profondeur, produisant ainsi l'indice de réflexion surfacique s_a . Cette variable est sans unité, mais elle est souvent exprimée en $\text{m}^2 \cdot \text{m}^{-2}$ pour refléter le produit de σ_{bs} intégré sur une surface (en m^2) par l'épaisseur de la couche de profondeur intégrée (en m^2 ; MacLennan et al., 2002).

$$s_a = \int_{z_1}^{z_2} s_v dz$$

Le s_a est le plus souvent employé sous la forme du NASC (Nautical Area Scattering Coefficient), représentant la valeur du s_a rapporté à un mile nautique (soit 1852m) en $\text{m}^2 \cdot \text{nmi}^{-2}$.

$$NASC = 4\pi(1852)^2 s_a$$

La **Figure 2.9** fournit un exemple de données acoustiques acquises à 38kHz avec un sondeur halieutique installé sous la coque d'un navire. Cette représentation des données acoustiques (MVBS) en fonction de la colonne d'eau (axe vertical) et du temps ou de la distance (axe horizontal) est appelée échogramme. L'intensité du signal acoustique est indiquée grâce à la palette de couleurs.

2.3.5 Détection de cibles individuelles

Dans certains cas, il est possible d'obtenir la valeur des TS à partir de l'écho rétrodiffusé si les cibles individuelles situées dans le faisceau sont séparées et discernables les unes des autres (Korneliussen, 2018), notamment lorsque la densité des organismes étudiés est faible.

Les transducteurs acoustiques sont découpés en plusieurs cadrans (split-beam) permettant de calculer les angles longitudinaux φ_{al} (along angle) et transversaux φ_{ath} (athward angle, Simmonds and MacLennan, 2005; Bassett et al., 2020) correspondant à la position d'une cible dans le faisceau. L'angle d'excentrage (off-axis angle) φ est défini pour chaque transducteur par $\varphi = \sqrt{\varphi_{al}^2 + \varphi_{ath}^2}$, il permet de situer la cible dans le faisceau. Les maximum locaux d'intensité (ou pics d'intensité) sont détectés dans chaque ping. Une fenêtre de 0.3m centrée autour d'un pic d'intensité permet de calculer la valeur de l'intensité de la cible v_{targ} en fonction de la fréquence et en lui appliquant une transformée de Fourier (FFT). La réponse en fréquence de la cible TS(f) est ensuite calculée en suivant :

$$TS(f) = 20 \log_{10}(|v_{targ}|) + 2 * 20 \log_{10}(r) + 2\alpha(f)r + 2G(f) + b(\varphi, f)$$

où f est la fréquence, r est la profondeur par rapport à la surface du sondeur du pic d'intensité dans le faisceau en m, $\alpha(f)$ le coefficient d'atténuation dépendant de la fréquence en dB/m, $G(f)$ est la courbe de gain calculée lors de la calibration en dB re 1 m² et $b(\varphi, f)$ la compensation de directivité en dB re 1 m² corrigeant la valeur de la TS en fonction de sa localisation dans le faisceau (Bassett et al., 2020; Cotter et al., 2021b). La taille de la fenêtre centrée autour du pic d'intensité v_{targ} impacte la réponse de la cible. Une fenêtre plus longue signifie que davantage de données sont capturées et que le spectre résultant aura une résolution fréquentielle plus élevée. Au contraire, une fenêtre aussi courte que quelques centimètres peut capturer plus précisément la rétrodiffusion d'une cible ponctuelle ou d'un poisson individuel (Demer et al., 2017). Lorsque l'organisme détecté reste dans le faisceau pendant plusieurs pings consécutifs, une cible individuelle peut être détectée sur un ensemble de pings. L'ensemble des détections correspondant à une même cible s'appelle une trace (ou plus couramment, une *track*). Un exemple est visible en Figure 2.8.

2.3.6 Acoustique large bande

Jusqu'à maintenant, l'émission par le sondeur a été considérée constante en fréquence durant toute la durée d'impulsion. Cette émission à longueur d'onde constante est appelée Continuous Wave (CW) ou bande étroite (narrow band).

Cependant, il est possible de modifier la fréquence de l'onde émise pendant la durée du pulse, c'est ce qu'on appelle un signal à modulation de fréquence ou Frequency Modulation (FM). Le type de signal modulé utilisé en acoustique halieutique est le chirp, un signal modulé linéairement généralement des basses vers les hautes fréquences. Les deux types de pulses sont illustrés en Figure 2.6. L'énergie d'un signal émis FM peut être transmise de manière uniforme sur l'ensemble des fréquences de la bande (*fast ramping*) ou de manière croissante jusqu'à la fréquence centrale avant de décroître symétriquement jusqu'à la dernière fréquence (*slow ramping*). Le *slow ramping* favorise la discrimination entre les cibles, en attribuant un niveau d'énergie différent aux fréquences composant le pulse, alors que le *fast ramping* a un meilleur rapport de signal sur bruit.

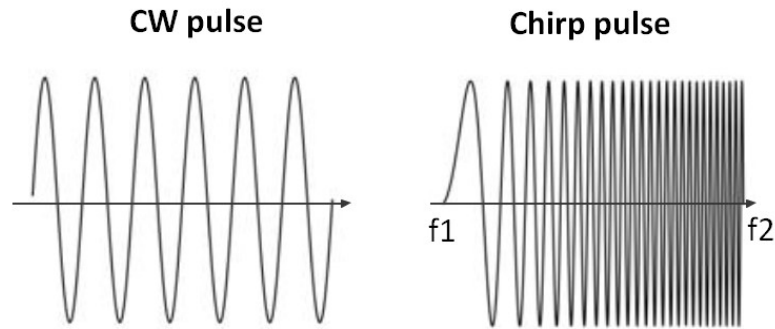


Figure 2.6. Forme du signal émis ou pulse pour une émission en bande étroite (CW pulse) ou en large bande (chirp pulse), adapté de Demer *et al.* (2015). Les fréquences f_1 et f_2 représentent les extrêmes de la bande de fréquence du signal FM.

Le signal acoustique large bande rétrodiffusé par les cibles est modifié grâce à une étape de compression d'impulsion (pulse compression). Cette étape consiste à appliquer un filtre, dit matched filter (Turin, 1960), au signal reçu qui permet de réduire la longueur du pulse, tout en conservant la quantité d'énergie transmise. Le processus complet est expliqué en détail dans Andersen *et al.* (2021). Ses avantages principaux sont d'améliorer le rapport de signal-sur-bruit (en réduisant le bruit) et d'augmenter la résolution spatiale du signal le long de l'axe du faisceau acoustique. La distance minimale nécessaire pour distinguer deux cibles proches est donc plus faible en FM qu'en CW, un atout pour la détection de cibles individuelles.

Le spectre en fréquence du signal reçu est extrait en appliquant une transformée rapide de Fourier (FFT). La taille de la fenêtre de Fourier est modifiable et joue sur la résolution temporelle et spectrale de l'écho reçu. Une grande fenêtre de Fourier assurera de conserver une grande proportion de la bande de fréquence (bonne résolution fréquentielle), mais diminuera la résolution spatiale et temporelle, il sera plus difficile de discriminer deux cibles proches (Demer *et al.*, 2015). En fonction du traitement voulu, la taille de la fenêtre de Fourier varie généralement en multiples de la longueur de pulse τ .

L'acoustique large bande est un outil précieux en acoustique halieutique. Il procure une meilleure résolution spatiale, par comparaison avec l'émission CW, et une réponse acoustique continue dans une bande de fréquences : au lieu d'avoir des points discrets à certaines fréquences seulement, le large bande offre la possibilité de mesurer une partie du spectre de la cible (TS) ou de l'énergie volumique rétrodiffusée (S_v) sur une bande de fréquences de quelques dizaines de kHz, facilitant l'interprétation du signal acoustique et son interprétation biologique. Dans l'idéal, une réponse de cible sur une bande de fréquence assez large pourrait suffire à déterminer la nature de l'organisme biologique en comparant la TS ainsi mesurée à des réponses théoriques de TS (voir Figure 2.10 ; Horne, 2000; Simmonds and MacLennan, 2005; Stanton *et al.*, 2012). Un exemple de S_v obtenu en large bande (centrée autour de 120kHz) est illustrée en Figure 2.7. La Figure 2.8 présente la réponse en fréquence de cibles individuelles extraites vers 500m de profondeur à l'aide de données large bande centrées autour de 38kHz, sur la bande 35-45 kHz.

Bien que très prometteuse, cette technique se heurte à plusieurs limitations. Le volume de données acquis est très important et nécessite des traitements beaucoup plus complexes que l'émission en CW. Les paramètres à définir lors de l'émission et du traitement du signal sont très nombreux. Un changement, même relativement simple, dans la forme du signal émis ou pendant l'extraction du signal reçu peut faire varier l'information acoustique assez fortement et rendre la comparaison des résultats d'une étude à l'autre assez complexe (e. g. seuil d'extraction de TS, longueur du pulse émis, forme du signal émis). Enfin, il faut souvent trouver un compromis entre la résolution spatiale/temporelle et fréquentielle lors du traitement du signal, ce qui ne garantit pas de toujours

pouvoir extraire correctement toutes les informations des cibles détectées (Agersted *et al.*, 2021a). Dans le cas de zones denses notamment, augmenter la résolution spatiale du signal pour mieux discriminer deux cibles fait perdre en résolution fréquentielle, ce qui diminue l'intérêt apporté par le large bande (Holliday, 1972; Cotter *et al.*, 2021a).

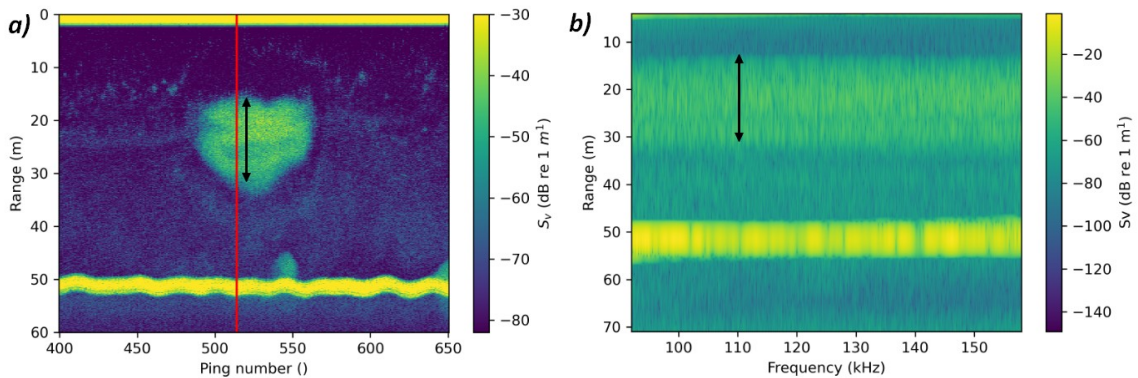


Figure 2.7. Echogramme de Sv(f) en large bande. a) Sv en fonction des pings d'émission et de la portée du sondeur. On observe une agrégation entre 10 et 30m dont l'épaisseur est indiquée par une flèche noire puis le fond à 50m. b) Réponse en fréquence du ping indiqué par un trait vertical rouge sur la figure a). La variation de Sv est indiquée en fonction de la fréquence et de la portée du sondeur. On retrouve l'agrégation indiquée en noir et le fond à 50m. Figure adaptée de Andersen *et al.* (2021).

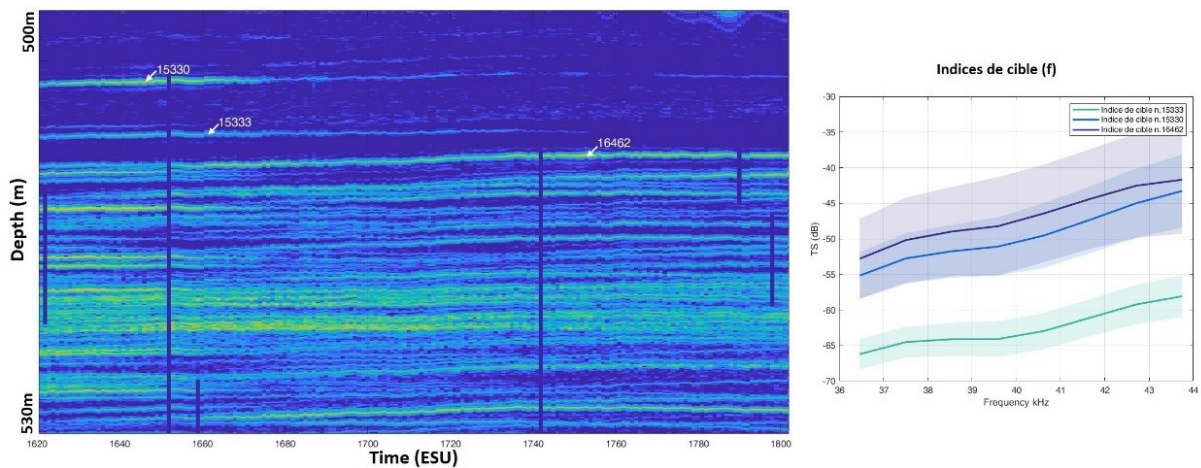


Figure 2.8. A gauche, extrait d'échogramme large bande sur le transducteur centré autour de 38kHz entre 500 et 530m (MVBS en dB re 1 m⁻¹). Les cibles individuelles sont visibles sur l'échogramme, par des lignes quasi-horizontales dont l'intensité du MVBS est plus forte que le fond. Elles sont détectées pendant plusieurs pings consécutifs, créant des tracks. Trois cibles sont indiquées en blanc correspondant aux tracks 15330, 15333 et 16462. Suite à l'extraction de ces cibles, la réponse TS(f) discrétisée sur la bande de fréquence 36-44kHz de chaque cible est visible sur le graphique de droite. Les courbes indiquent la TS(f) moyennée sur tous les pings dans lesquels la track a été détectée et les zones grisées la déviation standard de TS(f) sur tous les pings.

Calibration

Pour assurer une répétabilité des mesures acoustiques et la comparaison des signaux entre différents appareils, les sondeurs sont régulièrement calibrés. Cette opération est réalisée en mesurant la réponse acoustique d'une cible artificielle dont la TS est parfaitement connue. Des billes de cuivre (avec des tailles adaptées à chaque fréquence) ou de carbure de tungstène (avec l'avantage qu'une bille d'une taille unique est utilisable pour plusieurs fréquences) sont généralement utilisées. Les mesures se font en déplaçant la bille de façon à ce qu'elle parcoure l'ensemble du faisceau. Les différences entre les TS mesurées par le sondeur dans le faisceau et dans l'axe et les valeurs théoriques de la bille, permettent de corriger le gain du sondeur et sa directivité, afin que les futures acquisitions

soient des valeurs absolues (Foote et al., 1987; Demer et al., 2015). La calibration doit être faite pour chaque fréquence, durée d'impulsion et puissance d'émission utilisées lors des acquisitions.

2.3.7 Structuration du micronecton en milieu pélagique : les couches diffusantes

Lorsque les écosystèmes pélagiques sont étudiés par acoustique active, on observe la distribution des organismes en différentes structures spatio-temporelles. Une partie des espèces ont un comportement grégaire marqué et se regroupent en bancs, formant des agrégations denses dont la structuration spatiale est très caractéristique. C'est le cas notamment de certaines espèces de thons, et de petits pélagiques (e.g. sardines ou anchois ; Holliday, 1972; Bertrand et al., 2002; Scouling et al., 2023).

En dehors de ces espèces, l'écosystème pélagique hauturier est plus généralement structuré en couches diffusantes (ou sound scattering layers). Ces couches ont été observées pour la première fois pendant la Seconde Guerre mondiale, où des rapports ont fait état d'un 'faux fond' détecté par acoustique (Eyring et al., 1948). Le fait que c'était un écho de fond trompeur est devenu évident lorsque la couche s'est rapprochée de la surface pendant la nuit et a plongé pendant la journée, amenant Johnson (1948) à postuler que la couche était constituée d'organismes vivants présentant un comportement de migration verticale circadienne. Cette hypothèse a été confirmée par une observation directe depuis un sous-marin habité qui a plongé dans l'océan Pacifique, démontrant que les myctophidés, ne se regroupant pas en bancs, constituaient une proportion importante de la faune composant la couche migrante (Barham, 1966). Tont (1976) a ensuite défini plus précisément le terme de couche diffusante en acoustique suite à des observations dans le Pacifique, comme des couches de signal acoustique composées d'organismes dont la réponse acoustique ne peut être résolue individuellement. Ces couches sont délimitées en profondeur par le gradient vertical de l'intensité acoustique (voir Figure 2.9).

Leur structure verticale est parfois corrélée aux gradients de variables physiques et biologiques comme la température, la salinité, l'oxygène (Bertrand et al., 2010; Bianchi et al., 2013; Netburn and Koslow, 2015), la production primaire (Peña, 2024) ou encore la bathymétrie (Cascão et al., 2019). Suivant ce constat, il est donc logique d'observer des structures de couches diffusantes très variées d'un océan ou d'une région à l'autre. La caractérisation et la classification des différentes couches diffusantes fait l'objet de nombreuses études depuis les années 2000 (Bertrand et al., 1999; Ariza et al., 2016; Klevjer et al., 2016; Blanluet et al., 2019; Czudaj et al., 2021).

Les couches diffusantes sont également sujettes à une forte variabilité journalière puisque les organismes les composant participent à la DVM, entre les couches de surface et les profondeurs mésopélagiques (Benoit-Bird et al., 2009; Brierley, 2014).

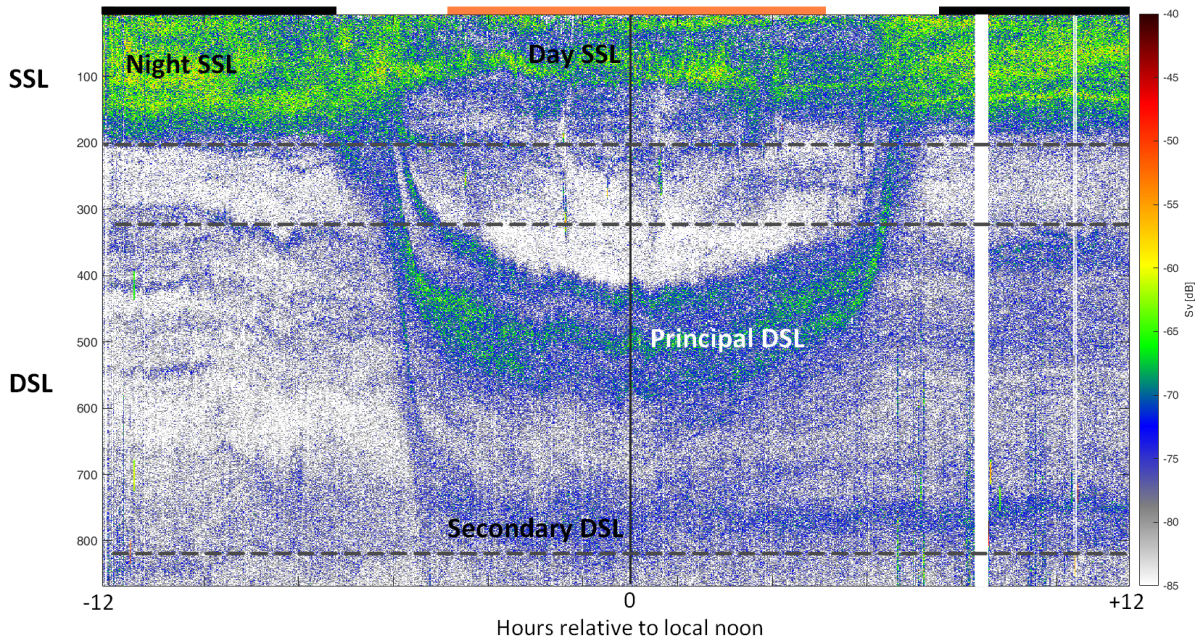


Figure 2.9. Exemple de données acoustiques à 38kHz acquises pendant 24h montrant les principales couches de diffusion de jour et de nuit dans le Pacifique tropical. L'échogramme représente le Sv (en dB re 1 m^{-1}) extrait des données EK60 de WARMALIS 1, acquises à 2°S de latitude et 162°E de longitude. Les barres horizontales situées en haut de la figure indiquent les heures de nuit en noir et les heures de jour en orange. Les couches diffusantes de la couche épipélagique sont appelées SSL pour Surface Scattering Layer et les couches de diffusion dans la couche mésopélagique sont indiquées par DSL (Deep Scattering Layer).

S'il est relativement facile d'observer la structuration verticale des couches diffusantes à l'aide de l'acoustique, définir leur contenu biologique s'avère plus complexe. Leur composition regroupe des organismes très divers, appartenant à plusieurs compartiments du réseau trophique, créant un mélange d'espèces très variées avec une grande distribution de taille. Les couches diffusantes sont notamment composées de zooplancton, dont la taille est comprise entre 0.2 et 20mm, comprenant des copépodes, des petits gélatineux, des larves de crustacés ou des mollusques (Mair et al., 2005; Dunn et al., 2023). Le micronecton est l'autre composante des couches diffusantes, incluant tous les organismes dont la taille est comprise entre 2 et 20cm (voir la définition du micronecton en 1.3). Ce mélange de taxons très variés, dont la composition change en fonction de la zone géographique, de la saisonnalité, de la profondeur et du cycle nyctéméral rend très compliqué sa description complète à l'aide de l'acoustique seule puisqu'il est impossible d'interpréter le signal acoustique sans y apporter de vérité terrain.

2.4. Autres méthodes d'échantillonnage du micronecton

Bien que l'acoustique active et le chalut soient les méthodes les plus employées, d'autres techniques servent également à l'observation du micronecton en milieu pélagique.

2.4.1 Mesures optiques

Les mesures optiques (photo ou vidéos) semblent à priori le meilleur moyen de remplacer les prélèvements par chalut par une méthode non destructive. Elles viennent suppléer le chalut en étant réalisées conjointement à l'acoustique, souvent avec un système de caméras installé sur une sonde acoustique (Graham et al., 2003; Ryan et al., 2009; Kloser et al., 2016; Marouchos et al., 2016; Thorvaldsen, 2018; Rosen et al., 2020; Allken et al., 2021). Des mesures optiques seules resteraient toutefois incomplètes puisque la quantification du micronecton passe par la détermination de la TS des cibles biologiques identifiées. Il est aussi possible de coupler l'optique au chalutage, pour observer

les profondeurs auxquelles les taxons sont pêchés ou estimer les taux d'évitement du chalut (Rosen and Holst, 2013).

Ces mesures restent cependant compliquées à mettre en place: au-delà de la couche épipelagique (~200m de profondeur), la lumière est quasiment absente du milieu. Il faut donc ajouter de la lumière artificielle aux capteurs optiques pour obtenir des images exploitables. L'éclairage impacte le comportement des organismes mésopélagiques en introduisant une perturbation du milieu qui se traduit par un évitement ou une attraction qui ne reflète pas le comportement naturel des organismes (Peña et al., 2020; Geoffroy et al., 2021; Benoit-Bird et al., 2023). Enfin, le volume de données obtenu est énorme et peut nécessiter le développement d'outils d'automatisation par intelligence artificielle pour traiter les images.

2.4.2 ADN environnemental

L'ADN environnement est une technique en plein essor dans les approches écosystémiques. Le principe fondamental est de prélever une certaine quantité d'eau dans le milieu étudié afin de séquencer le génome de tous les organismes présents. Les organismes biologiques laissant de faibles quantités d'ADN dans les milieux qu'ils parcourent, il apparaît potentiellement possible de détecter les espèces qui sont passées par ces milieux. Ces séquences d'ADN sont ensuite comparées aux résultats de chalutage pour identifier les espèces présentes ou utilisées seules lorsque la séquence ADN d'une espèce est déjà connue. En milieu pélagique, il n'est pas toujours possible de confirmer que l'espèce échantillonnée à un temps t dans une zone précise est bien présente et que l'ADN n'a pas été transporté depuis un autre endroit. Toutes les espèces de micronecton n'ont pas encore été séquencées, laissant une incertitude sur la correspondance biologique de l'ADN prélevé dans les bases de données. Toutefois, cette méthode est actuellement très utilisée dans l'étude des écosystèmes pélagiques en général et de nouveaux développements méthodologiques sont en cours de création (Bessey et al., 2021; Govindarajan et al., 2022; Cote et al., 2023; He et al., 2023).

2.5. De la physique à la biologie : couplage des méthodes de mesure

Chaque méthode de mesure a une distribution spatio-temporelle différente. Combiner plusieurs observations apparaît donc comme la meilleure manière de décrire les écosystèmes dans leur ensemble. Toutefois, faire le lien entre plusieurs mesures définies par des unités et des méthodologies différentes, introduit de nombreux biais qu'il est nécessaire de comprendre et caractériser.

2.5.1 Couplage des données acoustique-chalut en halieutique

Les deux méthodes les plus souvent combinées dans l'étude du micronecton, et plus généralement des organismes pélagiques, sont l'acoustique et le chalut. Cette combinaison est employée tant pour des études d'estimation de stock et de biomasse mono-spécifiques, notamment sur les espèces de poissons et crustacées commercialisées (Simmonds, 2003), que pour des approches écosystémiques (Escobar-Flores et al., 2019).

Un des principes de l'acoustique active est que le signal rétrodiffusé par un volume échantillonné regroupant plusieurs cibles individuelles, peut-être défini par la somme linéaire des contributions de toutes les cibles réfléchissant l'énergie incidente dans ce volume (Simmonds and MacLennan, 2005). Connaître la composition taxonomique et la distribution des tailles des organismes est donc un point clé pour interpréter les données acoustiques. Le chalut, lorsque réalisé conjointement aux mesures acoustiques, renseigne sur la composition en espèces des agrégations,

permettant d'interpréter l'acoustique avec une vérité terrain. Néanmoins, les données acoustiques, dont l'unité est un ratio d'intensités en décibels entre l'onde émise et réfléchi, ne peuvent être comparées directement aux échantillons de chalut fournissant une abondance, une biomasse et une distribution de tailles pour un ensemble d'espèces. Pour passer d'une mesure à l'autre, il faut pouvoir convertir la réponse acoustique en biomasse, ou inversement. En partant de l'hypothèse que la densité acoustique volumique (MVBS), est la combinaison linéaire des contributions des organismes présents dans le volume échantillonné, convertir l'acoustique en biomasse demande de renseigner trois variables :

i) La MVBS de l'agrégation

Cette grandeur MVBS est issue de la mesure acoustique soit sur une ou plusieurs fréquences discrètes (mode CW), soit en large bande (FM).

ii) La densité des organismes dans l'agrégation observée

Celles-ci est issue de l'échantillonnage au chalut. La densité des organismes dans une agrégation ou une couche diffusante est généralement estimée en rapportant l'abondance des organismes capturés au volume échantillonné par le chalut. Le volume est soit mesuré par un volucompteur mécanique, soit calculé en fonction de la surface d'ouverture du chalut, multipliée par la distance de pêche. Des exemples de calculs de volume pour plusieurs chaluts pélagiques sont décrits dans [Woods et al. \(2022\)](#).

iii) La valeur de TS de toutes les espèces capturées

Cette grandeur peut être mesurée *in situ* ou bien estimée sur la base de modèles. L'estimation de cette troisième variable est particulièrement sensible. La TS dépend à la fois de la forme et du matériau composant les cibles, mais aussi de l'orientation de ces dernières par rapport au faisceau incident, comme énoncé en section [2.3.1](#).

Mesure de TS *in situ*

L'idée la plus évidente pour obtenir la valeur de TS d'une espèce consiste à la mesurer *in situ* dans son milieu naturel. Dans ce cas, la cible étudiée doit être isolée dans le volume échantillonné. La mesure doit se faire dans une zone où la densité d'organismes est assez faible pour détecter des cibles individuelles ([Sawada et al., 1993](#)) ou en utilisant une sonde acoustique qui puisse s'approcher au plus près des cibles d'intérêt et ainsi réduire le volume d'échantillonnage ([Warren, 2001](#)). Néanmoins, l'évitement observé au passage des appareils de mesure ([Peña et al., 2020](#); [Benoit-Bird et al., 2023](#)) rend parfois ces méthodes difficilement applicables. Pour contrer cette difficulté, une cible peut être isolée artificiellement dans un dispositif en mer ou en aquarium le temps de la mesure ([Yasuma et al., 2006](#); [Dunn et al., 2023](#)). En revanche, cet isolement forcé peut modifier le comportement et l'orientation de l'organisme par rapport à l'onde incidente et potentiellement affecter la valeur de la TS par rapport à celle qui aurait été mesurée en milieu naturel. Quelle que soit la méthode employée, il est essentiel de répliquer les mesures, sur un panel d'individus représentatifs d'une espèce qui reflètent sa variabilité de taille et d'orientation, afin d'obtenir une distribution de valeur de TS statistiquement significative ([Salvetat et al., 2020](#)).

De nombreux exemples de mesure *in situ* de TS à plusieurs fréquences sont disponibles dans la littérature. On peut citer notamment le maquereau en Atlantique (*Scomber Scomber*) par [Scouling et al., \(2017\)](#), le colin d'Alaska (*Theragra chalcogramma*) par [Foote and Traynor \(1988\)](#), le merlu du Pacifique Nord (*Merluccius productus*) par [Traynor, \(1996\)](#) mais aussi des myctophidés comme le *Stenobrachius leucopsarus* par [Yasuma et al. \(2006\)](#), des méduses comme *Chrysaora melanaste* par [Taylor \(2014\)](#), *Periphylla periphylla* par [Klevjer et al. \(2009\)](#), *Chrysaora hysoscella* et *Aequorea*

aequorea par [Brierley et al., 2004](#) ou des siphonophores par [Warren \(2001\)](#). Enfin, de nombreuses études se sont concentrées sur le krill comme *Euphausia pacifica*, *Euphausia superba* et *Meganyctiphanes norvegica* par [Miyashita \(1996\)](#), [Pauly and Penrose \(1998\)](#) et [Calise and Knutsen \(2012\)](#), respectivement. Chaque mesure de TS est en partie dépendante de la zone géographique où elle prend place, du fait de la dépendance de la propagation des ondes acoustiques à la température et la salinité et l'éventuelle variation du comportement d'une même espèce entre deux écosystèmes distincts. Il est cependant courant, particulièrement pour les espèces peu documentées, que les TS mesurées dans zone donnée servent à des travaux réalisés ailleurs. Bien que pouvant induire un biais dans les études basées sur le lien acoustique-chalut, cette solution est souvent la seule accessible, quand mesurer la TS d'une espèce adaptée au milieu d'étude s'avère impossible. Ce peut être le cas lorsqu'il n'est pas possible de faire une campagne océanographique ou lorsque l'espèce étudiée ne peut être isolée ou détectée facilement (par exemple, une espèce mélangée à d'autres dans une même agrégation ou résidant dans des couches profondes).

Modèles de rétrodiffusion

Estimer la valeur d'une cible peut également passer par une représentation mathématique de sa réponse acoustique en se basant sur des modèles de rétrodiffusion (ou backscattering models). Ces modèles, apparus dans les années 1960 ([Haslett, 1965](#)), permettent de calculer une approximation du σ_{bs} (ou TS en dB) d'un individu en modélisant la rétrodiffusion acoustique d'une forme approchant celle de l'espèce étudiée. Ils sont largement utilisés car cette méthode a l'avantage de permettre de modéliser un large spectre de formes (sphère, cylindre, sphéroïde) dont les caractéristiques physiques (densité, élasticité...) sont définies au plus proche de l'organisme modélisé ([Stanton et al., 1998a](#)). La modélisation théorique des TS présente l'avantage de s'affranchir des mesures *in situ* et de pouvoir étudier l'impact de la variation de l'orientation et de la taille d'un organisme en peu de temps. Néanmoins, il est obligatoire de connaître les valeurs de paramétrisation les plus proches possibles de l'organisme étudié, mesures souvent réalisées *ex situ* en conditions expérimentales ([Pauly and Penrose, 1998](#)). De plus, certains modèles sont optimisés pour une espèce spécifique, ce qui complexifie les études écosystémiques définies par une grande diversité d'espèces. L'incertitude de la TS ainsi modélisée doit être estimée et comparée à des mesures *in situ* pour obtenir une compréhension complète de la diffusion du son par les organismes biologiques.

Les modèles acoustiques les plus utilisés se divisent en deux catégories en fonction de leur approche mathématique : les **modèles analytiques exacts** et les **modèles approchés** ([Jech et al., 2015](#); [Korneliussen, 2018](#)). Les modèles exacts calculent la solution d'une série modale exacte représentant la diffusion acoustique de formes géométriques. Ils ne sont utilisables qu'avec des formes simples (sphère, cylindre droits) et valides uniquement pour certains paramètres physiques assurant la convergence de leur solution. Les modèles approchés sont des approximations de modèles exacts simplifiés et permettent de modéliser des formes plus complexes, jusqu'à des formes 3D très proches des organismes réels ([Lavery et al., 2002](#)).

On distingue trois grandes catégories d'organismes aux propriétés physiques et morphométriques communes, rétrodiffusant le son de manière similaire : les organismes avec inclusion gazeuse dit *Gas Bearing*, les organismes dont la densité est proche de celle de l'eau dit *Fluid-like* et ceux possédant une coquille plus ou moins ferme dit *Elastic- ou Solid-shell*. Cette catégorisation des organismes, standardisée par [Stanton \(1989, 1994\)](#) et [Stanton et al. \(1998b, 1998a\)](#), est largement utilisée. Les paramètres communs à pratiquement tous les modèles sont la **forme et la taille** de l'organisme modélisé, le **contraste de densité** (g) et de **vitesse de propagation du son** (h) entre la cible et l'eau et l'**orientation** de la cible. La réponse acoustique en fonction de la fréquence de plusieurs

organismes classés par catégories est illustrée en **Figure 2.10** (les « fish » considérés sur cette figure contiennent une vessie gazeuse).

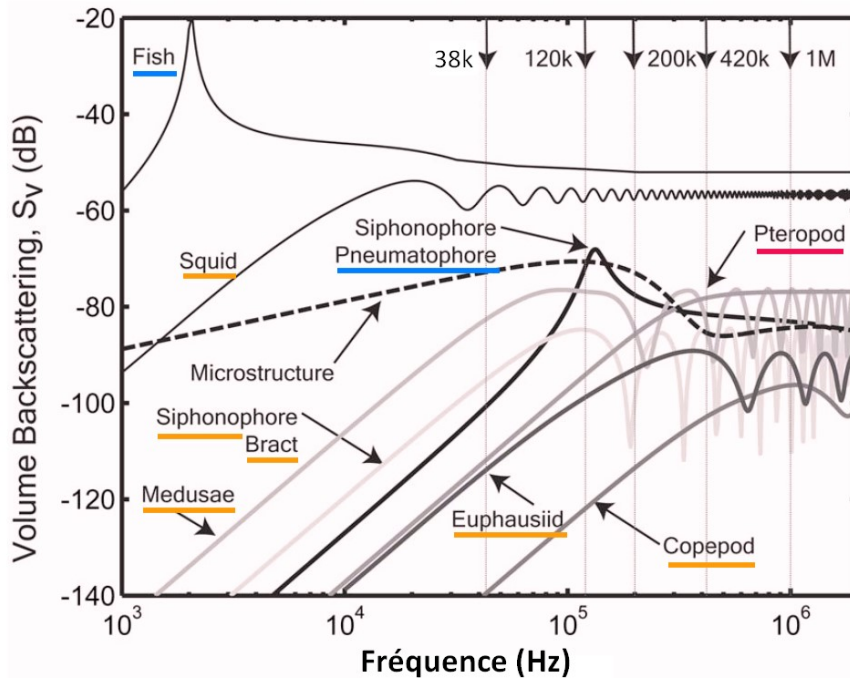


Figure 2.10. Réponse acoustique théorique de plusieurs catégories de réflecteurs, d'après Lavery et al. (2007). Les organismes Gas bearing sont indiqués en bleu, les Fluid-like en orange et les Solid-shell en rouge. Les « siphonophores bract » sont des organes natatoires qui ne possèdent pas d'inclusion gazeuse. Une microstructure étant un phénomène de turbulence physique à petite échelle, sa réponse acoustique n'est pas classée dans une catégorie de réflecteur biologique.

Organismes avec inclusion gazeuse, *Gas bearing*

Cette catégorie regroupe toutes les espèces possédant un organe ou une partie de leur anatomie remplie de gaz, appelée inclusion gazeuse. La densité de l'air ou du gaz dans l'inclusion (souvent du monoxyde de carbone) étant très différente de celle du milieu de propagation, le contraste de densité entre l'inclusion et l'eau est très forte, entraînant un écho rétrodiffusé très intense. La rétrodiffusion d'un écho par une inclusion gazeuse est découpée en trois domaines physiques : 1) le régime de Rayleigh, lorsque la taille de l'inclusion est inférieure à la longueur d'onde de l'onde incidente, agissant comme un point diffusant, 2) le phénomène de résonance, correspondant à un rapport entre taille de l'organisme et longueur d'onde qui varie selon les modèles et qui produit l'écho rétrodiffusé le plus intense et 3) le régime géométrique, lorsque l'inclusion est grande par rapport à la longueur de l'onde incidente (voir **Figure 2.11**).

Les poissons avec une vessie natatoire gazeuse et les siphonophores avec pneumatophore sont des réflecteurs *Gas bearing*. Entre 38 et 200kHz, l'écho réfléchi par l'inclusion est souvent plus fort que celui du reste des tissus mous composant l'organisme, il est donc courant de négliger ces tissus et de ne modéliser que la rétrodiffusion due à l'inclusion gazeuse (Scoulding et al., 2015; **Figure 2.10**).

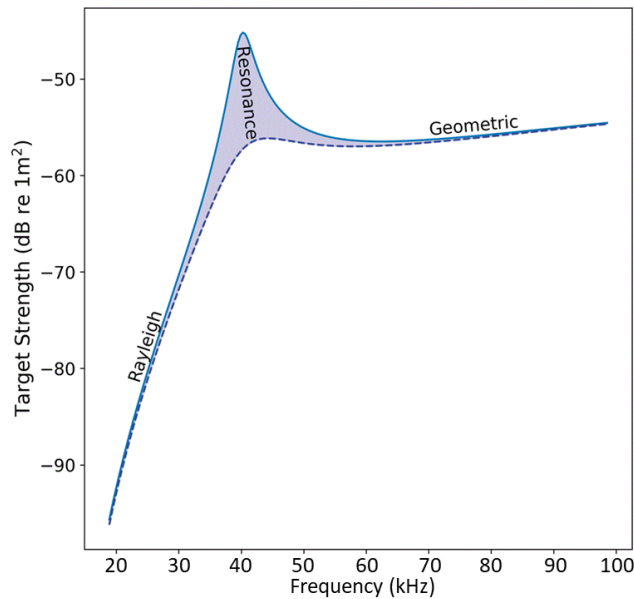


Figure 2.11. Réponse acoustique en fonction de la fréquence d'une inclusion gazeuse de rayon sphérique équivalent 0.7mm, selon le modèle de Scoulding *et al.* (2015). L'aire en bleu donne un exemple de la variation de la réponse de la résonance de l'inclusion gazeuse lorsque l'on fait varier les paramètres du modèle. Figure adaptée de Proud *et al.* (2019).

Parmi les modèles les plus utilisés pour les inclusions gazeuses, on peut lister en premier les **modèles analytiques** se basant sur des formes simples comme une sphère fluide simple (Anderson, 1950), un cylindre droit (Stanton, 1989b), un cylindre courbe (Stanton, 1989a) ou un ellipsoïde (Furusawa, 1988). A l'exception du modèle sphérique, ces modèles ne sont valides que pour des forts rapports d'aspect longueur sur largeur (forme allongée dont la longueur est très supérieure à la largeur) et des angles d'incidence de l'onde acoustique quasi-normaux.

Par la suite, Andreeva (1964) a proposé un modèle de **bulle sphérique gazeuse entourée de chair de poisson**. Largement utilisé, ce modèle a été modifié par Weston (1966) avec l'ajout de termes d'amortissement thermiques et radiatifs puis par Love (1978) qui définit une modélisation plus réaliste de la chair du poisson entourant l'inclusion, modélisée comme un milieu visqueux d'épaisseur nulle. Ces modèles relativement simples et peu coûteux en temps de calculs sont encore très employés (Lavery *et al.*, 2007; Ainslie and Leighton, 2011). Ye (1997) proposera ensuite un modèle basé sur un sphéroïde oblongue et non une sphère, pour mieux prendre en compte la forme allongée des inclusions gazeuses. La vessie dans le corps d'un poisson ainsi que les pneumatophores des siphonophores sont rarement parfaitement sphériques (voir Figure 2.12 et Figure 2.13). Ce modèle est encore largement utilisé et sert de base à des modèles de bulle gazeuse dans de nombreuses études récentes (Kloser *et al.*, 2009, 2016; Scoulding *et al.*, 2015; Blanluet *et al.*, 2019) mais n'est valide que dans le régime de Rayleigh. D'autres modèles existent, comme celui de Feuillade and Nero (1998) modélisant la vessie natatoire par **une sphère remplie de gaz entourée par une couche élastique** représentant la paroi de la vessie natatoire, elle-même **entourée par une couche visqueuse** représentant la chair du poisson. Il a ensuite été modifié par Khodabandloo *et al.* (2021).

Pour modéliser la réponse des organismes sur tous les régimes de diffusion et sur un large panel de taille, il faut parfois utiliser des **modèles hybrides** en combinant deux modèles existants. Le modèle de Kirchhoff ray mode (KRM) est un exemple de modèle hybride qui associe un modèle analytique cylindrique dans le régime de Rayleigh et dans la zone de résonance, et un modèle utilisant l'approximation du rayon de Kirchhoff en régime géométrique. Cette approximation représente la réponse rétrodiffusée comme la combinaison des « rayons » reflétés par les surfaces avant et arrière des objets diffusants en tenant compte de l'orientation, permettant l'inclusion de vessies natatoires

remplies de gaz ou de lipides chez les poissons, mais aussi de gouttelettes d'huile chez le zooplancton, ou d'éléments squelettiques (e. g. arête dorsale ; [Clay and Horne, 1994](#)). Il est utilisable pour tous les angles d'incidence. Ce modèle n'est valide que pour les formes dont le rapport longueur sur épaisseur (rapport d'aspect) est grand. D'autres modèles hybrides ont été utilisés dans la littérature, comme [Lavery et al. \(2007\)](#) pour les pneumatophores et [Stanton et al. \(2010\)](#) pour le hareng Atlantique. Dans ces derniers cas, un modèle approché en régime de Rayleigh est couplé à un modèle analytique exact (sphère ou cylindre) pour la partie géométrique, tenant compte de l'orientation de la section transversale par rapport à l'angle d'incidence.

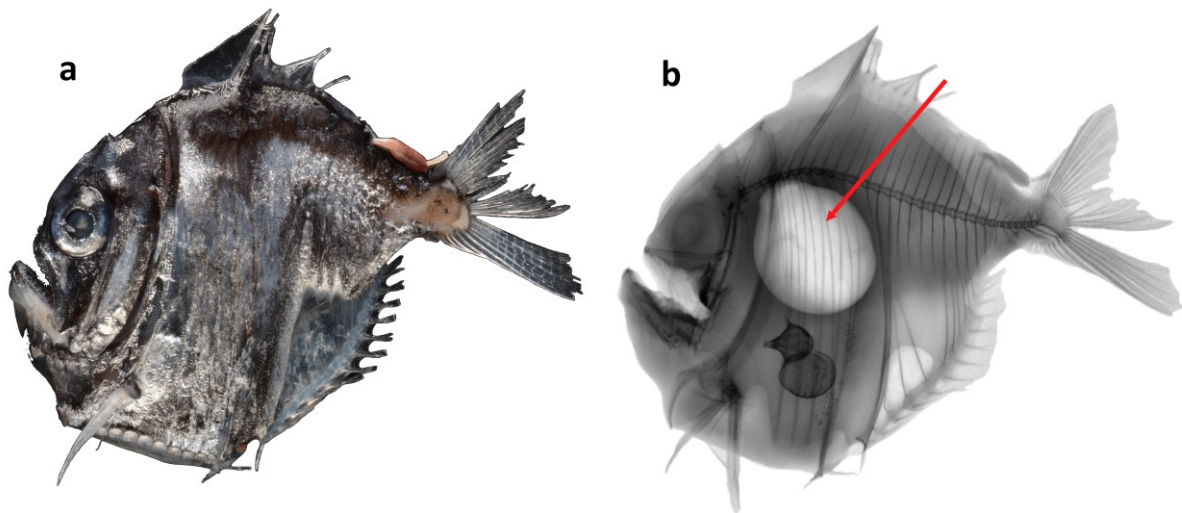


Figure 2.12. Photo d'un *Sternoptyx* (poisson hachette, genre appartenant à la famille des Sternoptychidae) capturé lors de WARMALIS 1 (a) et photo rayon X correspondante (b). La vessie natatoire est indiquée par une flèche rouge. Photos par Elodie Vourey SPC/FAME. L'organisme sur cette photo mesure environ 6 cm de long.

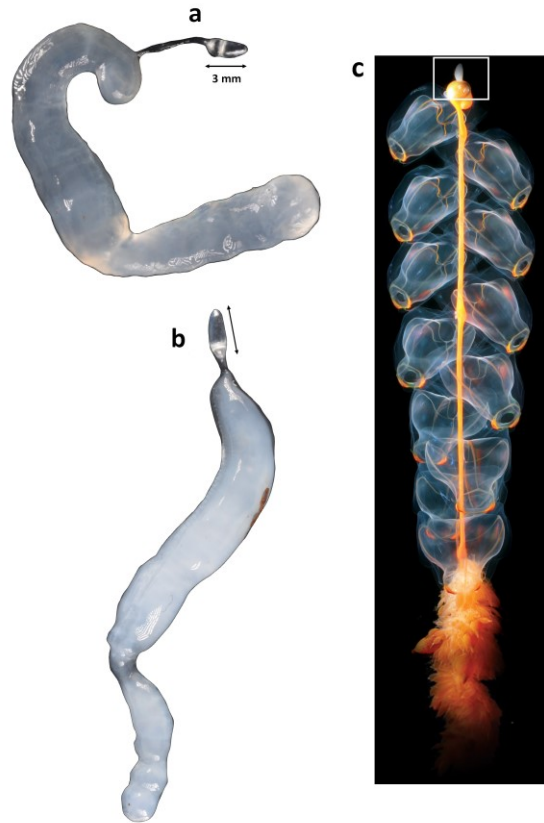


Figure 2.13. Deux pneumatophores de siphonophore indiqués par des flèches noires (a et b), observés pendant WARMALIS 3 (2023). Le pneumatophore a une longueur de 3mm pour 1mm de large. Photos par Elodie Vourey SPC/FAME. Le pneumatophore est un flotteur qui compose une des parties du siphonophore et se situe à l'endroit encadré en blanc sur la photo (c), en haut de l'organisme. Le siphonophore représenté à droite est un *Marrus orthocanna*, de la famille des Agalmatidae. Cette photo provient de la NOAA et a été prise dans l'océan Arctique. Ce n'est pas la même espèce que celle des pneumatophores (a) et (b), mais elle permet de situer le pneumatophore au sein de l'organisme colonial.

Organismes Fluid-like

Les organismes Fluid-like regroupent tous les organismes dont les propriétés physiques sont proches de celle de l'eau. On considère que la densité et la vitesse de propagation du son dans le corps des organismes doit être égale à plus ou moins 5% de celle de l'eau (Chu and Ye, 1999). Les variables g et h sont donc proches de l'unité. Une majorité des organismes marins appartient à cette catégorie. C'est le cas des crustacés (décapodes avec notamment les euphausiacés, amphipodes, larves de crustacés, copépodes), des gélatineux (méduses, salpes, pyrosomes, siphonophores sans pneumatophore du genre *Calycophorae*), des mollusques sans coquille (Pterotracheidae, Gymnosome pteropods, nudibranches), des céphalopodes (poulpes et calmars) et des poissons sans vessie natatoire (maquereau, bonite, certains myctophidés comme *Gymnoscopelus braueri*). La Figure 2.14 illustre une partie des organismes Fluid-like.

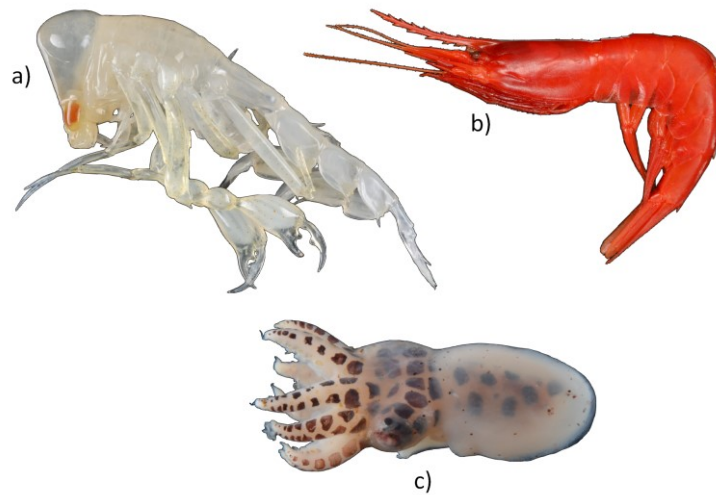


Figure 2.14. Exemple d'organismes Fluid-like, a) *Phronima sedentaria* (ordre des Amphipodes) mesurant environ 3cm de long, b) *Acantheephyra sp.* (ordre des Décapodes) mesurant environ 5cm de long et c) Decapodiformes (classe des Céphalopodes) mesurant environ 7cm de long. Photos Elodie Vourey, SPC/FAME.

Les organismes sont modélisés par des formes simples, souvent avec des caractéristiques physiques homogènes, réfléchissant faiblement l'onde incidente à cause du faible contraste physique avec l'eau. La réponse acoustique des Fluid-like possède une forme croissante dans le régime de Rayleigh avant une zone d'oscillation avec plusieurs résonances dans le régime géométrique (voir [Figure 2.10](#)). Plusieurs types de modèles existent pour estimer la réponse acoustique théorique de ces organismes. Les **modèles analytiques exacts** pour une sphère ([Anderson, 1950](#)), cylindre ([Stanton, 1988](#)), cylindre courbe ([Stanton, 1989a](#)) et sphéroïde ([Stanton, 1989b](#)) peuvent être utilisés, mais ne sont valides que pour un angle d'incidence quasi-normal (à l'exception de [Stanton et al., \(1993\)](#) qui ont modifié le modèle du cylindre courbe pour l'appliquer à tous les angles d'incidence).

Les modèles les plus utilisés sont les **modèles approchés DWBA** (Distorted-Wave Born Approximation), appliqués pour la première fois à la modélisation de la réponse acoustique du zooplancton dans les années 1990 ([Chu et al., 1993](#); [Stanton et al., 1993](#)). Originellement utilisé en mécanique quantique, le principe de DWBA prend en compte les distorsions introduites dans le champ d'onde incident lors de son interaction avec la cible. Cette approche permet de tenir compte des propriétés matérielles de la cible. L'organisme est découpé en plusieurs petits volumes sur lesquels la réponse acoustique est intégrée, la réponse totale de la cible est ainsi équivalente à la somme de la réponse des petits volumes. Ces modèles permettent de modéliser des formes complexes et inhomogènes selon n'importe quelle orientation (voir un exemple de forme complexe en [Figure 2.15](#)), ils sont largement utilisés pour modéliser les faibles réflecteurs. Par la suite, le PC-DWBA (Phase-Compensated DWBA; [Chu and Ye, 1999](#); [Gastauer et al., 2019](#)) a été défini. Ce modèle offre une grande flexibilité dans la définition des paramètres (forme et propriété des matériaux de la cible) et est particulièrement adapté à la modélisation d'agrégations denses de zooplancton. D'autres variantes existent, optimisées pour certaines espèces (comme [Jones et al. \(2009\)](#) qui considère plusieurs zones avec des densités différentes en modélisant les céphalopodes) ou pour des cibles modélisées en trois dimensions ([Lavery et al., 2002](#)).

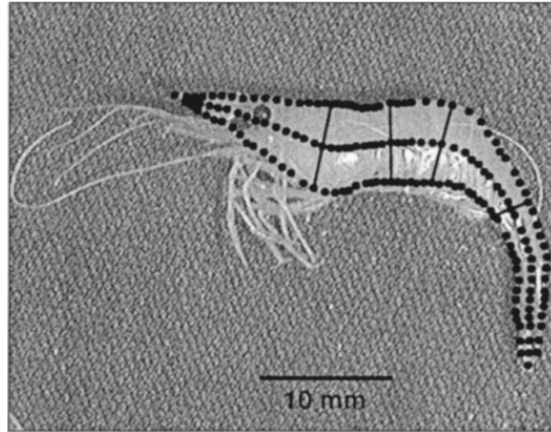


Figure 2.15. Exemple de forme complexe (en noir) définie à partir d'un décapode pour modéliser sa réponse acoustique à partir d'un modèle DWBA, adapté de Lavery *et al.* (2002). Les points noirs indiquent le découpage du contour de l'organisme, au plus proche de sa forme réelle.

Organismes Elastic-shell

La catégorie des Elastic-shell représente les organismes qui possèdent une coquille externe solide d'une épaisseur de quelques micromètres (Lalli and Gilmer, 1989). Ce sont souvent des mollusques, notamment des gastéropodes thécosomes qui possèdent une coquille tout au long de leur existence (e.g. *Clio pyramidata*) ou seulement au stade juvénile comme les pseudothecosomes (e.g. *Cymbulia peronii*). Ils réfléchissent une grande proportion de l'onde incidente et le reste de l'organisme est négligé lors de la modélisation de sa réponse acoustique (Stanton *et al.*, 1994).

Les mollusques avec une coquille élastique sont modélisés par des modèles exacts ou approchés. Le modèle de coquille élastique sphérique remplie de fluide (Stanton and Chu, 2000) est un modèle exact basé sur la convergence d'une série modale, et moyenné sur une distribution de tailles de coquille.

Un autre modèle approché, défini pour une sphère fluide dense avec des propriétés physiques proches de l'aragonite (Stanton *et al.*, 2000) fonctionne comme un filtre « passe-haut » avec une réponse acoustique forte et plate en régime géométrique et filtrant les oscillations du signal. Ces modèles sont basés sur une forme simple de sphère, qui ne prend pas en compte la forme réelle irrégulière des coquilles, présentant un enroulement en spirale ou une forme pyramidale (e.g. *Clio pyramidata*). L'opercule fermant la coquille est également négligé. Lavery *et al.* (2007) compare les résultats des différents modèles et étudie la variabilité de la réponse acoustique pour plusieurs types de matériaux (aragonite, silice et calcite) et différentes distributions de tailles.

En résumé, la modélisation de la réponse acoustique des organismes s'appuie sur une grande variété de modèles de rétrodiffusion. Plusieurs études approfondissent la comparaison des caractéristiques des différents modèles, ainsi que leurs résultats par rapport à des données *in situ*. Ces revues permettent d'avoir une vue d'ensemble des modèles applicables à chaque type de réflecteur et leur domaine de validité (Stanton and Chu, 2000; Foote and Francis, 2002; Lavery and Stanton, 2002; Lavery *et al.*, 2007; Jech *et al.*, 2015). Le **Tableau 2.1** résume les principaux modèles utilisés en acoustique halieutique.

Tableau 2.1. Résumé des principaux modèles de rétrodiffusion acoustique. ka est le produit du nombre d'onde k (fonction de la fréquence) et a , le rayon équivalent sphérique de l'organisme.

Modèle	Forme	Orientation	Type de réflecteur	Domaine de validité du modèle	Références principales
Analytical Exact model	Sphère	Toutes	Tout type	Toutes fréquences	(Anderson, 1950)
Analytical Exact model	Cylindre (droit ou courbe), ellipsoïde. Rapport d'aspect $\gg 5$	Incidence normale	Tout type	Toutes fréquences	(Furusawa, 1988; Stanton, 1988, 1989a)
Bulle sphérique dans matériaux visqueux	Sphère	Toutes	Fort (gas-filled)	Rayleigh $ka < 0.2$ ou	(Andreeva, 1964; Weston, 1966; Love, 1978)
Sphéroïde dans matériaux visqueux	Prolate sphéroïde	Toutes	Fort (gas-filled)	Rayleigh $ka < 0.2$ ou	(Ye, 1997; Scoulding <i>et al.</i> , 2017)
DWBA	Toutes (incluant formes complexes)	Toutes	Faibles (g et $h < 1 \pm 5\%$)	Toutes fréquences	(Chu <i>et al.</i> , 1993; Stanton <i>et al.</i> , 1993; Jones <i>et al.</i> , 2009)
PC-DWBA	Toutes (incluant formes complexes)	Toutes	Faibles (g et $h < 1 \pm 5\%$)	Toutes fréquences	(Chu and Ye, 1999; Gastauer <i>et al.</i> , 2019)
KRM	Cylindre courbe. Rapport d'aspect $\gg 5$	Incidence normale	Faibles et forts, combinaison des deux.	Toutes fréquences	(Clay and Horne, 1994)
High-pass elastic-shell	Sphère	Toutes	Elastic-shell	Toutes fréquences	(Stanton <i>et al.</i> , 1994)
Fluid-filled elastic-shell	Sphère	Toutes	Elastic-shell	Toutes fréquences	(Stanton <i>et al.</i> , 2000)

Reduced Target Strength

Quel que soit le modèle employé, la réponse acoustique modélisée est fonction de la longueur de l'organisme. Pour certaines applications, il peut être intéressant de s'affranchir de ce paramètre de taille pour comparer la réponse acoustique rétrodiffusée de plusieurs cibles différentes. Cette comparaison est possible pour les organismes sphériques et cylindriques dont les proportions sont similaires, mais différent en taille. Dans ce cas, la réponse acoustique σ_{bs} est rapportée à une constante liée à la taille de la surface de rétrodiffusion. En échelle logarithmique, cette transformation détermine la Reduced Target Strength (RTS ; Jones *et al.*, 2009).

Pour une sphère : $RTS = 10 \log\left(\frac{\sigma_{bs}}{\pi a^2}\right)$ avec a le rayon de la sphère.

Pour un cylindre : $RTS = 10 \log\left(\frac{\sigma_{bs}}{L^2}\right)$ avec L la longueur totale du cylindre.

2.5.2 Estimation de biomasse en combinant acoustique et chaluts

Les valeurs de TS obtenues *in situ* et celles modélisées pour une même espèce sont généralement comparées afin d'améliorer les modèles acoustiques et de mieux comprendre les paramètres physiques des cibles étudiées. L'utilisation des méthodes de mesure de TS fournissent des estimations de biomasse et d'abondances plus robustes lorsqu'elles sont utilisées en parallèle du chalutage (Scoulding *et al.*, 2015, 2022).

Etudes mono-spécifiques

Dans le cas de l'étude d'une seule espèce, concentrée en bancs mono-spécifiques, l'interprétation des données acoustiques par le chalut est plutôt fiable, en suivant le principe de linéarité de l'écho-intégration (voir section 2.3.4). La taille et la profondeur des bancs est évaluée par

le signal rétrodiffusé. Le chalut vient ensuite échantillonner une sous-partie représentative des spécimens composant les bancs observés avec les échosondeurs. Les échantillons biologiques acquis fournissent une estimation de la distribution de taille, de l'abondance et de la biomasse des spécimens dans les bancs. En connaissant le volume échantillonné par le chalut et en considérant la valeur de MVBS du banc comme la somme des contributions de tous les organismes le composant, il est possible de 1) estimer la valeur moyenne de la TS de cette espèce ou à l'inverse de 2) estimer la biomasse et la densité des espèces en connaissant la valeur moyenne de la réponse de l'espèce étudiée (MacLennan et al., 2002; Simmonds, 2003). Dans le cas des études mono-spécifiques, la relation entre la taille des organismes et leur poids (length-weight relation) est aussi connue, permettant d'affiner la conversion des données acoustiques en biomasse (Froese et al., 2014; Eduardo et al., 2019). Quand toutes ces conditions sont réunies, l'estimation de la biomasse se révèle assez robuste dans les études mono-spécifiques (McClatchie and Dunford, 2003; De Robertis et al., 2017a; Scoulding et al., 2017).

Approches écosystémiques

Quand les études ne se focalisent plus sur une seule espèce mais favorisent une approche écosystémique, avec des agrégations mixtes regroupant plusieurs espèces différentes, notamment dans les couches diffusantes, l'interprétation des jeux de données acoustique-chalut sont plus complexes. A partir des outils méthodologiques disponibles, les stratégies d'estimation de la biomasse dans les couches diffusantes peuvent se résumer de plusieurs façons.

De Robertis et al. (2017a) utilisent une méthode pour attribuer la **proportion de rétrodiffusion des espèces individuelles** au sein d'agrégats de différentes espèces à partir des proportions obtenues dans les chaluts. Des approches similaires d'estimation de la proportion de rétrodiffusion attribuées à des espèces contribuant au MVBS mesuré se retrouvent dans Ryan et al. (2009) et Dornan et al. (2019). Certaines études incluent également un facteur de correction des prises au chalut, lié aux effets de la taille et de la sélectivité des espèces, en divisant la prise observée par la sélectivité moyenne du chalut (Davison et al., 2015a, 2015b; De Robertis et al., 2017b). La sélectivité d'un chalut étant une variable qui lui est propre, les expériences *in situ* de chalutage doivent être réalisées pour chaque filet et répétées dans tous les types d'écosystèmes étudiés, deux espèces différentes n'ayant pas le même comportement face au chalut (Arreguín-Sánchez, 1996; Heino et al., 2011; Kwong et al., 2018).

Etablir les liens entre la composition des chaluts (densités et abondance biologiques, taille des organismes) et les données acoustiques (valeurs de S_v ou de TS) peut être réalisé par l'intermédiaire de **modèles statistiques** (Kimura and Somerton, 2006). C'est le cas notamment de l'étude de Benoit-Bird, (2009) qui décrit un lien de corrélation entre la densité du zooplancton dans les couches diffusantes et le S_v mesurés à 120 et 200kHz. Au-delà de la biomasse, les méthodes statistiques sont appropriées et répandues pour étudier les liens plus larges entre les contenus des chaluts et la structure des écosystèmes, en employant les données acoustiques comme un proxy de la biomasse (Peña et al., 2014; Receveur et al., 2020a).

De très nombreuses études se basent également sur les modèles acoustiques de rétrodiffusion pour déterminer la réponse théorique des organismes présents dans les couches diffusées, c'est **l'approche directe**. En sommant la contribution acoustique modélisée des organismes présents dans le chalut, le S_v théorique calculé peut être comparé au S_v mesuré au sondeur. L'écart entre les S_v théoriques et mesurés *in situ* renseigne sur la différence entre les deux méthodes : si l'échantillonnage réalisé est exhaustif et représentatif des densités et distributions de tailles des organismes biologiques, le S_v modélisé devrait être proche de celui mesuré, sous réserve des incertitudes dans le paramétrage des modèles. De fait, il est souvent important d'étudier et d'estimer cette incertitude. L'estimation du contenu taxonomique (espèces, tailles et densités) des couches diffusantes est classiquement réalisé

par chalutage (Lawson et al., 2004; Lavery et al., 2007; Kloser et al., 2016; Scouling et al., 2017; Blanluet et al., 2019). Les résultats principaux indiquent que l'énergie rétrodiffusée modélisée est souvent plus faible que celle observée, mais restent très dépendants de la zone géographique considérée. Proud et al. (2019) proposent une approche plus globale, en définissant des compositions de couches diffusantes théoriques, décrites en proportions de différents types de réflecteurs (poissons avec vessie, siphonophores et poissons sans vessie) pour y appliquer des modèles de rétrodiffusion. Les résultats modélisés sont comparés aux données acoustiques de bases de données globales (Proud et al., 2017). Ils mettent ainsi en évidence le très fort impact de la réponse acoustique des siphonophores sur la rétrodiffusion totale, avec une contribution plus importante au signal acoustique rétrodiffusé que celle estimée précédemment dans la littérature.

En inversant le sens de l'étude du lien acoustique-chalut, le **problème inverse** propose de partir des données acoustiques mesurées, et d'ajuster les modèles de rétrodiffusion pour estimer la proportion de chaque type de réflecteur (Fluid-like, Gas bearing ou Elastic-shell) présents dans les couches étudiées. Mair et al., 2005 et Dunn et al., 2023 ont appliqué cette méthode à l'étude du zooplancton pour déterminer la densité des organismes dans les couches diffusantes, retrouvant également une densité d'organismes modélisée supérieure à celle chalutée. Dans Urmy et al., 2023 le problème inverse attribue des densités de réflecteurs aux différentes parties de couches diffusantes et fournit une estimation de la taille des inclusions gazeuses des réflecteurs gas-bearing. Bien que très utile, le problème inverse reste relativement complexe à mettre en œuvre. Le nombre de modèles de rétrodiffusion ou de groupes de réflecteurs différents est choisi par l'utilisateur et doit rester assez faible pour que le problème puisse converger vers une solution plausible compte-tenu du nombre de fréquences (et donc de contraintes) disponibles. Si la paramétrisation est mal réalisée, notamment en ne choisissant pas les bons groupes de réflecteurs, les résultats seront biaisés (Urmy et al., 2023). La description d'un écosystème reste donc relativement simplifiée avec le problème inverse, mais permet d'obtenir une distribution de taille et de densités avec une incertitude associée.

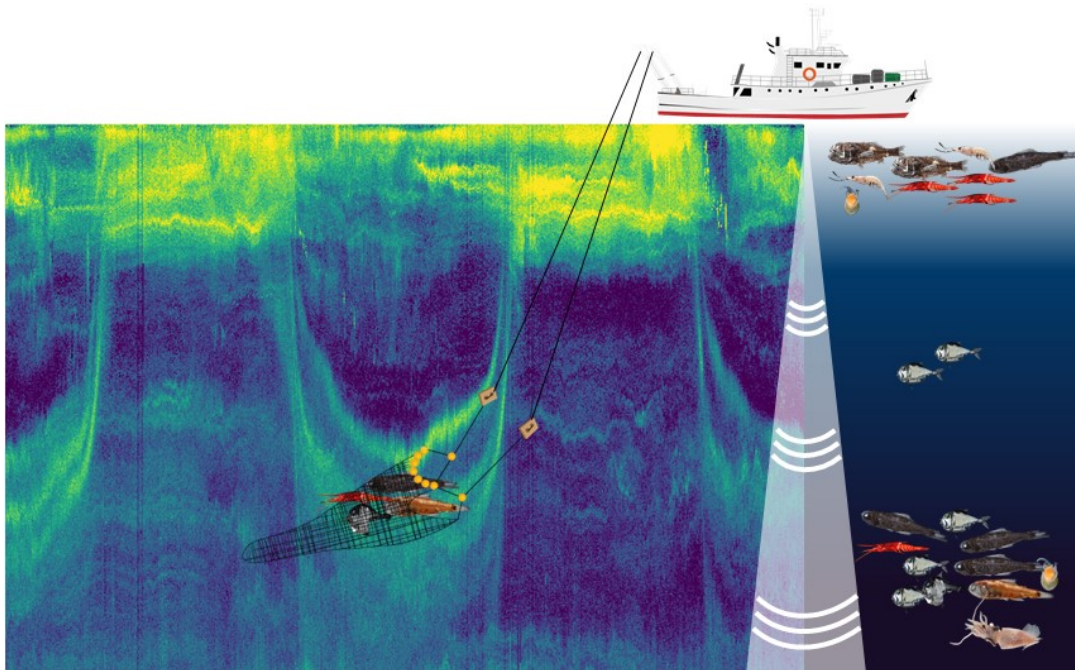
En résumé, étudier les écosystèmes en se concentrant sur la détermination du contenu des couches diffusantes est une question scientifique qui se pose depuis longtemps. D'une approche se basant uniquement sur le chalutage lors des premières études (Gjøsæter and Kawaguchi, 1980), d'autres outils de mesures se sont ajoutés au fil du temps. L'acoustique d'abord, à partir des sondeurs halieutiques de coque mono puis multifréquences, et ensuite utilisée sur des sondes descendues dans les couches diffusantes qui sont maintenant en large bande. L'emploi des modèles de rétrodiffusion s'est développé conjointement à l'utilisation de l'acoustique. Idéalement, toutes les méthodes disponibles sont utilisées ensemble. Un bon exemple récent de combinaison de toutes les techniques citées est l'étude d'Agersted et al., 2021, qui met en relation les densités et la relation longueur-poids des organismes à partir du chalut, les TS large bande obtenues via une sonde acoustique descendue dans les couches diffusantes et les sorties de modèles de rétrodiffusion comparées aux TS *in situ*. Cette approche, très complète, a l'avantage de réunir les points forts de toutes les méthodes permettant de déterminer le lien masse/réponse acoustique des organismes. Néanmoins, elle se limite à l'étude des poissons mésopélagiques avec vessie natatoire (*Cyclothones sp.*), ce qui illustre le compromis qui doit souvent être trouvé entre la précision des résultats obtenus à partir de plusieurs méthodologies et l'inclusion du maximum de taxons possibles dans les études écosystémiques.

Pour conclure, ce chapitre a décrit les différentes méthodes utilisées dans l'étude du micronecton et des écosystèmes mésopélagiques avant d'exposer comment ils sont utilisés de manières simultanées en prenant en compte leurs limitations respectives. Plus la variété d'espèces observées et le nombre de méthodes de mesures sont grandes, plus les résultats obtenus seront sujets à des biais qu'il est essentiel de pouvoir caractériser. Il faut donc retenir qu'utiliser conjointement

toutes les approches existantes pour étudier le micronecton, et notamment son abondance, ne peut se faire sans étudier les biais qu'elles introduisent et ce que leurs différences (spatio-temporelles et méthodologiques) impliquent pour l'interprétation des résultats.

Chapitre 3

Caractérisation des différences d'estimations d'abondance du micronecton issues des campagnes acoustique-chalut dans les couches de diffusion du Pacifique ouest



3.1. Synthèse de l'article

“Characterizing differences of micronekton abundance estimates from acoustic-trawl surveys in scattering layers of the West Pacific”

Article publié dans *Deep Sea Research Part I* (Barbin et al., 2024).

La compréhension de la distribution du micronecton repose généralement sur l'utilisation conjointe des méthodes d'observation présentées dans le [Chapitre 2](#) : l'acoustique et le chalutage. L'intégration de ces données couplées, largement répandues, offre la possibilité de construire des ensembles de données étendus. Les campagnes de mesures acoustique-chalut, qu'elles soient réalisées en milieu côtier ou pélagique, jouent un rôle crucial non seulement dans l'estimation annuelle des stocks de pêches commerciales, mais aussi dans l'exploration scientifique visant à évaluer l'abondance, à étudier la répartition, la composition taxonomique et les migrations des organismes pélagiques. Elles offrent la possibilité d'une reconduction annuelle, permettant ainsi la création de séries temporelles, notamment dans le cadre de la surveillance des stocks halieutiques.

Les chalutages et les mesures acoustiques fournissent des informations complémentaires sur les espèces composant le micronecton et leur distribution. Comprendre le lien entre ces deux types de mesures demeure une problématique qui mérite exploration. Les différences observées entre les méthodes sont-elles spécifiques à une zone géographique, à un assemblage d'espèces, à un type de chalut ou d'échosondeur, et varient-elles considérablement d'une étude à l'autre ? Est-il possible de détacher des tendances dans les différences observées entre les deux modes d'estimation, lorsque les méthodologies sont communes à plusieurs campagnes ? Peut-on reconstruire le signal acoustique mesuré par les sondeurs de coque à partir des échantillons biologiques ?

Pour répondre à ces questions, l'étude présentée dans ce chapitre utilise les données acoustiques et de chalutage de 8 campagnes réalisées en grande majorité dans la mer de Corail, proche de la Nouvelle-Calédonie entre 2011 et 2021. Elle se focalise sur les données pélagiques collectées de jour et nuit entre la surface et 600 mètres afin d'explorer la variabilité des différences entre le chalutage et l'acoustique en fonction de la profondeur, de la période de la journée et du contenu des chaluts. L'objectif principal est double : d'une part, documenter les différences entre le chalutage et l'acoustique de coque aux fréquences largement employées dans les études sur le micronecton, et d'autre part, comprendre dans quels cas ces différences sont les moins prononcées et selon quels paramètres elles varient.

La comparaison entre les données acoustiques et l'abondance des organismes dans les chaluts est réalisée en appliquant des modèles de diffusion acoustique aux organismes récoltés dans les chaluts. Cette méthode permet de calculer une réponse acoustique par unité de volume théorique correspondant à chaque chalut en sommant la réponse acoustique (TS) théorique de tous les organismes du chalut et en la divisant par le volume échantillonné par le chalut. Cette valeur de densité acoustique théorique est ensuite comparée à la valeur observée à 38 et 70 kHz par le sondeur de coque (EK60) dans la couche diffusante chalutée. La différence entre les densités acoustiques mesurées et théoriques à partir des chaluts permettent d'étudier comment se comparent les chaluts et l'acoustique dans les couches diffusantes. La variabilité de la différence entre les mesures est étudiée à l'aide d'un modèle statistique GLM dont les variables explicatives sont liées à la profondeur de la couche, sa période d'acquisition et le contenu biologique des chaluts. Nos résultats indiquent que la magnitude de ces différences évolue tout d'abord en fonction de la profondeur et de la période du cycle nyctéméral. En fonction des couches étudiées, cette différence atteint son minimum en profondeur

dans la couche mésopélagique et pendant la nuit. Le contenu des chaluts impacte également la différence entre l'acoustique et le chalut, avec une différence réduite dans les chaluts contenant une grande densité de poissons avec vessie, et dans une moindre mesure, contenant beaucoup de crustacés.

3.1.1 Abstract

Micronekton organisms are a central component of the trophic organization in the pelagic ecosystem, being prey to top predators and participating in the export of carbon from the surface to the deep layers. Despite their importance, the abundance estimates and species distribution of micronekton remain largely uncertain. This study aimed to compare and assess two sampling methods classically used for the estimation of micronekton abundance in mesopelagic acoustic scattering layers: scientific echosounder and trawl sampling. Measurements of 38 and 70 kHz hull-mounted echosounders were examined with biological trawl samples from 8 surveys in the South-West tropical Pacific. A model of acoustic observation was built from the trawl sampling species composition and forward scattering models. Predicted and observed acoustic responses are compared to assess the variability and the difference between the acoustic and trawl sampling methods in various scattering layers, for day and night periods. The difference between methods decreased with depth and with increasing abundance of fish with swimbladders caught in trawls. Notably, this difference was found to be minimal in the nocturnal deep scattering layer (mesopelagic zone, depth > 200 m). This study emphasizes potential lower estimates of organisms' abundance by trawling and a bias towards mesopelagic fish. Understanding the differences between methods and their variability within different scattering layers is essential for studying micronekton and improving the precision of biomass estimates.

Authors: Laure Barbin^{a,b}, Anne Lebourges-Dhaussy^b, Valérie Allain^c, Aurore Receveur^d, Patrick Lehodey^{c,e}, Jérémie Habasque^b, Elodie Vourey^c, Annie Portal^c, Gildas Roudaut^b, Christophe Menkes^a

Keywords: West tropical Pacific, Scattering models, Mesopelagic fish, Target strength, Forward problem

3.2. Introduction

Micronekton organisms, ubiquitous to all oceans and distributed in mesopelagic acoustic scattering layers play a pivotal role in the trophic organization of the pelagic ecosystem. They feed on zooplankton and serve as prey for mid-level and top predators, including tuna (Bertrand et al., 2002; Young et al., 2015). Micronekton are defined by a size range from 2 to 20 cm and encompasses a large variety of species that can be classified into large taxonomic categories: fishes (including mesopelagic fish), crustaceans, gelatinous organisms, and molluscs (including squids) (Blackburn, 1968; Brodeur et al., 2004; Escobar-Flores et al., 2019). A significant portion of species of micronekton, as estimated to be 78% in the Coral Sea (Receveur et al., 2020a), undertakes a diel vertical migration (DVM). They migrate from the deeper layers (200–1000 m), where they reside during the day, to the surface layers (epipelagic: 0–200 m or upper-mesopelagic: 200–500 m) at night (Pearre, 2003; Brierley, 2014; Czudaj et al., 2021). This migration pattern contributes to the biogeochemical fluxes between the surface and the mesopelagic domain (Davison et al., 2013; Ariza et al., 2015; Anderson et al., 2019). The frequent distribution of micronekton in dense scattering layers in the upper 1000 m of the water column varying with time and space (Burgos and Horne, 2008; Benoit-Bird and Lawson, 2016) poses challenges for their study.

Micronekton, with their significant contribution to the overall biomass of the oceans, present a challenge for accurate biomass estimates due to their high species diversity. Estimates often focus more specifically on a taxonomic group, such as mesopelagic fish or krill. When considering mesopelagic fish biomass, trawl sampling provides the lowest estimate around 1 billion tons (Gjøsæter and Kawaguchi, 1980). Acoustic studies show median estimates between 3.8 and 15 billion tons (Irigoién et al., 2014). Proud et al. (2019) further refines this range to 3.8 to 8.3 billion tons, accounting for factors like the proportion of mesopelagic fish without gas-filled inclusion and the contribution of other micronekton organisms. Additionally, ecosystem-based trophic models bridge the gap between acoustic studies and historical trawl sampling estimates, predicting a mesopelagic fish biomass of 2.4 billion tons (Anderson et al., 2019), which is 26–130% higher than Hill Cruz et al. (2023) estimates.

The significant variability in biomass estimates of mesopelagic fish and the difficulty to include all taxa of micronekton can be attributed to biases inherent to each of the two methods. The acoustic provides a proxy of the density of organisms throughout the water column and the single narrowband 38 kHz is commonly employed to investigate the biomass of mid-trophic organisms, particularly mesopelagic fishes, within the depth range from the surface down to 1000 m (Kloser et al., 2009; De Robertis et al., 2017a; Receveur et al., 2020a). Interpreting the backscattered volume using this single frequency is quite challenging in ecosystems characterized by a wide diversity of taxa and mixed scattering layers. Dominant scatterers, which include organisms with gas-filled inclusions, tend to mask the response of the weaker scatterers, such as crustaceans and fish lacking gas-bladder (Mair et al., 2005; Davison et al., 2015b; Dornan et al., 2019, 2022). Furthermore, the target strength (TS), which represents the individual acoustic response of organisms, varies depending on their size and orientation within a species (McGehee et al., 1998; Scoulding et al., 2017). The insonified volume increases with the distance to the echosounder, thereby potentially increasing the number and diversity of the scattering organisms' taxa detected with depth in the mean backscattered response, further complicating its interpretation.

Regarding the pelagic trawl sampling method, it is an essential tool to collect biological samples from specific depth layers in order to assess the taxonomic diversity of organisms (Receveur et al., 2020b). However, relying solely on this method for estimating the abundance of mesopelagic organisms introduces biases, primarily due to avoidance behaviour exhibited by nektonic organisms (Kaaertvedt et al., 2012), variable catchability among species (Arreguín-Sánchez, 1996; De Robertis et al., 2017b; Underwood et al., 2020) and selectivity associated with trawl mesh size (Heino et al., 2011; Grimaldo et al., 2022).

Therefore, examining the acoustic backscatter in conjunction with in situ biological sampling is essential for accurate estimation of micronekton density and diversity (McClatchie et al., 2000). Understanding the morphological characteristics of species within scattering layers (Kloser et al., 2009; Dornan et al., 2022) enables the investigation of their contributions to the acoustic backscattered signal (Scoulding et al., 2017). Combined acoustic-trawls studies have demonstrated successful estimation of mesopelagic fish biomass in ecosystems with low species diversity (De Robertis et al., 2017a; Scoulding et al., 2017). However, the uncertainty in biomass estimates tends to increase with the biodiversity in ecosystems. There is uncertainty regarding whether trawls tend to underestimate the abundance of organisms and fail to provide a homogeneous sampling of all species (Mair et al., 2005; Kloser et al., 2009; Blanluet et al., 2019). Although imperfect, trawls remain essential for understanding the composition of scatterers in ecosystems, and in particular the proportion of weak and strong scatterers (Dornan et al., 2022). Due to the paucity of sampling and inherent biases associated with trawl and acoustic methods, precise estimations of the abundance and species distribution of micronekton organisms remain highly uncertain when accounting for all taxa (St. John

et al., 2016; Hidalgo and Browman, 2019; Fjeld et al., 2023). This is particularly the case for mesopelagic communities in the tropical Pacific (Klevjer et al., 2020b; Ariza et al., 2022b), further amplifying the uncertainty regarding micronekton abundance.

The present study aims at interpreting acoustics at 38 and 70 kHz relative to trawl sampling in the tropical southwest Pacific. Comparison of acoustics and biological sampling is achieved through forward method, which converts trawl species composition and abundances into volume backscatter. This method uses theoretical scattering models and biological samplings from midwater trawls collected during 8 surveys providing species densities, sizes and distributions (e.g. Blanluet et al., 2019). This approach predicts the theoretical mean volume backscattered signal in the scattering layers, considering all captured taxa, and compares it to the mean volume backscatter from the hull-mounted echosounder. The disparities between the two acoustic densities in relation to the time-period, sampling depth and trawl composition were explored within various scattering layers. This study highlights the complexity of estimating micronekton densities in environments with high biodiversity, and the need to resolve the main causes of discrepancies between these two complementary observation methods to better estimate biomass and clarify the uncertainty on this estimate.

3.3. Materials and methods

Data used in this paper were collected during eight research cruises spanning 2011–2021 (Nectalis 1-5, Wallalis, KANARECUP and WARMALIS-1, referred to as NEC1-5, WAL, KANA and WARM) in the western tropical Pacific region (Figure 1.1, Tableau 3.1). The cruises covering the area between 157°E–176°W and 4°N–26°S were conducted on board R/ V Alis (French oceanographic fleet) with the objective of understanding the mechanisms structuring the pelagic ecosystem that supports tuna fisheries in the region. All surveys included hull-mounted narrowband data and micronekton trawl sampling, where the acoustic recordings and trawls were conducted simultaneously.

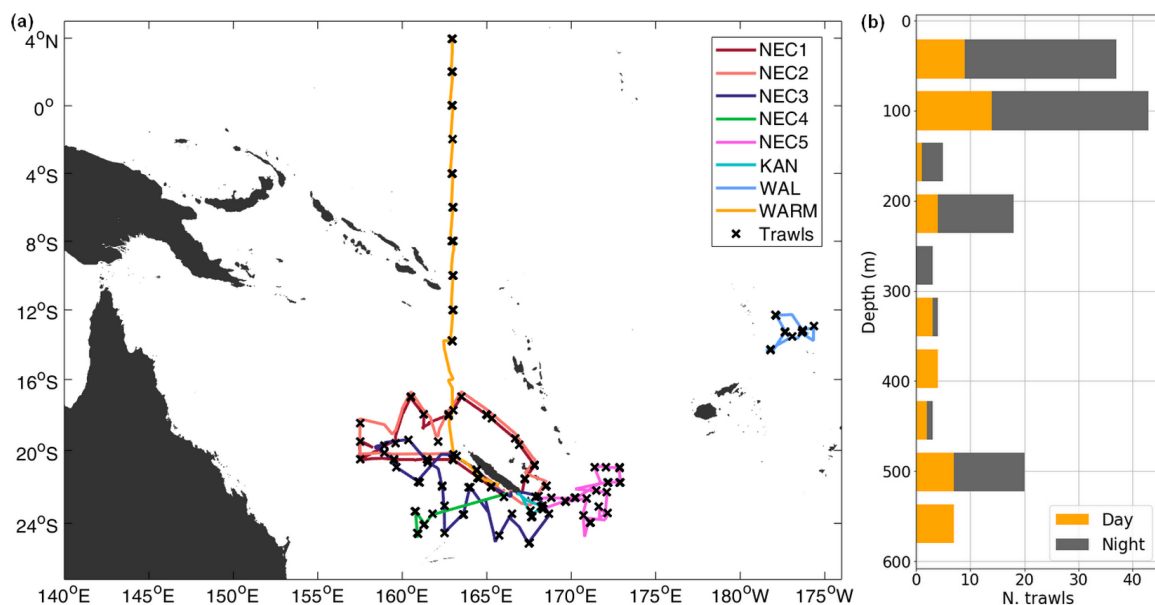


Figure 3.1. Map of the south-western Pacific Ocean, showing (a) cruise tracks with the R/V Alis. NEC1 and NEC2 tracks partially overlap. The NEC2 track was therefore artificially shifted to the north for visualization purposes. Black crosses represent trawl sampling stations. Dark grey areas illustrate lands above sea surface level. (b) Number of trawls per depth colored by time of the day. Depth refers to the average towing depth during fishing.

Tableau 3.1. Details of the 8 cruises aboard R/V Alis, with the cruise name, start and end dates, locations and number of trawls used in this study. EEZ is for Economic Exclusive Zone.

Cruise name	Time Period	Location	Number of trawls
Nectalis 1^a	July 30, 2011–August 15, 2011	New-Caledonia EEZ	15
Nectalis 2^b	November 26, 2011–December 14, 2011	New-Caledonia EEZ	25
Nectalis 3^c	November 21, 2014–December 08, 2014	New-Caledonia EEZ	26
Nectalis 4^d	October 19, 2015–October 25, 2015	New-Caledonia EEZ	8
Nectalis 5^e	November 23, 2016–December 06, 2016	New-Caledonia EEZ	30
Wallalis^f	July 01, 2018–July 16, 2018	Wallis-and-Futuna EEZ	11
Kanarecup^g	December 19, 2020–May 11, 2021	New-Caledonia EEZ	7
Warmalis 1^h	September 06, 2021–October 03, 2021	West tropical Pacific Ocean	22

3.3.1 Acoustic data

Acoustic narrowband data at 38 and 70 kHz were recorded continuously with a calibrated (Foote et al., 1987; Demer et al., 2015) hull-mounted EK60 echosounder (SIMRAD Kongsberg Maritime AS, Horten, Norway) using two split-beam transducers. The sounder was located at 3.1 m below the surface. The acquisition and calibration parameters are described in [Annexe: Tableau A.1](#). The water column was sampled down to 800 m and 400 m depth for 38 and 70 kHz, respectively, except for NEC1, where the range was limited at 600 m for the 38 kHz.

The raw acoustic data were pre-processed using the open source tool “Matecho” ([Perrot et al., 2018](#)) developed by the French National Research Institute for Sustainable Development (IRD), which incorporates the “Movies3D” software developed at the French Research Institute for Exploitation of the Sea (IFREMER; [Trenkel et al., 2009](#)). The pre-processing steps followed the procedures described in [Receveur et al., \(2020a\)](#). The volume backscattering strength was then echo-integrated between 8 and 600 m depth onto 1 m depth interval over an Elementary Distance Sampling Unit (EDSU) of 0.1 nmi, with a – 100 dB threshold. The acoustic mean volume backscattering strength S_v (in dB re 1 m⁻¹) was calculated as $S_v = 10 \log(s_v)$, with s_v the volume backscattering coefficient in m⁻¹ ([MacLennan et al., 2002](#)). Migration periods (dusk and dawn) were excluded by considering the solar elevation angle, removing EDSU with an altitude angle between 0° and 18° ([Lehodey et al., 2015](#)).

Mean S_v in trawled scattering layers.

At each trawl station, the average S_v was determined from the echosounder within the sampled layer by overlaying trawl tracks onto echo-integrated echograms ([Figure 3.2](#)). As the trawl was towed behind the vessel, acoustic data were not exactly simultaneously recorded during trawling. The offset time of the trawl relative to the echosounder was adjusted by using the mean vessel speed over the tow and computing the trawl wire length at the maximum towing depth. The S_v values were extracted along the trawl track within the towing depth layer interval indicated by the solid lines in

^a (Allain and Menkes, 2011a)

^b (Allain and Menkes, 2011b)

^c (Allain and Menkes, 2014)

^d (Allain and Menkes, 2015)

^e (Allain and Menkes, 2016)

^f (Allain and Menkes, 2018)

^g (Olu and Allain, 2020)

^h (Menkes and Allain, 2021)

Figure 3.2 and averaged (in the linear domain) to obtain the mean S_v measured during each trawl ($S_{v,obs}$). The areas of hauling and setting (**Figure 3.2**, dashed lines) were excluded of $S_{v,obs}$. Sampling depth of each trawl was estimated as the mean depth during towing and referred as d_{trawl} .

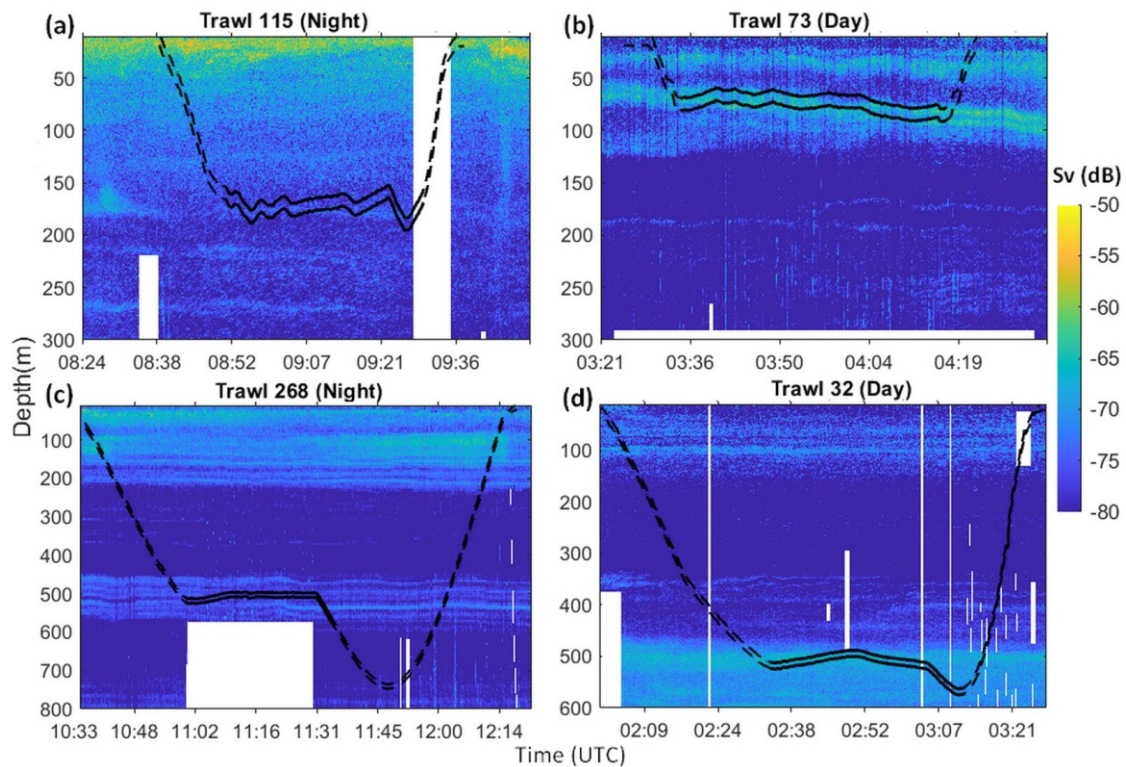


Figure 3.2. Examples of extraction of $S_{v,obs}$ during trawling at 38 kHz. Echogram from EK60 at 38 kHz acquired while trawling in the epipelagic layer: (a) trawl #115 (night-time, during NEC5) and (b) #73 (day-time, during NEC3) and in the mesopelagic layer: (c) trawl #268 (night, during WARM) and (d) #32 (day, during NEC2). The colorscale indicates the mean volume backscattering strength (S_v in dB re 1 m^{-1}). The trawl track is shown in black lines. The solid lines indicate the towing layer when fishing, used to calculate d_{trawl} and compute $S_{v,obs}$, while the dotted line represents the setting and hauling periods. White areas show acoustic data excluded during pre-processing.

3.3.2 Micronekton trawl sampling

A total of 190 small pelagic mid-water trawls were conducted during the 8 campaigns (**Figure 3.1**). The trawl had a length of 55 m and a mesh size that gradually decreased from 80 mm at the mouth to 10 mm at the cod-end. The average vertical and horizontal opening of 10 m were monitored during trawling, along with depth using four acoustic-net-monitoring systems (Scanmar AS, SS4 Depth Sensor) attached to the headline, footrope and wings of the net. Prior to each trawl, the target depth was determined based on real-time analysis of acoustic data, aiming to target the scattering layers with the highest acoustic density. Once stabilized at the selected depth, the trawl was towed horizontally for 30 min at an average speed of 3 knots. All trawls were conducted similarly, at the exception of the epipelagic trawls ($d_{trawl} < 200 \text{ m}$) during WARM, where oblique tows were performed between the surface and 200 m depth. On board the vessel, biological samples were sorted by broad taxon (e.g. fishes, crustaceans, cephalopods and gelatinous organisms), before being frozen at $-20 \text{ }^\circ\text{C}$. In the laboratory at the Pacific Community (SPC), the thawed specimens were counted, weighted, and further examined to identify the species. While we aimed to identify specimens to the more precise taxon possible, gelatinous organisms, in particular, were challenging to identify accurately due to the damage caused by trawling and the difficulty of identification after thawing. Siphonophores, being colonial organisms that may be separated during trawling, were particularly challenging to count and

measure. Therefore, the mean length of siphonophores was not included in the description of acoustic categories in **Tableau 3.2**.

To apply forward scattering models to trawl samples, the species were classified into different groups based on their acoustic properties. These groups, referred to as acoustic categories subsequently, included fish with gas-filled swimbladder (abbreviated in fish with swimbladders or SWB), fish without swimbladder, decapods and euphausiids, amphipods, squids, jellyfishes, other gelatinous organisms (abbreviated as gelatinous), elastic-shelled pteropods (abbreviated as shelled pteropods), and siphonophores bearing a pneumatophore (**Tableau 3.2**). Fish were divided in two categories based on the presence or absence of a gas-filled swimbladder, determined from literature and considering their species and developmental stage (see **Annexe Tableau A.2**). When no information was available, the taxa was assigned to the category most represented in its Family (**Marohn et al., 2021**). Fish without swimbladder included three types of fish: 1) species that lack gas-filled inclusions throughout their entire life cycle, 2) adult fish of species that possess a swimbladder only during their juvenile stage while the swimbladder regresses at the adult stage and 3) fish bearing a lipid-invested swimbladder. As a result, depending on the developmental stage of each specimen, a species could be classified in both fish with swimbladders and fish without swimbladder.

The density of organisms (ρ_T , in individuals/1000m³) was calculated for every acoustic category in each trawl. The volume of water sampled by the trawl (V_{sampled}) was estimated based on the distance covered by the trawl during fishing and the trawl opening (as in **Receveur et al., 2020b**). The periods of hauling and setting were not included (see **Figure 3.2**). Trawls conducted during migration periods (dusk and dawn) were excluded, accounting for approximately 10% of the total trawls.

Tableau 3.2. Description of taxonomic groups used as acoustic categories of specimens sampled with the trawl. The frequency of presence of each categories in all trawls (% trawls), mean length (in mm) and standard deviation, mean weight (in grams) and standard deviation, number of taxa in each category and the two main taxa found in each category in percentage of occurrence in the category and in the total catches were indicated. The more precise taxonomic level of identification is indicated by superscript numbers after taxon names: 1.Genus, 2.Subfamily, 3.Family, 4.Suborder.

Taxonomic group	Presence (% trawls)	Mean length (mm)	Mean wet weight (g)	Taxa richness (N. of taxa)	Two most abundant taxa (% within group, % across group)
Fish with swimbladders	98	42 (21)	189 (280)	310	<i>Ceratoscopelus warmingii</i> (33, 12) <i>Polyipnus</i> sp. ¹ (8, 3)
Fish without swimbladder	98	83 (66)	81 (121)	102	Bathymyrinae ² (11, 1) <i>Lobianchia gemellarii</i> (8, 0.5)
Decapods & Euphausiids	97	28 (10)	23 (34)	109	<i>Thysanopoda tricuspidata</i> (19, 3) <i>Euphausia mucronata</i> (16, 2)
Amphipods	80	20 (11)	3 (5)	35	<i>Phronima</i> sp. ¹ (56, 2) <i>Phronima sedentaria</i> (15, 0.5)
Gelatinous	88	25 (20)	61 (77)	36	Pyrosomatidae ³ (36, 12) <i>Pyrosoma atlanticum</i> (14, 5)
Squids	91	44 (30)	66 (120)	76	<i>Abraliopsis</i> sp. ¹ (22, 1) <i>Pterygioteuthis microlampas</i> (19, 1)
Jellyfishes	54	24 (20)	7 (11)	21	Bougainvilliidae ³ (20, 0.3) <i>Alatina</i> sp. ¹ (11, 0.1)
Shelled pteropods	68	5 (3)	2 (2)	30	<i>Clio</i> sp. ¹ (45, 0.2) <i>Cavolinia</i> sp. ¹ (15, 0.1)
Siphonophores with pneumatophore	9	NA	3 (3)	3	Physonectae ⁴ (47, 0.2) Agalmatidae ³ (47, 0.2)

3.3.3 Forward scattering models

In order to compare echosounder backscatter and trawl density (ρ_T), target strength (TS, in dB re 1 m²) scattering models were applied to the trawl's biological samples to calculate the theoretical response of the specimen. A mean backscattering volume $S_{v \text{ mod}}(f)$ was determined for each trawl by making an incoherent weighted summation of the contributions from all acoustic categories in the linear domain (Foote, 1983; Stanton et al., 2012), where the organisms' density served as the weighting factors (Figure 3.3). All categories are associated to a scattering model with taxa-specific input parameters, applied on the frequency interval 1–200 kHz.

Gas-bearing organisms

The acoustic categories of *fish with swimbladders* and *siphonophore with pneumatophore* are organisms bearing a gas-filled inclusion surrounded by a weakly scattering fluid-like body. For fish with a swimbladder, the volume of the fish body (V_f) was approximated as a prolate spheroid with the measured fish length (L_f) as the major axis and L_f/α_f as the minor axis. The fish aspect ratio (α_f) is equal to 5. The swimbladder size was calculated with the equivalent spherical radius $a_{esr} = \left(\frac{3p_{swb}V_f}{4\pi}\right)^{1/3}$, where p_{swb} was the percentage of V_f used for the swimbladder (Proud et al., 2019). The value $p_{swb}=2.5\%$ as reported in Blanluet et al. (2019) was used. The swimbladder backscatter was described using a hybrid scattering model. For lower frequencies ($ka_{esr} \leq 0.2$, where k was the wave number in m⁻¹), backscatter was computed using a resonance-scattering model from Scouling et al. (2015, 2022). This model takes into account the increased backscattering response resulting from the elongation of the swimbladder into a prolate spheroid as defined in Ye (1997) along with a directivity term relative to the incident sound wave and the fish's tilt angle (θ in radians). At broadside incidence ($\theta = \pi/2$), the directivity term was equal to one. The prolate spheroid elongation was defined by a length-to-width aspect ratio (b/a) of 1.5, with a and b the semi-major and semi-minor axis, respectively. For higher frequencies ($ka_{esr} > 0.2$), the geometrical scattering effect of the swimbladder was modelled using the exact modal series solution for a fluid sphere of equivalent radius a_{esr} defined in Anderson (1950). The transition frequency between the models was chosen at the beginning of the elbow above the resonance frequency (approximately at $ka_{esr} = 0.2$).

In the case of siphonophores, the mean equivalent radius a_{esr} of pneumatophore (filled with carbon monoxide gas: $g = 0.0012$ and $h = 0.22$ from Benfield et al. (2003) and Lavery et al. (2007) was fixed at 0.5 mm, based on Benfield et al. (2003), Kloser et al. (2016) and Proud et al. (2019). The scattering from the fish body and the nectophores (fluid-like parts of the siphonophore) were considered to be neglectable (Scouling et al., 2015). The specific shape and physical model parameters for both categories are summarized in Tableau 3.3.

Shelled organisms

The *shelled pteropods* acoustic category was similar to a fluid-like sphere surrounded by a solid shell. It was modelled with a simple high-pass dense fluid model based on Lavery et al. (2007), with a reflection coefficient $R = 0.5$ (Blanluet et al., 2019). The equivalent spherical radius a_{esr} (in m) was estimated as half the length of the measured diameter.

Fluid-like organisms

All the remaining acoustics categories, including *amphipods*, *euphausiids* and *decapods*, *gelatinous*, *jellyfish*, *squid* and *fish without swimbladder* were modelled using a model based on the Distorted-Wave Born Approximation (DWBA) scattering model averaged over a normal distribution of orientation angles (Stanton et al., 1998b; Stanton and Chu, 2000). The fluid-like organisms were simplified as uniformly-bent and tapered cylinders, except for jellyfish approximated as two prolate

spheroidal surfaces (Warren and Smith, 2007) and integrated over 300 integration points along the body axis of total length (L). The length L was defined as the total length for *amphipods*, *euphausiids* and *decapods* (equivalent to Standard Length 1 in Mauchline, 1981) and *gelatinous*, the mantle length for *squid*, the standard length for *fish without swimbladder* and the bell diameter for *jellyfish*. The cylindrical cross-section radius a (in m) of the organisms was estimated with the ratio L/a summarized in **Tableau 3.4**. The parameters and shape of the scattering model for each category is shown **Tableau 3.4**. Most of the parameters are extracted from Lawson et al. (2004).

Tableau 3.3. Swimbladder and pneumatophore hybrid scattering model parameters.

Parameter	Symbol	Value for swimbladder	Value for pneumatophore	Unit
Heat ratio of gas inclusion	γ_{swb}	1.4 ^a	1.4 ^a	-
Organisms' tissue density	ρ_f	1050 ^b	1030 ^c	kg m ⁻³
Density of air	ρ_a	1.3 ^b	1.3 ^b	kg m ⁻³
Water density	ρ_w	Varying with depth ^d	Varying with depth ^d	kg m ⁻³
Sound speed	c_w	Varying with depth ^e	Varying with depth ^e	m s ⁻¹
Thermal conductivity of air	k_a	5.5×10^{-3} ^b	5.5×10^{-3} ^b	cal m ⁻¹ s ⁻¹ °C ⁻¹
Length/width ratio	b/a	1.5 ^f	2.35 ^f	-
Shear modulus	μ_r	5.10^5 ^g	5.10^5 ^h	N m ⁻²
Dynamic viscosity	ξ	1 ^g	$4/3$ ⁱ	kg m ⁻¹ s ⁻¹
Surface tension	s	200 ^{b,g}	0.074 ⁱ	N m ⁻¹
Heat capacity of air	c_{pa}	240 ^b	240 ^b	cal kg ⁻¹ °C ⁻¹
Sound speed contrast	h	0.22 ^j	0.22 ^c	-
Density contrast	g	0.0012 ^j	0.0012 ^c	-
Percentage of volume of fish occupied by the swimbladder	p_{swb}	2.5 ^f	NA	%
Tilt angle	θ	0 ^g	25 ^k	°

a. Kloser et al., 2002,

b. Love, 1978,

c. Lavery et al., 2007,

d. Estimated with the closest CTD profiles

e. Calculated with the equation from Mackenzie, 1981,

f. Blanluet et al., 2019,

g. Scoulding et al., 2015,

h. Empirically chosen identical as swimbladder because we had no value available,

i. Proud et al., 2017,

j. Jech et al., 2015,

k. Empirically chosen for the pneumatophore.

Tableau 3.4. Weak scatterers models parameters for each acoustic category. Radius of curvature ρ_c/L were chosen empirically, where $\rho_c/L \rightarrow \infty$ defines a straight cylinder shape. N defines the Normal distribution.

Organism (Scattering model)	Length-to-cylindrical radius (L/a)	Orientation (Mean, STD)	Density contrast (g)	Sound speed contrast (h)	Radius of curvature (ρ_c/L)
Fishes without Swimbladder (DWBA <i>uniformly-bent cylinder</i>)	8 ^a	N(0,30) ^a	1.010 ^a	1.025 ^a	10
Amphipods (DWBA <i>uniformly-bent cylinder</i>)	3 ^c	N(0,30) ^c	1.058 ^b	1.058 ^b	6
Euphausiids, Decapods<25mm (DWBA <i>uniformly-bent cylinder</i>)	10.5 ^b	N(20,20) ^b	1.016 ^b	1.019 ^b	3
Euphausiids, Decapods>25mm (DWBA <i>uniformly-bent cylinder</i>)	10.5 ^b	N(20,20) ^b	$5.485 \times L \cdot 10^{-4} + 1.002$ ^b	$5.942 \times L \cdot 10^{-4} + 1.004$ ^b	3
Gelatinous (DWBA <i>uniformly-bent cylinder</i>)	4 ^c	N(0,30) ^c	1.003 ^b	1.003 ^b	10
Shelled pteropods (<i>High-pass fluid sphere</i>)	NA	NA	$R=0.5=(gh-1)/(gh+1)$ ^{a,b}	NA	NA
Squids (DWBA <i>uniformly-bent cylinder</i>)	5 ^d	N(0,20) ^d	1.029 ^d	1.041 ^d	10
Jellyfishes (DWBA <i>two prolate spheroidal surfaces</i>)	NA	NA	1.02 ^a	1.02 ^a	NA

a. Blanluet et al., 2019,

b. Lawson et al., 2004,

c. Lavery et al., 2007,

d. Jones et al., 2009.

3.3.4 Prediction of modelled backscattering strength with forward approach

The modelled volume backscattering strength $S_{v,mod}$ was estimated for each trawl as:

$$S_{v,mod}(f) = 10 \log_{10} \left(\sum_{i=1}^{N_{taxa}} \rho_{T,i} \sigma_{bs,i} \right) \quad (1)$$

with N_{taxa} the number of taxa groups, $\rho_{T,i}$ the density in individual (N ind./ $V_{sampled}$ in m^{-3}) and $\sigma_{bs,i}$ the backscattering cross-section of each taxa group i , defined as:

$$\sigma_{bs,i} = \sum_{j=1}^{n_{length\ class}} D_j^i \sigma_{bs,j}^i \quad (2)$$

For each taxa group i , $\sigma_{bs,j}^i$ was the modelled backscatter cross-section (in m^2) of length class j . D_j^i was the proportion of individuals of length class j in the taxa group i . $S_{v,mod}(f)$ was the total theoretical backscattering response over frequency f and was determined for each trawl.

3.3.5 Uncertainty analysis

Model parameters for the scattering models were derived from literature. However, the variability in parameters across a wide range of taxa introduced a source of uncertainty. To assess the reliability of model predictions, 1000 simulations for each size were performed, randomly selecting

input values from uniform distributions derived from maxima in literature when available or centred around the reference value ([Annexe Tableau A.3](#)). Uniform distributions were selected to cover the entire spectrum of variability in model parameters and their influence on the simulated backscatter ([Proud et al., 2019](#)). The uncertainty around scattering predictions was defined as the standard deviation of the simulation results over the total modelled backscatter. For the fluid-like models (DWBA), the parameters of density and sound speed contrast g and h and the aspect ratio L/a were evaluated. As for the resonant-scattering model, the parameters considered were α_f , p_{swb} , b/a and θ . The impact of the other parameters of the resonant model were considered neglectable compared to those involved in the definition of the size and shape of the gas-filled inclusion. The length of organisms was not included in the uncertainty analysis as it was measured on all organisms from net samples. The uncertainty on the orientation, relative to the direction of incidence, was simulated with a normal distribution of angle in the DWBA model.

3.3.6 Comparison of in situ and modelled acoustics

This study gathered campaigns conducted over a 10 year-period with minimal variations in the sampling protocols. Notably, trawling depth was chosen depending on the scattering layers detected by the echosounder to study all types of scattering layers in most sea- experiments. Yet the most recent survey WARMALIS 1 applied a different sampling strategy where trawling was performed systematically from the surface down to 200 m (oblique tow) and at 500 m (horizontal tow) for each station. Whenever the quality of echosounder data was not sufficient to calculate $S_{v,obs}$ (mainly due to bad weather and a strong swell creating empty pings) the corresponding trawl was excluded from the dataset. The final dataset contained 75% of the original trawls ($n = 144$) at 38 kHz and 59% ($n = 112$) at 70 kHz.

The difference of volume backscattering strength $\Delta S_{v,f}$ between $S_{v,mod}(f)$ and $S_{v,obs}(f)$ was calculated as:

$$\Delta S_{v,f} = S_{v,obs}(f) - S_{v,mod}(f) \quad (3)$$

with $\Delta S_{v,f}$ calculated at $f=38$ kHz and $f=70$ kHz, allowing us to measure the difference between the two acoustic densities: observed and modelled from trawl. To explore the link between $\Delta S_{v,38}$ and $\Delta S_{v,70}$, a linear regression (lm) was fit to the data using R statistical software ([R Core Team, 2023](#)).

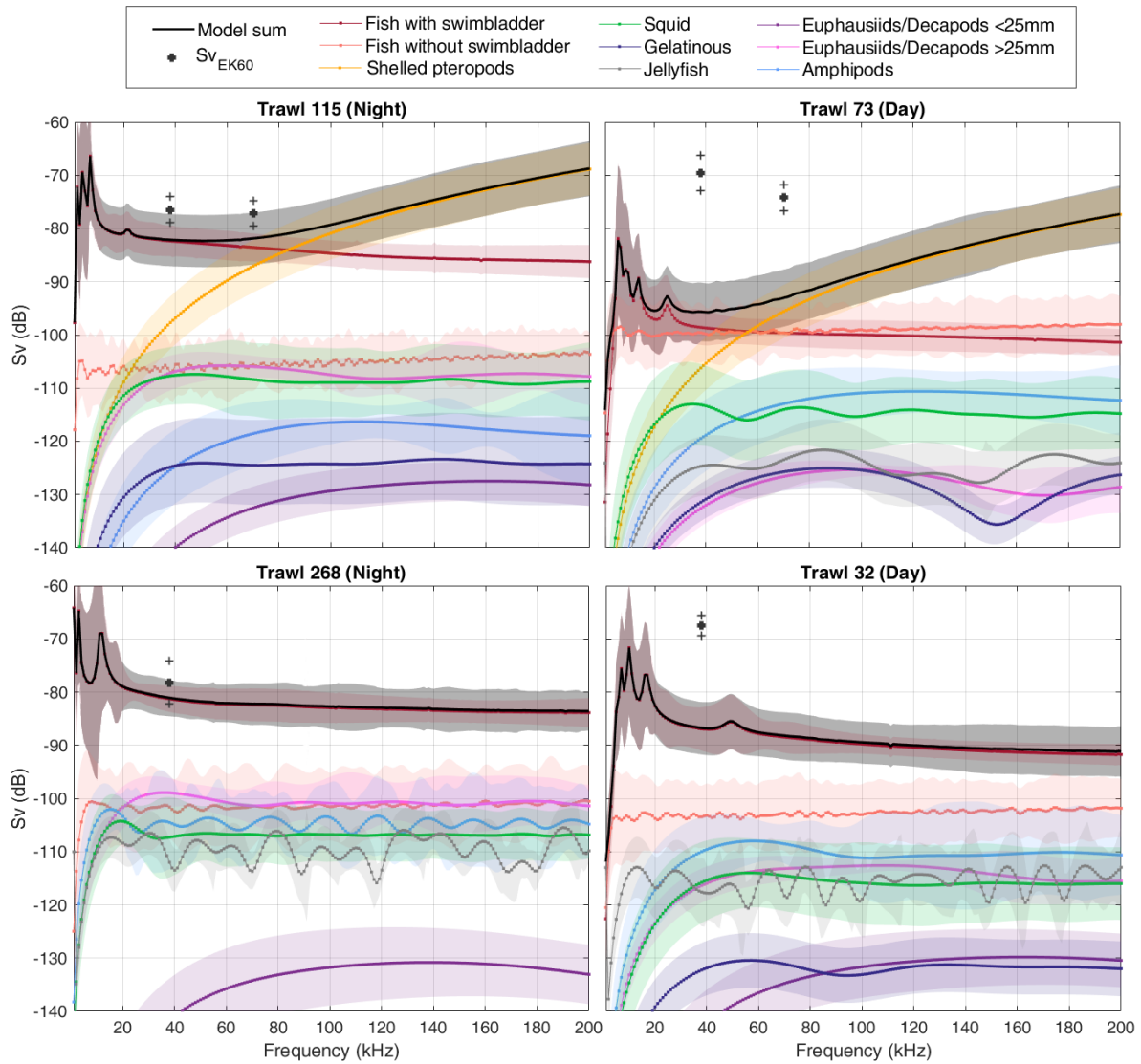


Figure 3.3. Forward modelling results for each category compared to the observed $S_{v,obs}$ for four trawls: #115 (NEC5, $d_{trawl}=169m$), #268 (WARM, $d_{trawl}=545m$), #73 (NEC3, $d_{trawl}=72m$) and #32 (NEC2, $d_{trawl}=509m$). The modelled backscattering response $S_v(f)$ in dB re $1 m^{-1}$ of each acoustic category caught in the trawls are in coloured solid lines. The total modelled response $S_{v,mod}(f)$ summing the contribution of all taxa is in solid black line. Shaded areas are the standard deviations of backscattering responses. In trawls #268 and #32, there is a partial overlap between the contribution of fish with swimbladders (red line) and $S_{v,mod}(f)$ (black line), and the response of fish with swimbladders is scarcely discernible. The *in situ* acoustic densities $S_{v,obs}$ in dB re $1 m^{-1}$ at 38 kHz and 70kHz are denoted by a black thick cross with their standard deviation in thin crosses. $S_{v,obs}$ at 70kHz is only available for trawls at depths shallower than 400m.

3.3.7 Generalized Linear Model (GLM)

Generalized linear regression models (GLM) with Gaussian (identity-link) form were used to explore how $\Delta S_{v,f}$ was associated with the composition of trawls and the sampling characteristics. The predictor variables used in the GLM were: density of fish with swimbladders (ρ_{SWB}), density of crustaceans (sum of density of amphipod and euphausiid combined as ρ_{crust}), gelatinous density (sum of density of gelatinous and jellyfish as ρ_{gelat}), trawling depth (d_{trawl}) and relative weight of fish with swimbladders, crustaceans and gelatinous. The relative weights represented the measured weight of a taxa group (in g) over the total weight of the trawl. No collinearity among predictors was detected. After examining the distribution of densities, they were transformed into logarithmic scale, $\log_{10}(\rho)$, to better fit the residuals to a Normal distribution. The analysis was performed separately for 38 and

70kHz, and for day and night trawls (51 trawls for day and 93 at night) to better account for the impact of DVM (Casey and Myers, 1998). The best models were selected with the compensated Akaike Information Criteria (AICc; R package Mazerolle, 2023). The 4 optimal models (two for each frequency at both day and night-period) are presented in this study. Analyses were performed with R statistical software (R Core Team, 2023), version 4.3.1. Marginal effect plots showing the predicted $\Delta S_{v,f}$ for the significant variables (p -value <0.05) from the GLM models were plotted with the 'ggeffects' package (Lüdtke, 2018, version 1.2.2). The pseudo R-squared (R^2) of the models were determined with the McFadden (1973) metric.

3.4. Results

3.4.1 Biological sampling

Trawl sampling gathered a total number of 98,896 specimens, which represent a combination of different taxonomic levels including 306 species, 311 genus, 186 families and 55 orders (Tableau 3.2). The higher number of genera compared to species was a result of the inability to identify all specimen species due to their conservation state. Only 55% of the total specimens were determined at the species level, 8% at the genus level only, 30% at the family level, and 5% at the order level. Among the specimens that could not be identified at the species level, 58% were gelatinous organisms. Myctophidae, Sternoptychidae and Gonostomatidae were the main fish families sampled. *Ceratospelus warmingii* was the most abundant species caught for fish with swimbladders. Fishes without swimbladder were mainly represented by Bathymyrinae subfamily (leptocephalus larval stage) and *Lobianchia gemellarii*. *Diaphus perspicillatus* presenting a gas-filled inclusion at the juvenile stage only was the most abundant species classified in both fish with or without swimbladder. Decapods and Euphausiids were mainly represented by *Thysanopoda* sp., *Euphausia mucronata* and *Janicella spinicauda*. Various species of the Phronimidae family, particularly *Phronima sedentaria*, and of the Phrosinidae family, including *Phrosina semilunata*, were collected within the amphipods taxa. Cephalopod specimens included *Pterygioteuthis* and *Abralia* genera. The family Bougainvilliidae represented most of the recognisable jellyfish samples while the gelatinous category contained predominantly *Pyrosoma* sp. and Salpidae. Families Agalmatidae and Physonectae represented most of the siphonophores with pneumatophores. Many gelatinous organisms caught in trawls were not sufficiently well preserved to accurately estimate their morphology and identify their species.

3.4.2 Forward approach $S_{v,mod}(f)$

When varying the input parameter values (Annexe Tableau A.3), the standard deviation of $S_{v,mod}(f)$ was +/- 5dB in average at 38 and 70 kHz (Figure 3.3). The resonance scattering region of gas-bearing organisms situated between 1 and 30 kHz exhibited the highest variability (+/- 10dB in average). The modelled results indicated that scatterers with fluid-like properties had a negligible impact on $S_{v,mod}$, which was dominated by the response of fish with swimbladders in the majority of trawls (Figure 3.3). When caught in trawls, elastic-shelled pteropods were the strongest scatterers at frequencies > 50-70kHz. In rare cases, some fluid-like categories had a density and a size distribution that led to a scattering response equal or higher than fish with swimbladders at $f > 50$ kHz (e.g. Figure 3.3, Trawl 73). The response of the siphonophores with pneumatophore, the other gas-bearing organisms' category, did not have a major impact on $S_{v,mod}$.

3.4.3 Variability of $\Delta S_{v,f}$ across trawls

Across the 144 trawls, $\Delta S_{v,f}$ spanned a range of [-1.5, 42.1] dB at 38 kHz and [0.9, 42.4] dB at 70 kHz, with a median of 16 dB for the combined distribution of both frequencies. In trawls where d_{trawl} was less than 400m (within the maximum emission range of 70 kHz), $\Delta S_{v,38}$ and $\Delta S_{v,70}$ followed a linear regression (Figure 3.4a) with a slope of 0.96 (associated with a standard error of 0.03). This suggested that the variability of $\Delta S_{v,f}$ was consistent for both frequencies. $\Delta S_{v,f}$ was >0 (Figure 3.4b), indicating that the modelled volume backscatter $S_{v,\text{mod}}$ derived from trawl catch was lower than the observed $S_{v,\text{obs}}$ from the echosounder. Only two trawls, situated in the mesopelagic layer with $d_{\text{trawl}} > 200\text{m}$, exhibited a $\Delta S_{v,38} < 0$. On average, $\Delta S_{v,f}$ was higher during daytime trawls compared to night-time trawls for both frequencies, with median values of 19 dB and 22 dB for $\Delta S_{v38,\text{day}}$ and $\Delta S_{v70,\text{day}}$, and a median of 14 dB for $\Delta S_{v38,\text{night}}$ and $\Delta S_{v70,\text{night}}$ (Figure 3.4b).

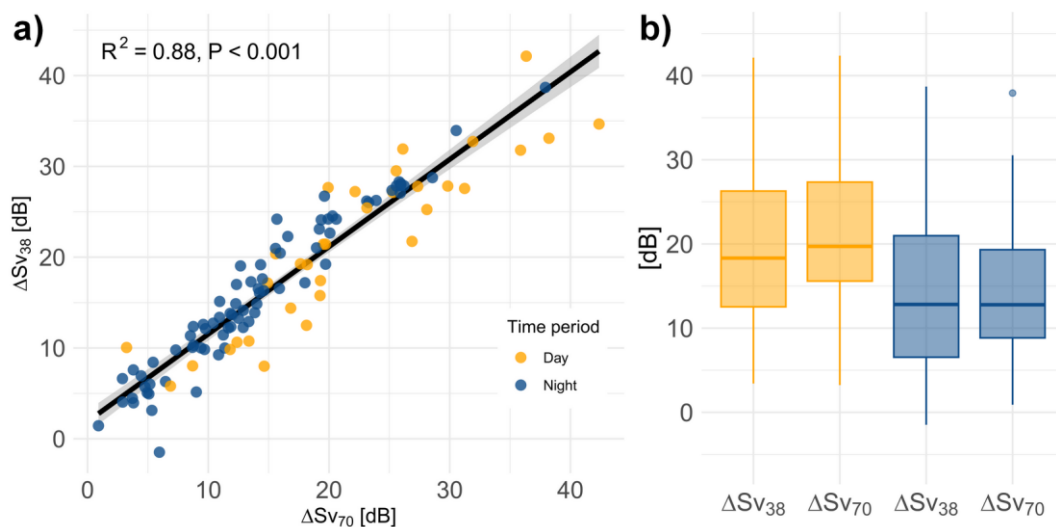


Figure 3.4. Description of $\Delta S_{v,f}$ in relation with time-period. (a) Relationship between ΔS_{v38} and ΔS_{v70} for each trawl with a linear regression fit (lm) in solid black line and the associated metrics (R^2 , p-value and regression equation). Shaded areas represent 95% confidence interval. Dots represent each trawl with day in yellow and night in blue. (b) Summarized $\Delta S_{v,f}$ for day (yellow) and night (blue) trawls at 38 kHz (ΔS_{v38}) and 70 kHz (ΔS_{v70}). Horizontal line within each box is the median value, box limits are the inter-quartile range, i.e. 25 and 75% quantiles. The whiskers (vertical lines) are 1.5 times the inter-quartile range. Dots represent potential outliers.

3.4.4 Effect of organisms' density

The final models are displayed in [Tableau 3.5](#), with only a single model for each day/night and frequency combination because the level of uncertainty in model structure was minimal (i.e., all other subsequent models had $dAIC > 2$, as shown in [Annexe Tableau A.4](#)). Out of all the predictors examined in the GLM, the log density of fish with swimbladders captured in trawls ($\log_{10}(\rho_{\text{SWB}})$), and the relative weight of fish with swimbladders (% weight fish SWB) were included in all four models selected with $AICc$, for both day and night trawls at 38 and 70kHz ([Tableau 3.5](#)). The predictor $\log_{10}(\rho_{\text{SWB}})$ was associated with a negative coefficient ([Tableau 3.5](#)), indicating that $\Delta S_{v,f}$ decreased in trawls with a high density of fish with swimbladders ([Figure 3.5](#)). $\Delta S_{v,f}$ also decreased with % weight fish SWB, in trawls where a large proportion of the sampled weight was represented by fish with swimbladders ([Figure 3.5](#) and [Tableau 3.5](#)). Finally, the density of crustaceans, $\log_{10}(\rho_{\text{crust}})$, was included in the day-time GLM for $\Delta S_{v,70}$, with a negative coefficient indicating a decrease of $\Delta S_{v,70}$ in day-time trawls with a larger density of crustaceans at 70kHz.

Effect of trawling depth

The depth of trawls (d_{trawl}) was included in night-time models selected with AICc (**Tableau 3.5**). $\Delta S_{v,f}$ decreased in deeper trawls (**Figure 3.5**). The selected models explained around 80% of the variance of $\Delta S_{v,f}$ during the night and between 60 to 70% for day-time (**Tableau 3.5**). This finding highlighted that the models did not explain day-time discrepancies between trawl and acoustic observations to the same extent as they did in night-time scattering layers. The other predictors tested were not included in the selected GLM (**Annexe Tableau A.4**).

Focusing on the impact of depth, the distribution of $\Delta S_{v,f}$ was studied in two depth layers as in **Figure 3.6**: epipelagic ($d_{\text{trawl}} \leq 200\text{m}$) and mesopelagic ($[200, 800]\text{m}$ for 38 kHz and $[200, 400]$ for 70kHz) layers. $\Delta S_{v,f}$ was lower in the mesopelagic layer for both frequencies with a minimum at night (median $\Delta S_{v,f}$ of 3.9 and 5.0 dB, for 38 and 70 kHz, respectively), at the exception of day-time 70kHz. 90% of $\Delta S_{v,38} \leq 5\text{dB}$ (15 trawls) were located in the night-time mesopelagic layer, which is the scattering layer with the least average difference between $S_{v,\text{mod}}$ and $S_{v,\text{obs}}$ (**Figure 3.4**).

Tableau 3.5. GLM's results for the 4 final models (rows) selected based on the lowest AICc (see Annexe Tableau A.3 for full model selection outputs). The response variables $\Delta S_{v,38}$ and $\Delta S_{v,70}$ are modelled separately and are split into day/night trawls. The proportion of variance explained (R^2), the beta-coefficients from the GLM of the predictor variables in each model and their standard errors (STD) are indicated for each model. Predictor variables are depth (d_{trawl}), density of fish with swimbladders in logarithmic scale ($\log_{10}(\rho_{\text{SWB}})$), relative weight of fish with swimbladders (% weight fish SWB) and density of crustaceans in logarithmic scale ($\log_{10}(\rho_{\text{crust}})$). Blank cases indicate the variables not included in the GLM selected with AICc criteria. All predictors are associated to a p-value<0.05.

$\Delta S_{v,f}$ (kHz)	Period	R^2	$\log_{10}(\rho_{\text{Fish SWB}})$ (STD)	% weight fish SWB (STD)	d_{trawl} (STD)	$\log_{10}(\rho_{\text{crust}})$ (STD)
38	Day	62%	-6 (1)	-9 (5)		
70	Day	73%	-6 (1)	-15 (6)		-4 (2)
38	Night	80%	-6 (1)	-8 (2)	-0.03 (0.007)	
70	Night	78%	-6 (1)	-6 (2)	-0.04 (0.007)	

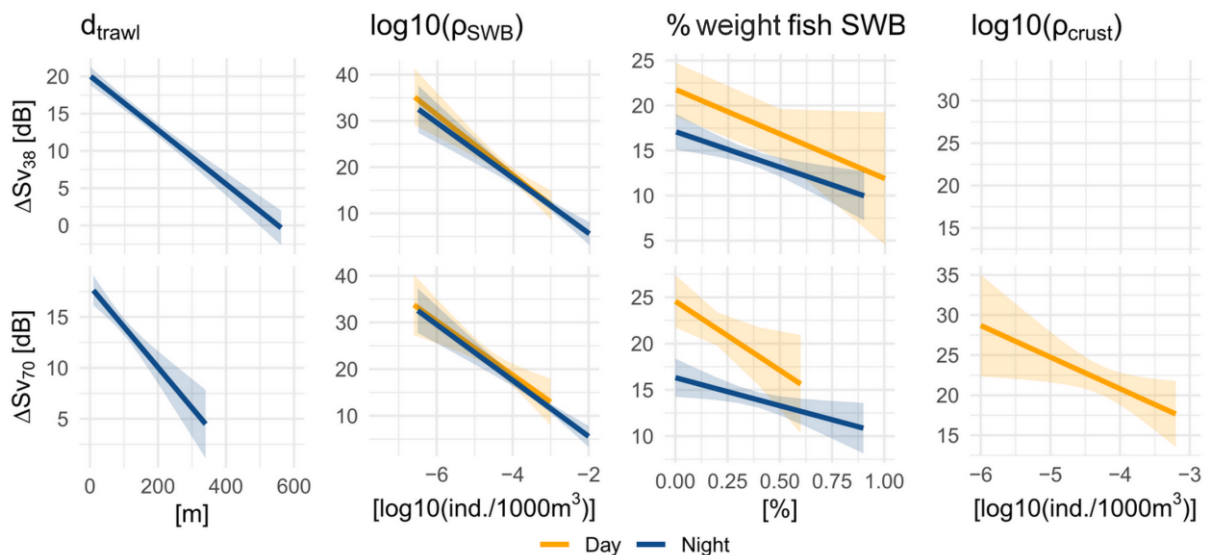


Figure 3.5. Predicted marginal effects of $\Delta S_{v,f}$ for the 4 GLM models as a function of predictors. $\Delta S_{v,38}$ (top) and $\Delta S_{v,70}$ (bottom) predicted for day (yellow solid line) and night (blue solid line) models for the variables d_{trawl} , $\log_{10}(\rho_{\text{SWB}})$, % weight fish SWB and $\log_{10}(\rho_{\text{crust}})$. Shaded areas represent 95% confidence interval of marginal effects. Only the variables selected in the 4 GLM models and presented in Tableau 3.5 are plotted. They are all associated to a p-value<0.05.

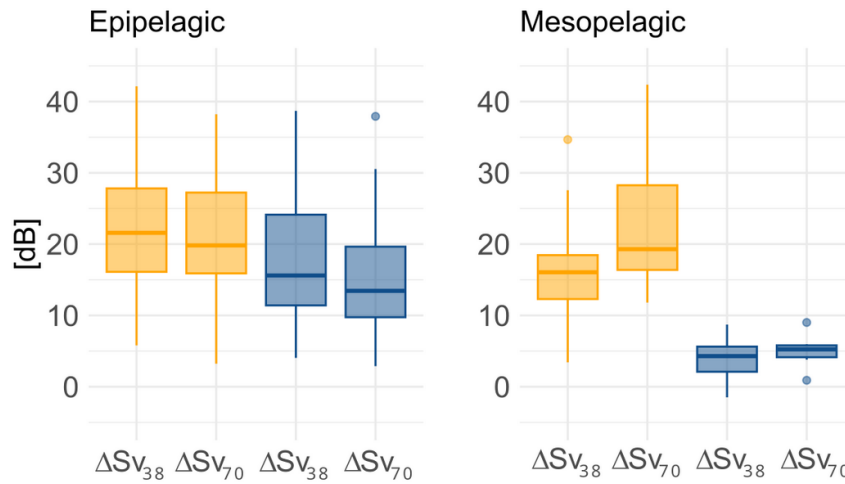


Figure 3.6. Description of $\Delta S_{v,f}$ distributions per depth layers and time-period: $\Delta S_{v,f}$ in the epipelagic layer (left, $d_{\text{trawl}} \leq 200\text{m}$) and in the mesopelagic layer (right, $d_{\text{trawl}} > 200\text{m}$) at 38 kHz ($\Delta S_{v,38}$) and 70 kHz ($\Delta S_{v,70}$) for day (yellow) and night (blue) trawls. Horizontal line within each box is the median value, box limits are the inter-quartile range, i.e. 25 and 75% quantiles. The whiskers (vertical lines) are 1.5 times the inter-quartile range. Dots represent potential outliers.

3.5. Discussion

Using 144 trawls between the surface and 600m depth, along with 38 and 70 kHz acoustics covering a 10-years period in West tropical Pacific, this study provides information on how acoustic-trawl estimates vary in tropical ecosystems characterized by high biodiversity. The backscattering difference $\Delta S_{v,f}$ between the observed and the predicted acoustic signal using forward modelling was function of the time period (day/night) and decreased with larger weight ratio and density of fish with swimbladders at 38 and 70kHz. In addition, $\Delta S_{v,70}$ during day-time also decreased with the increasing density of crustaceans. The towing depth of each trawl had an effect on $\Delta S_{v,f}$ during the night, with a significantly smaller difference in mesopelagic than epipelagic trawls. These observations show that the interpretation of acoustic-trawl survey results depends on spatial and temporal patterns and is therefore sensitive to the choice of sampling depth and survey time-period (day/night). The values of $\Delta S_{v,f}$ were positive over the entire dataset showing a modelled S_v lower than observed with echosounder value. This consistent positive bias may be linked to an overestimation with hull-mounted echosounders and/or an underestimation of volume backscattering in forward modelling, either due to the models parameterisation or biases in the species diversity and abundance sampled with the trawl (Mair et al., 2005; Blanluet et al., 2019).

3.5.1 Uncertainties due to acoustics

The predicted acoustic signal $S_{v,\text{mod}}$ depends on the model parameter values and the species composition (diversity and relative abundances) observed in the trawl samples. The incoherent summation of organism contributions relies on the assumption that the backscatter of individual organisms is not affected by neighboring ones, and that their distribution is random within the observed volume. The low densities observed in this study and the mixed nature of the scattering layers allowed us to make this assumption. However, this commonly accepted approach remains simplified and may introduce significant uncertainty into $S_{v,\text{mod}}$. The model parameters were chosen from the literature, but were not specific to the tropical Pacific area nor to all taxa caught in trawls, which introduced another source of uncertainty (Lawson et al., 2004, Lucca et al., 2021). $S_{v,\text{mod}}$ modelled with the parameters chosen in this study was defined as the reference value for all analysis. However, the selection of input parameters for the backscattering models of each taxon group

(**Tableau 3.3** and **Tableau 3.4**) introduced variability in the modelled backscattering response. Model uncertainty analysis indicated that the total volume backscatter could vary within +/-5dB around the reference value of $S_{v,mod}$ at 38 and 70 kHz, solely as a function of input parameters (**Figure 3.3**). In trawls where $\Delta S_{v,f} \leq 5$ dB, predominantly located in the night-time mesopelagic layer, the variability in total modelled backscatter could solely account for the disparity between $S_{v,mod}$ and $S_{v,obs}$. For all other cases, where the median $\Delta S_{v,f}$ was larger than 5 dB, the uncertainty associated with model parameters alone could not explain these differences.

As expected, at 38 and 70kHz, $S_{v,mod}$ was primarily dominated by the response of fish with swimbladders, making this group essential for modelling the trawl's backscatter (McClatchie et al., 2000; Kloser et al., 2009; Davison et al., 2015b). Among all the parameters for this gas-bearing scattering group, the parameters controlling the swimbladder volume and shape, which vary significantly between species, generated the highest sensitivity on the modelled volume backscatter, as also shown in Proud et al. (2019). Yet assess these parameters for all specimens often require dissection and X-ray or CT-scan to evaluate their variability within species and establish a relation with fish length (Yasuma et al., 2010). These methods are performed only on undamaged specimens with preferably intact swimbladders. However, when bringing mesopelagic fish to the surface, the swimbladder experiences a rapid pressure change during ascent, raising uncertainties regarding whether its morphology and volume remain identical to those in deep layers (Sobradillo et al., 2019; Peña et al., 2023; Sarmiento-Lezcano et al., 2023). For all these reasons, many taxa do not yet have a description regarding the presence of a swimbladder. Choosing to assign them a swimbladder characteristic identical to that of specimens from the same family, to avoid excluding them from the study, introduces a source of error in the modelling (Dornan et al., 2019; Marohn et al., 2021).

The group of elastic-shelled pteropods can occasionally dominate the volume backscatter at 70 kHz frequency. Their solid shells tend to produce a strong backscattering response even at low densities when compared to fluid-like animals (Stanton et al., 1994). This strong response was computed by a high-pass dense fluid-sphere with an empirical reflection coefficient from Stanton et al. (1994) which is often used in studies (Lawson et al., 2004; Lavery et al., 2007; Blanluet et al., 2019). This model is relatively simple and does not represent shelled-pteropods that exhibit more complex shapes (spirals or pyramidal shell as *Clio pyramidata* and an opercular opening) and various materials (aragonite, calcite or silica). This assumption might overestimate the actual backscatter. Better knowledge is also required on the scattering responses of gelatinous organisms such as salps and pyrosomes and more broadly of a large range of more rare species (Warren and Smith, 2007; Henschke et al., 2016).

During the day, the 70 kHz signal was more sensitive to the density of crustaceans as $\Delta S_{v,70}$ decreased with larger densities. Recording acoustic data at higher frequencies (120 and 200 kHz) would help to estimate the effect of the groups of crustaceans and fluid-like organisms (gelatinous, squids and jellyfishes) in the upper layer as suggested in other studies (e.g., Jech et al., 2018; Lucca et al., 2021) as they are further away from the resonance frequencies of gas-filled structures often situated between 18 and 70 kHz. At these higher frequencies, the relationship between volume backscatter and biomass becomes more linear as proposed in Benoit-Bird, (2009). However, the data at 120 and 200 kHz in our surveys were of bad quality. Therefore, our findings likely depict trends related to gas-bearing mesopelagic fishes.

3.5.2 Micronekton trawl sampling

The large $\Delta S_{v,f}$ can also be linked to the underestimation of abundance and biases in the species composition as caught by the trawl sampling. Utilizing forward modelling on biological

sampling necessitates precise estimates of the abundance, weight, size distribution, and morphological characteristics of the groups of species defined in the model to accurately calculate the theoretical mean volume backscatter in a specific sampled layer. However, the tropical Pacific Ocean has a very high species diversity with potentially strong spatial heterogeneity in the horizontal and vertical distributions of species, making it difficult to achieve comprehensive trawl sampling.

Trawl catchability is a function of its design and operational features (i.e., length, mesh size, trawl opening and towing speed) and the characteristics of the organisms captured (i.e., swimming speed, length and shape; Grimaldo et al., 2022). Some organisms tend to avoid the trawl or escape it after entering, with their chance of escaping the trawl increasing with the swimming speed (Bethke et al., 1999; De Robertis et al., 2017b; Grimaldo et al., 2022). With trawls towed around 2 to 3 knots (as in this study), fast swimming species in mesopelagic fishes and squids (Peña et al., 2018) can likely escape or stay away from the trawl (Kartvedt et al., 2012; Davison et al., 2015b; Underwood et al., 2020). Increasing the towing speed would potentially reduce the avoidance factor but is not conceivable with all vessels and/or all trawls. The avoidance factor may be more pronounced in the surface layers where organisms might detect the approaching trawl due to sunlight during the day and artificial lights from the vessel during the night (Pakhomov and Yamamura, 2010). Thus, the largest differences of $\Delta S_{v,f}$ in the epipelagic layer might, in part, be attributed to the influence of light leading to lower catchability.

In addition, the mesh-size selectivity, is also important in the trawl-based estimates of micronekton biomass. The size selectivity leads to an incomplete length distribution of micronekton specimen (Lawson et al., 2004; Proud et al., 2019). The net in our study presenting a graded mesh, all taxa may not be herded by the largest mesh (80mm) at the entrance nor gathered homogeneously down to the cod-end (Heino et al., 2011; De Robertis et al., 2017b). The smallest and least mobile micronekton organisms, mainly crustaceans, gelatinous and shelled-pteropods, may pass through the largest mesh to be captured only in the narrowest mesh at the end of the trawl (Kloser et al., 2009). This selectivity would affect the determination of the effective opening surface utilized to estimate the sampling volume and introduce a correlation with the size distribution of organisms. The replication of tows at one station for the same scattering layer would reduce the variability in length distribution and help assess the size selectivity (Lawson et al., 2004).

Underestimation of mesopelagic fish cannot explain alone the variability of $\Delta S_{v,f}$. Large differences ($\Delta S_{v,f} > 15$ dB) were observed in all depth layers and time-period at the exception of night-time mesopelagic layer. They were not systematically associated with a low density of fish with swimbladders (relatively compared to the other micronektonic densities). In those cases, ρ_{SWB} alone could not explain the variability of $\Delta S_{v,f}$ indicating that i) acoustic backscatter was due to other species not sampled by the trawl (i.e. possibly siphonophores with pneumatophores), and/or ii) the acoustic theoretical response of the present specimens was not properly modelled. Gelatinous organisms in particular are sensitive to both aspects, because they are fragile and their acoustic response is poorly known. The trawl used in this study is not well suited to collect jellyfish and gelatinous colonial organisms (salps, siphonophores). Those that end up in the cod-end are often brought aboard broken or damaged, which renders their counting and morphological description difficult. Siphonophores can contribute significantly to the mean volume backscattering strength and generate a signal as strong as mesopelagic fish in total mesopelagic backscatter (Proud et al., 2019) with a consequent impact on biomass estimates (Blanluet et al., 2019, Proud et al., 2019). In this study, siphonophores were caught in few trawls (only 3%) and their abundance might have been underestimated because of the difficulty to catch fragile colonial organisms in trawls. Their abundance and length remain largely unknown in open ocean (Kloser et al., 2016). Pneumatophores have been reported to a length ranging from 0.05

to 1.5 mm (Benfield et al., 2003; Lavery et al., 2007; Kloser et al., 2016) and the importance of the contribution of their fluid-like parts (bracts and nectophores) is still debated (Lavery et al., 2007), which makes their inclusion in forward problem complex in the absence of precise observations.

Supplementing trawl sampling with nets designed for capturing smaller species and zooplankton, such as the Methot Isaac Kidd and/or the Multinet (Blanluet et al., 2019), could enhance the identification and abundance estimates of gelatinous and other fragile, smaller organisms. Zooplankton and small organisms can form dense aggregations and sometimes contribute to more than 50% of backscattering, as observed at 120kHz with copepods in Lawson et al. (2004). Overall, despite the use of all sampled taxa in this study to take into account the diversity of micronekton organisms, our results are focused on mesopelagic fish with swimbladders abundance estimates.

3.5.3 Variability of observed scattering layers

The spatial organization of scattering layers plays a role in the variability of $\Delta S_{v,f}$. In our model, scattering layers were considered homogenous all along the tows. However, that is not necessarily true (Benoit-Bird et al., 2017). Patchy distributions and small schools were often observed on the echosounder data, especially in surface layers. These aggregations have a strong acoustic response but are not homogeneously distributed and may have been missed by our trawl, explaining discrepancies between sampling methods with a strong acoustics observation not found in trawl samples (Lawson et al., 2004). Clustering algorithms seem to make it possible to differentiate sublayers that are inhomogeneous from an acoustic point of view (Blanluet et al., 2019). Taking into account these different strata could help understand which areas have been better sampled by the trawl. This can be achieved by modelling the acoustic response based on micronektonic compositions and comparing it to the signal from different sub-layers, instead of relying on the averaged backscatter of a single large scattering layer.

3.5.4 Perspectives and complementary sampling methods

To progress in our understanding of the relationships between hull-mounted acoustic data and trawl sampling data, complementary approaches are needed to improve species identification and individual abundance estimates. Optical devices are a promising tool to identify species, measure and count organisms, either independently (Williams et al., 2018; Gastauer et al., 2022) or in conjunction with another measurement method, such as using them on a trawl to document organisms entering the net (Allken et al., 2021) or an acoustic probe (Marouchos et al., 2016). Infrared stereo-camera profiles down to 150m depth in nearshore stations have been used to estimate the sizes and densities of micronekton in scattering layers (Benoit-Bird, 2009). These data showed a correlation between the densities of micronekton (mainly myctophids without gas-swimbladder) and volume scattering from echosounders. However, optical measurements in deep scattering layers require the use of a light source that might affect the behaviour of the organisms. Peña et al. (2020), Geoffroy et al. (2021) and Underwood et al. (2021) highlighted the change in behaviour of organisms to an artificial light source, with clear avoidance of mesopelagic fish in white light. Uncertainty remains about the impact of other colours and the wavelength used, but it could introduce another set of biases to biomass estimates.

Acoustic profilers or probes submerged in mesopelagic layers appear to be a possible approach linking trawls and acoustics (Kloser et al., 2016). Given the limited range of emission of hull-mounted sounders at high frequencies, vertical profilers using frequencies higher than 70 kHz would be useful. Wideband acoustic profilers in particular, presenting a high-resolution and a smaller insonified volume than hull-mounted echosounder in deep layers, offer a better chance at detecting individual targets (Bassett et al., 2020; Cotter et al., 2021a). Weak, fluid-like scatterers are not masked by gas-filled organisms in the

small sampled volume and are therefore detectable with echo-counting algorithms to estimate their density (Agersted et al., 2021b; Cotter et al., 2021a). To study scattering layers with trawls and profiler simultaneously, a solution would be to add the wideband profiler on the pelagic trawl opening to record organisms in front of it as in Underwood et al. (2020). This setup detect the behaviour of the organisms in front of the trawl and is a useful tool to calculate the avoidance and escapement rate of a trawl. The question of what organisms are actually detected with the profiler remains when estimating biomass. To accurately compute the total backscatter, it is essential to determine the proportion and exact acoustic response of each taxa across a wide frequency band, as opposed to relying solely on the response at discrete frequencies (Proud et al., 2019). The wideband properties allow us to study the detected targets response as a function of frequency band. Using this information is the next step to better understand the composition of mixed scattering layers by classifying the different target responses as in Verma et al. (2017) and Agersted et al. (2021b) and link them with broad taxa groups. We are currently systematically associating such wideband profiler to sampling trawl to assist in the correction of collected density of organisms when quantifying biomass. Finally, it seems that techniques based on environmental DNA could complement the trawl sampling to obtain key information on species composition and even rough estimate of abundance by taxa (Bessey et al., 2021; Govindarajan et al., 2022, 2023; Albonetti et al., 2023).

3.5.5 Concluding remarks

The comparison of micronekton density in acoustic-trawl surveys has highlighted significant disparities in organism abundance in tropical ecosystems defined by a high biodiversity. It showed the relationship between these differences with depth, time-period and composition of the trawl. Even when including all categories of micronekton scatterers, our acoustic-trawl surveys favoured the estimation of the density of mesopelagic fish; a result common to most mesopelagic studies at 38kHz (Scoulding et al., 2015; Proud et al., 2019; Dornan et al., 2022). In this study, the mesopelagic layer, especially at night, displays the smallest divergence between acoustics and trawl. In this case, it is recommended to initially focus on this layer for estimating mesopelagic biomass. This layer shows the most consistent results between the two methods, making them easier to interpret.

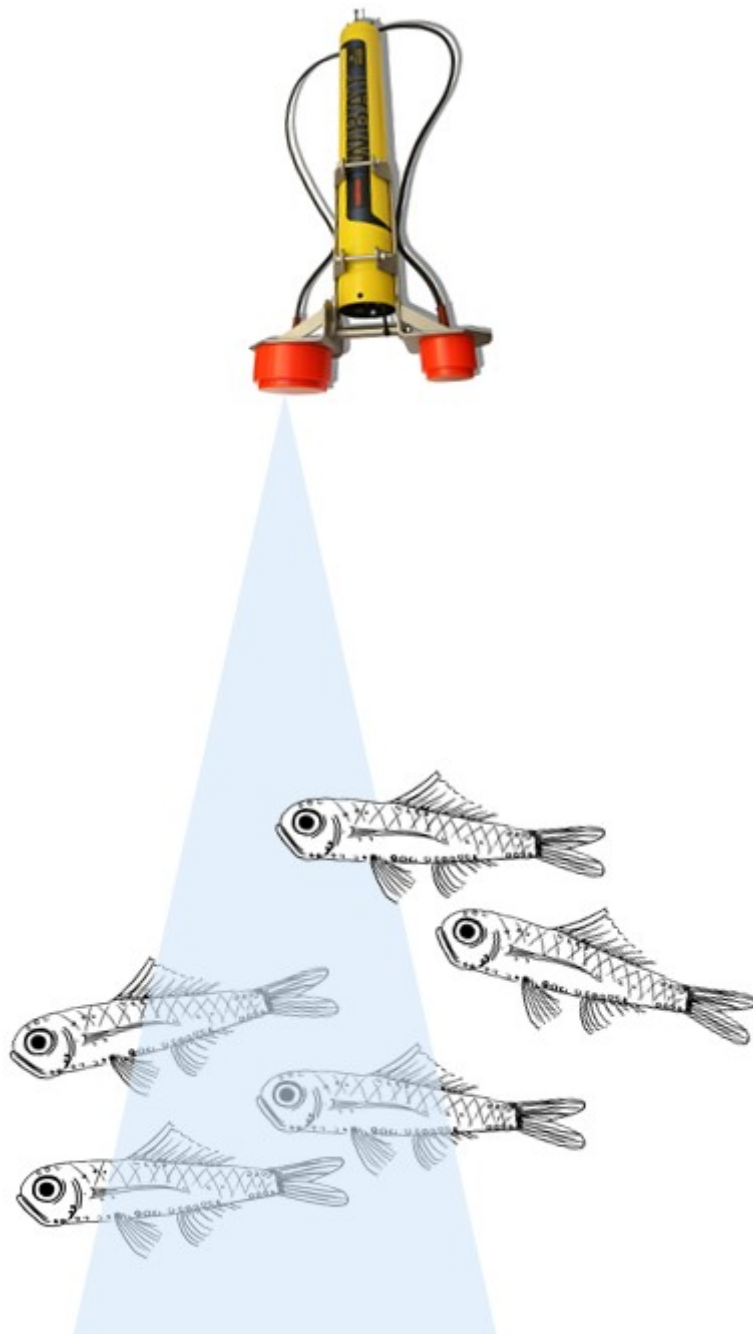
Finally, it is obvious that the sampling of micronekton should be conducted concurrently using a combination of methods, including hull-mounted echosounders, towed probes employing acoustics and optics, alongside trawl samplings and genomics. Validating acoustic measurements with other methods would help understanding and reducing the large differences between acoustics and trawl sampling to improve abundance and biomass estimates of micronekton in tropical pelagic ecosystems.

3.6. Acoustique-chalut, des incertitudes toujours inexplicées

Comprendre le lien entre l'acoustique de coque et les prélèvements des chaluts reste encore à explorer. Si la variabilité entre les deux méthodes semble plus forte dans la couche épipelagique, la différence est néanmoins significative dans la couche mésopélagique. Estimer l'abondance des organismes micronektoniques à partir uniquement de ces deux méthodes de mesure est donc difficilement envisageable, particulièrement dans la zone du Pacifique tropical. Parmi les solutions envisageables pour lier l'acoustique et le chalut (profileur, optique, eDNA...), nous allons explorer l'utilisation d'un profileur acoustique large bande dans le chapitre suivant.

Chapitre 4

Profileur acoustique large bande : lien entre la biologie et l'acoustique



@Laure Barbin

Le chalutage et les mesures acoustiques, largement employées pour l'étude du micronecton, sont sujettes à de nombreux biais rendant leur comparaison difficile. Ces biais ont été étudiés dans les chapitres précédents, dans différentes couches diffusantes. Il est ainsi souvent impossible d'affirmer avec certitude que le signal acoustique mesuré par les sondeurs de coque est entièrement dû aux espèces chalutées à une profondeur et un instant donnés. Comblant la différence spatio-temporelle entre ces deux types de mesure permettrait de faciliter leur interprétation conjointe. L'estimation de l'abondance et de la densité du micronecton aident à obtenir des estimations de biomasse plus robustes. Bien que le chalut fournisse des mesures de biomasse, les biais inhérents à cette méthode (liés à la sélectivité des filets, au large panel de modèles utilisés et à l'évitement) nécessitent d'autres méthodes d'échantillonnage pour compléter le manque d'information sur l'abondance du micronecton. Nous allons voir dans ce chapitre en quoi l'utilisation de l'acoustique large bande, employée sur un profileur acoustique, apporte un nouvel éclairage sur les estimations de densité en milieu mésopélagique.

4.1. Avantages du profileur acoustique large bande

Améliorer l'estimation de la densité des organismes micronectoniques et faire le lien entre la biologie et le signal acoustique repose de plus en plus sur l'emploi de profileurs acoustiques (Kloser et al., 2016; Thorvaldsen, 2018). Ces appareils offrent la possibilité de déporter des échosondeurs jusqu'à de grandes profondeurs (>1000m) et non plus uniquement sous la coque du bateau. Le faisceau acoustique ayant une forme conique, le volume échantillonné augmente proportionnellement à la distance par rapport à la surface émettrice du transducteur. Ainsi, descendre un profileur proche des couches diffusantes mésopélagiques permet de garder un faible volume de confusion. En conséquence, il est plus facile d'étudier la réponse des cibles individuelles, à des profondeurs où le grand volume insonnifié des sondeurs de coque rend cette information inaccessible (Kloser et al., 2016; Grassian et al., 2023). De plus, les sondeurs et appareils de mesure immergés en profondeur ne sont pas sensibles aux bulles se situant sous la coque et aux mouvements du bateau (roulis et tangage) créés par la houle et le mauvais temps. Les données acoustiques mesurées ne sont pas bruitées par ces facteurs.

Au-delà de l'aspect pratique d'un profileur ou d'une sonde pour étudier les couches mésopélagiques par rapport à des sondeurs de coque, il est également intéressant d'utiliser l'acoustique en émission large bande pour étudier le milieu mésopélagique. Le principe de fonctionnement d'un sondeur large bande est décrit précédemment en 2.3.5. Dans cette configuration, l'écho réfléchi par les cibles individuelles situées dans le volume d'échantillonnage est fonction de la bande de fréquence émise (voir Figure 4.1), fournissant une information plus complète sur la réponse des organismes biologiques qu'une donnée mono-fréquentielle (Bassett et al., 2018). La valeur de l'intensité acoustique par unité de volume (MVBS en dB re 1 m⁻¹) et la réponse des cibles individuelles (Target Strength ou TS en dB re 1 m²) couvrant une bande fréquentielle, il est possible d'utiliser cette information pour mieux estimer le type d'organismes (diffuseurs faibles ou forts) dans les couches étudiées (Verma et al., 2017; Bassett et al., 2020; Dunning et al., 2023). Le large bande présente également une résolution temporelle et spatiale plus élevée ainsi qu'un rapport signal-sur-bruit amélioré par rapport à l'acoustique à bande étroite, grâce au traitement de l'écho reçu qui passe par la méthode du « matched filter » (Turin, 1960; Stanton et al., 2010; voir 2.3.5). La combinaison de l'utilisation de signaux large bande sur un profileur acoustique garantit ainsi un volume échantillonné faible et une forte résolution verticale, configuration idéale pour distinguer et étudier les cibles individuelles.

L'étude de la distribution des TS (cibles fortes ou faibles) et de la forme de leur spectre en fréquence donne des indications sur le type d'organismes échantillonnés. Bassett et al. (2020), Agersted et al. (2021a) et Cotter et al. (2021b) ont récemment utilisé des méthodes de classification (classification manuelle, algorithme de regroupement non supervisé et apprentissage automatique informé par la physique, respectivement) pour étudier les différents spectres de TS en fonction de la profondeur des couches étudiées et les lier à des catégories d'organismes (organismes avec bulle gazeuse ou de type « fluid-like » comme les crustacés).

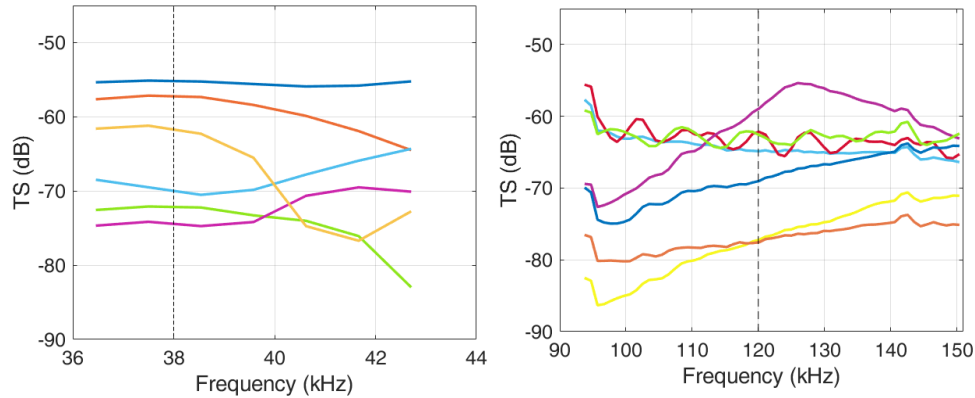


Figure 4.1. Exemples de réponses fréquentielles de cibles individuelles (TS) extraites sur la bande de fréquence 35-45kHz (gauche) et 90-150kHz (droite). Chaque courbe représente une cible différente et indépendante des autres. La ligne verticale en pointillés indique la fréquence nominale des sondeurs employés, soit 38kHz et 120kHz. Les extrémités des bandes de fréquences : $f < 36\text{kHz}$ et $f > 43\text{kHz}$ pour le 38kHz et $f < 150\text{kHz}$ pour le 120kHz ont été retirées, car les données de calibrations indiquaient de fortes erreurs résiduelles sur ces intervalles. Les réponses sont extraites des données WBAT de WARMALIS 1.

L'extraction des cibles individuelles rendue possible avec un profileur large bande permet également de compter les cibles passant dans le faisceau, et de calculer directement la densité des organismes à partir des données acoustiques, par écho-comptage (Kieser and Mulligan, 1984; Simmonds and MacLennan, 2005). Cette méthode est possible lorsque les cibles sont discernables au sein du volume de confusion. La densité des organismes est estimée en rapportant le nombre de cibles individuelles détectées (appelées « single echo detection » ou SED) au volume insonnifié, sachant qu'il ne peut y avoir au maximum qu'une seule cible dans un volume de confusion (voir 2.3.3). Lorsque la configuration de mesure montre des cibles assez dispersées pour appliquer l'écho-comptage, celui-ci apporte une estimation de l'abondance des organismes complémentaire à celle fournie par le chalutage, mais non soumise aux difficultés de sélectivité ou d'évitement. En pratique, les deux méthodes sont plutôt utilisées ensemble, l'acoustique fournissant une densité et le chalut les espèces et leurs spectres de tailles (McClatchie et al., 2000; Ryan et al., 2009). L'écho-comptage a été utilisé dans le cadre d'études sur le micronecton et plus particulièrement les poissons mésopélagiques, pour estimer leur densité (Agersted et al., 2021a; Cotter et al., 2021a; Dunning et al., 2023; Peña, 2024). Agersted et al. (2021a), Cotter et al. (2021a), et Peña (2024) ont notamment utilisé cet outil pour décrire la densité des organismes dans des écosystèmes pélagiques distincts et prouver que l'utilisation de l'écho-comptage était intéressante pour étudier des couches diffusantes à grande échelle.

En alliant les informations de densité d'organismes (en individus par unité de volume) et leur réponse sur une bande de fréquence, il est théoriquement possible de comprendre quels organismes sont présents dans les couches diffusantes, en quelle quantité et de lier les données acoustiques et les estimations de biomasse du micronecton. Ainsi, l'acoustique à large bande offre une voie prometteuse pour comprendre la différence entre l'échantillonnage biologique au chalut et les données acoustiques mono-fréquentielles.

4.2. Acoustique large bande dans les campagnes WARMALIS

4.2.1 Description du WBAT (WideBand Autonomous Tranceiver)

Dans cette thèse nous avons utilisé des données acoustiques provenant d'un WideBand Autonomous Tranceiver (WBAT) produit par Simrad (Kongsberg). Il a été déployé en station de mesure lors des campagnes WARMALIS 1, WARMALIS 2 et WARMALIS 3 (W1, W2 et W3, respectivement) mais il a dysfonctionné durant W3, ne permettant pas une acquisition à toutes les stations prévues. Ce sondeur acoustique est composé d'un WBT dont l'alimentation est autonome (pile au lithium), lui permettant une autonomie complète jusqu'à 1500m de profondeur. Le WBAT fonctionne de la même manière que les autres systèmes acoustiques halieutiques décrits précédemment. Il permet l'émission d'un écho, au choix, CW ou large bande (FM). Dans cette thèse sont utilisés deux transducteurs, en mode large bande :

- un **ES38-18**, échosondeur dont la bande de fréquence s'étale de 35 à 45kHz. Ce sondeur a un angle nominal assez large de 18° à sa fréquence nominale de 38 kHz.

- un **ES120-7C**, avec une bande de fréquences de 90 à 170kHz, et un angle nominal de 7° à sa fréquence nominale de 120 kHz.

Les paramètres d'acquisition des deux sondeurs du WBAT sont indiqués dans le [Tableau 4.1](#). Par la suite, les données acquises avec le sondeur ES38-18 et ES120-7C seront désignées plus simplement par leur fréquence nominale, soit acquisition à 38 kHz et 120 kHz, respectivement.

Tableau 4.1. Paramètres d'acquisition du WBAT.

Signal type	Wideband	Wideband
Echosounder name	ES38-18	ES120-7C
Beam pattern	Split-beam (3 cadrans)	Split-beam (4 cadrans)
Nominal frequency (kHz)	38	120
Bandwidth (kHz)	35-45	90-170
Pulse duration (µs)	1024	1024
Pulse form	Chirp (frequency increasing)	Chirp (frequency increasing)
Ramping	Fast	Fast
Transmit power (W)	338	200
3 dB beam width (°)	18°	7°
Calibration sphere	Tungsten Carbide (6% Cobalt) (WC-Co)	Tungsten Carbide (6% Cobalt) (WC-Co)
Calibraton depth (m)	Surface (7 m)	Surface (7 m)
Sphere size (Φ in mm)	38.1	38.1
Ping interval (s)	0.3	0.3
Acquisition range (m)	40	40
Acquistion cycle (min)	1	1

L'autonomie du WBAT permet de le déployer facilement sur tout type de navire puisqu'il ne requiert que l'utilisation d'un treuil simple. Toutefois, son autonomie présente également deux inconvénients majeurs : l'absence de retour d'acquisition en temps réel, ce qui complique la gestion des erreurs lors de l'acquisition, et l'absence de mesure de la profondeur qui oblige à associer le WBAT à un capteur de pression externe, une CTD dans le cas de cette étude. La CTD supplémentaire, reliée au câble électroporteur durant nos campagnes, permet d'enregistrer la profondeur en temps réel pendant le déploiement du WBAT. Le WBAT gréé avant déploiement en mer est visible en [Figure 4.2](#).

Un autre inconvénient du WBAT, est qu'il ne permet pas l'émission simultanée dans les deux bandes de fréquences, du fait qu'il n'est équipé que d'un seul dispositif électronique d'émission/réception. Il faut donc alterner les périodes d'acquisition dans chacune des bandes passantes : des durées d'une minute par transducteur ont été choisies pour les acquisitions. Dès lors, il n'est pas possible d'étudier la réponse d'une même cible individuelle dans les deux bandes (e.g. [Khodabandeloo et al., 2021](#)), car rien ne garantit qu'un organisme reste assez longtemps sous le dispositif pour être détecté par l'un des transducteurs puis par l'autre. L'émission alternée de nos acquisitions enlève toutefois les problèmes d'interférences entre les deux bandes passantes rencontrés lors d'émissions simultanées, qui nécessitent, dans ce cas, de contraindre la bande de fréquences émise ou de réduire les puissances d'émission ([Khodabandeloo et al., 2021b](#)).

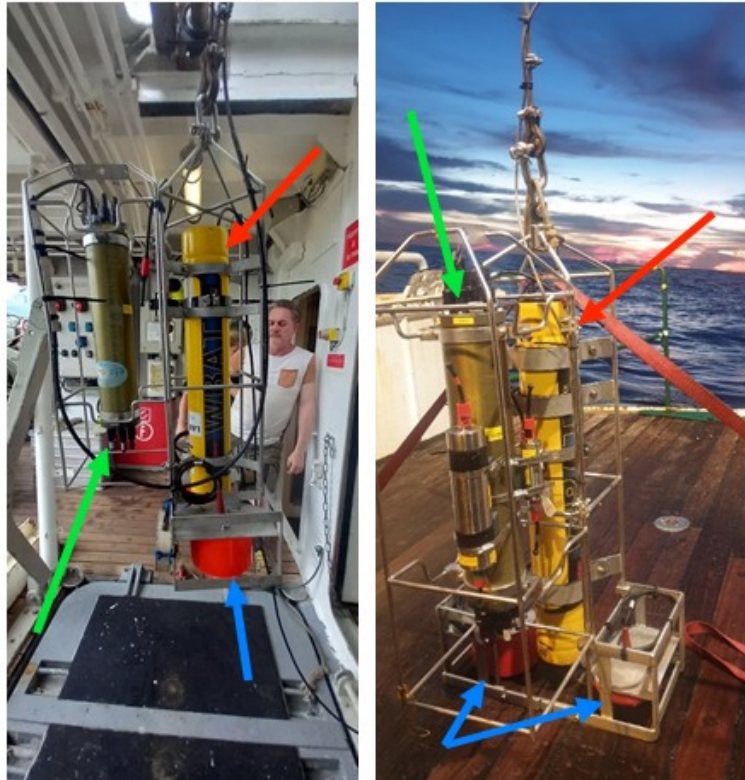


Figure 4.2. WBAT gréé sur le câble électroporteur juste avant le déploiement de l'acquisition. Le corps du WBAT est indiqué par une flèche rouge, les transducteurs à 38 et 120kHz par des flèches bleues. La CTD accolée au WBAT est indiquée par une flèche verte. Tous les éléments sont maintenus entre eux par une structure métallique.

4.2.2 Profils verticaux dans les couches diffusantes

L'objectif des missions WARMALIS est d'étudier la distribution et l'abondance du micronecton dans les couches diffusantes épi- et mésopélagiques à travers le Pacifique. Toutes les mesures biologiques ont été faites de nuit, incluant le WBAT, avec l'objectif de profiter de la migration nocturne des organismes vers la couche épipelagique et obtenir les chaluts les plus exhaustifs possibles. Ce chapitre se concentre uniquement sur les données large bande du WBAT afin de décrire le potentiel de ces mesures dans l'étude du micronecton. Toutes les autres données acquises lors des campagnes W1, W2 et W3 seront détaillées dans le [Chapitre 5](#).

Un problème électronique sur le WBAT n'a pas permis l'acquisition de tous les profils de W3. De plus, ils n'ont pas pu être traités dans le temps imparti à cette thèse, ainsi seuls seront utilisés les profils de W1 et W2. 22 profils nocturnes ont été acquis pendant ces campagnes, espacés de 2° de latitude, comme indiqué sur la [Figure 4.3](#). Les profils de W1 et W2 sont acquis aux mêmes latitudes,

avec W1 située sur le méridien 162°E (Pacifique Ouest, départ de la mission de Nouvelle-Calédonie) et W2 à 150°W (Pacifique central, départ de Tahiti), permettant une comparaison longitudinale des profils.

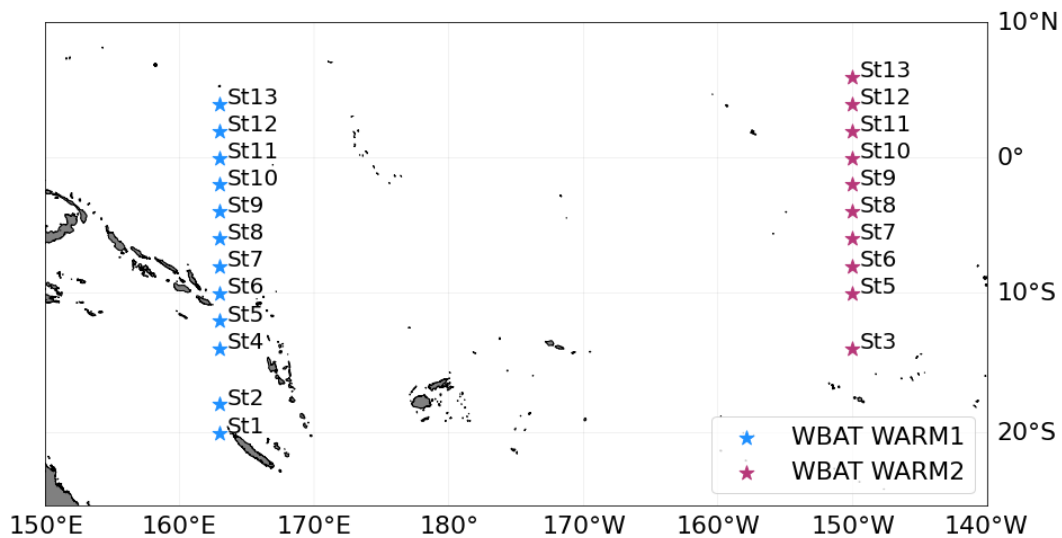


Figure 4.3. Stations des profils WBAT effectués pendant W1 (bleu) et W2 (rose).

L'acquisition d'un profil se déroule en deux temps : la programmation du WBAT en amont, avant la mise à l'eau et le profil en lui-même. La programmation de l'acquisition se fait en suivant les paramètres du [Tableau 4.1](#). Le WBAT est en moyenne immergé et en acquisition pendant 45mn.

Les deux bandes de fréquences ne pouvant être émises simultanément, l'acquisition était alternée avec une minute d'acquisition (200 émissions ou « ping » tous les 0,3 secondes) sur le transducteur 38kHz suivie d'une minute sur le transducteur 120kHz et ce, en alternant les deux bandes jusqu'à la fin du profil. La portée d'acquisition est fixée à 40m, pour garder un volume insonifié assez faible. La [Figure 4.4](#) montre le profil acoustique complet (MVBS en dB re 1 m⁻¹) obtenu en mettant bout à bout les données acquises avec les transducteurs à 38 et 120 kHz entre la surface et 540m. Un zoom sur l'alternance des cycles d'une minute sur chaque transducteur est visible en [Figure 4.5](#).

Le plan d'échantillonnage du WBAT a été pensé pour pouvoir, à terme, être comparé aux prélèvements biologiques du chalut. A chaque station de mesure sont réalisés un chalut horizontal à 500m de profondeur et un chalut oblique de 200m jusqu'à la surface. Ainsi, le WBAT suit un processus similaire. Le WBAT est descendu avec une vitesse d'1m/s de la surface à 500m de profondeur. La profondeur en temps réel est visible depuis le bord grâce à la CTD. Une fois à 500m un palier est effectué pendant 15mn. Nous avons effectué la remontée différemment entre les deux campagnes. Sur W1, le WBAT est remonté à 1m/s jusqu'à la couche diffusante de surface avant de refaire un palier de mesure pendant 15mn à une profondeur variable choisie entre 0 et 200m pour se situer dans la couche diffusante ([Figure 4.4](#)). Pendant W2, le palier de surface a été supprimé pour éviter la variabilité de profondeur d'un profil à l'autre et coller au mieux à l'échantillonnage du chalut épipelagique, réalisé en oblique entre 200m et la surface. La remontée s'effectue plus lentement, à 0.5m/s pour capturer plus uniformément les informations dans la colonne d'eau. Deux exemples de profils verticaux réalisés pendant W1 et W2 sont illustrés en [Figure 4.6](#), permettant de voir la différence d'acquisition à la remontée.

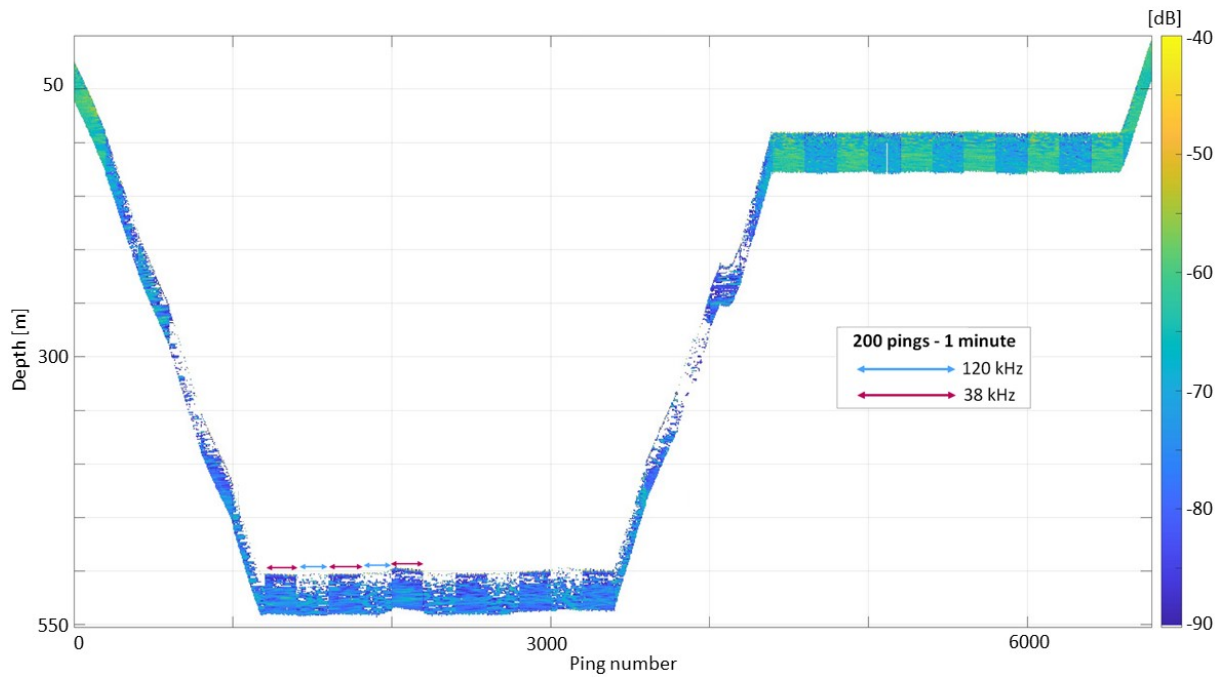


Figure 4.4. Echogramme MVBS (dB re 1 m^{-1}) obtenu avec le WBAT entre la surface et 540m lors de la Station 1 de WARMALIS 1. L'axe des y représente la profondeur et l'axe des x le nombre de pings émis (1 ping = 0.3 secondes). L'émission alterne entre 1 minute avec le transducteur à 38 kHz (équivalent à 200 pings sur l'axe des abscisses, indiqué en rouge) et 1 minute à 120 kHz (indiqué en bleu). La portée d'acquisition est de 40m. Les zones blanches représentent les zones sans donnée acquise (hors de la portée de 40m du WBAT).

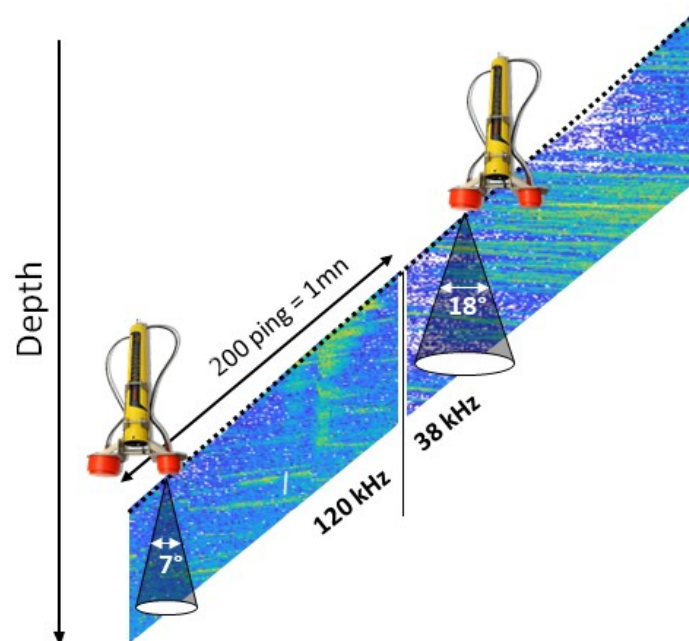


Figure 4.5. Emission alternée du WBAT en remontée vers la surface. Une salve de 200 ping (équivalent à 1 mn) est émise avec l'un des transducteurs, l'acquisition se fait sur 40m de profondeur, puis au terme de ce cycle, 200 pings sont émis sur l'autre transducteur. Les deux transducteurs n'ont pas le même angle nominal : le ES38-18 (35-45kHz) a un faisceau plus large de 18° et le ES120-7C (90-170kHz) un angle nominal de 7° , indiqués en blanc sur la figure.

4.2.3 Comparaison des données WBAT au sondeur de coque

Avant d'utiliser les profils du WBAT pour calculer la densité des organismes dans les couches diffusantes, il est intéressant de comparer l'acquisition du profileur large bande aux données acquises simultanément avec le sondeur de coque EK60. Le nettoyage et le traitement des données EK60 suit le même protocole qu'indiqué dans le [Chapitre 3](#). Le WBAT est déployé sous le navire en station avec une vitesse proche de zéro ; l'homogénéité temporelle des acquisitions avec les deux sondeurs devrait garantir que la réponse acoustique des couches diffusantes traversées est similaire entre les deux échosondeurs. La [Figure 4.6](#) présente deux échogrammes à 38kHz acquis par l'EK60 pendant le déploiement du WBAT, un lors de W1 et le deuxième lors de W2. Pour réduire la variabilité d'un ping à l'autre, le MVBS est calculé en écho-intégrant l'énergie volumique rétrodiffusée des deux sondeurs sur des cellules de 3 secondes par 5m de profondeur, ce qui représente 3 pings dans le cas de l'EK60 et 30 pings pour le WBAT.

Dans le cas des données en large bande, l'énergie transmise/reçue inclut des contributions d'une plage plus large de fréquences que le mono-fréquence. Par conséquent, le MVBS mesuré en large bande est fonction de la bande de fréquences complète (35–45 kHz ou 90-160kHz), et non seulement de 38 kHz ou 120 kHz ([Dunning et al., 2023](#)). La comparaison des deux sondeurs passe, pour le WBAT, par la définition d'une valeur représentative du MVBS à une fréquence correspondant à celle du sondeur de coque. Ainsi, $WBAT_{38}$ est la moyenne linéaire du MVBS(f) sur la bande de fréquence 37-39kHz et $WBAT_{120}$ la moyenne linéaire sur l'intervalle 119-121kHz. Ainsi, on estime une valeur mono-fréquentielle à partir du signal large bande, afin de comparer les profils WBAT aux données de l'échosondeur de coque à 38 et 120kHz acquises pendant le déploiement du WBAT ($EK60_{38}$ et $EK60_{120}$, respectivement, voir [Figure 4.6](#)).

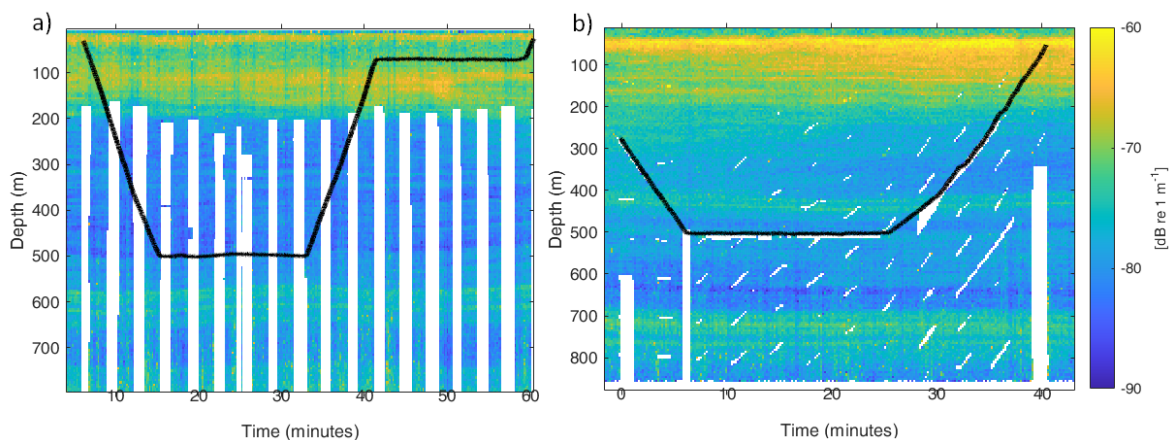


Figure 4.6. Exemples d'échogrammes des sondeurs de coque EK60 à 38 kHz, écho-intégrés sur des cellules de 3 secondes par 3m de profondeur, correspondant à la durée totale d'acquisition des profils WBAT (env. 45mn). La profondeur du WBAT est indiquée en noir pour a) W1, Station 5 et b) W2, Station 6. Les zones blanches indiquent les parties bruitées et retirées de l'échogramme EK60 lors du nettoyage. Le bruit est dû aux interférences créées par le WBAT et observées sur l'EK60 lors de l'émission sous la coque du bateau. Selon les courants et les mouvements du bateau par rapport au WBAT, les interférences peuvent prendre plusieurs formes. Les couches diffusantes nocturnes sont clairement visibles en fonction de la profondeur, avec un maximum dans la couche épipélagique. Le temps en abscisses est indiqué en minutes à partir du début de l'acquisition par le WBAT.

Pour chaque station de mesure, les valeurs de $WBAT_{38}$, $WBAT_{120}$, $EK60_{38}$ et $EK60_{120}$ sont moyennées en fonction de la profondeur et affichées en [Figure 4.7](#) pour W1 et [Figure 4.8](#) pour W2. Les courbes des MVBS moyens entre le sondeur de coque et le profileur acoustique suivent les mêmes tendances. Le MVBS des deux sondeurs met en évidence les mêmes couches diffusantes, les courbes ont la même structure verticale et des valeurs d'intensité acoustique moyennes proches.

Toutefois, la variabilité du MVBS mesurée par le WBAT est supérieure à celle de l'EK60, tant verticalement que temporellement (d'un ping à l'autre). Cette différence s'explique 1) par le volume échantillonné par l'EK60 qui est beaucoup plus grand que celui du WBAT et augmente avec la profondeur et 2) le nombre de pings acquis dans chaque couche de profondeur avec le WBAT. Le profileur émet sur seulement 40m de portée et échantillonne des parties plus restreintes de la colonne d'eau, laissant plus de place à la variabilité d'un ping à l'autre. De plus, l'EK60 acquiert des données de la surface à 800m en continu. Le WBAT en revanche, n'échantillonne pas l'intégralité de la colonne d'eau pendant ses 45mn d'acquisition. Ainsi lors des montées et descentes, certaines profondeurs ne sont échantillonnées que pendant 1 ou 2 minutes au passage du WBAT, créant une variabilité importante due au jeu de données plus restreint ([Figure 4.4](#) et [Figure 4.6](#)). Malgré ces différences, le WBAT et l'EK60 semblent s'accorder et mesurer des intensités acoustiques moyennes similaires dans les couches diffusantes.

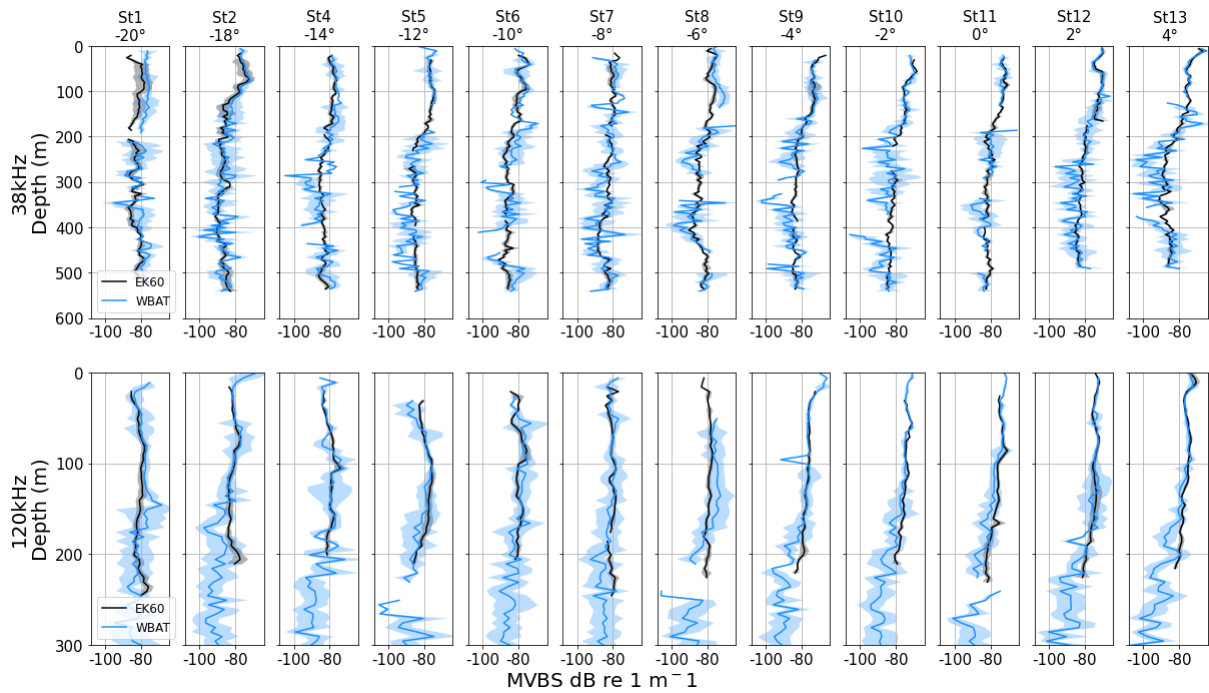


Figure 4.7. WARMALIS 1 : Comparaison du MVBS ($\text{dB re } 1 \text{ m}^{-1}$) entre l'acquisition du WBAT et de l'EK60 à 38 kHz (haut) et 120kHz (bas) pour chaque station de mesure. Le MVBS du WBAT ($WBAT_{38}$ et $WBAT_{120}$ en bleu) et de l'EK60 ($EK60_{38}$ et $EK60_{120}$ en noir) sont moyennés en fonction de la profondeur. Les aires grisées correspondent à l'erreur standard. A 120 kHz, la profondeur est limitée à 300m car la portée de l'EK60 ne va pas au-delà de 250m. Le numéro de la station ainsi que sa latitude (en °) sont indiqués pour chaque profil.

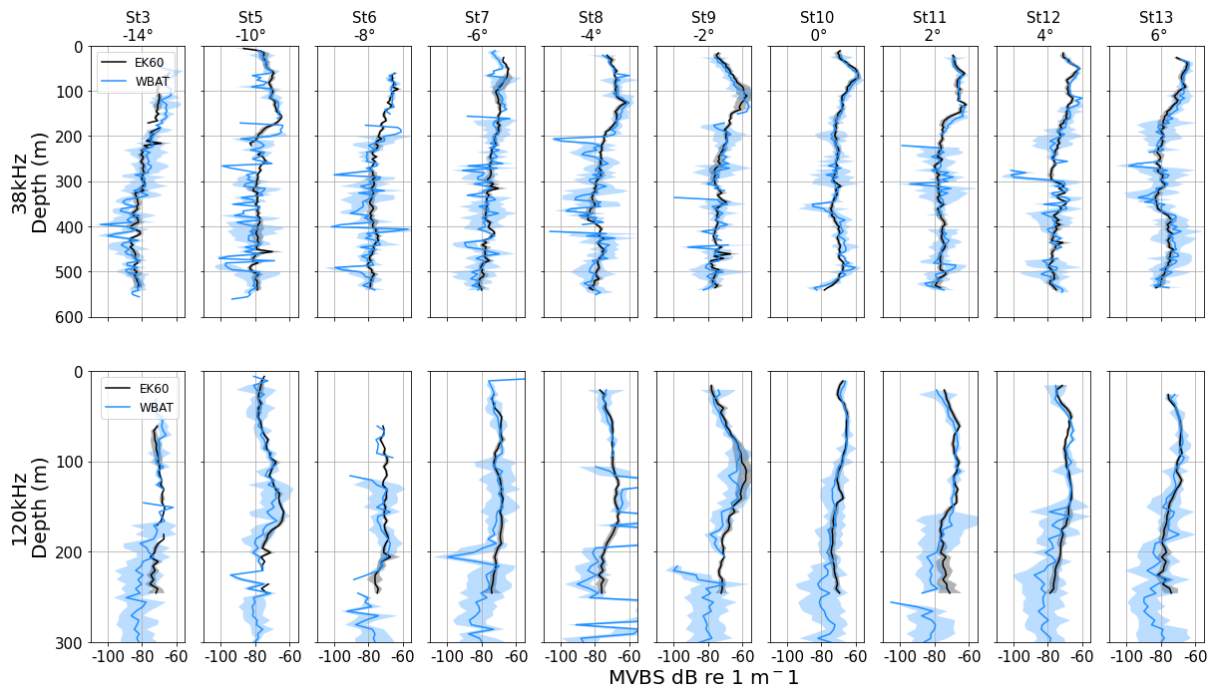


Figure 4.8. WARMALIS 2 : Comparaison du MVBS ($\text{dB re } 1 \text{ m}^{-1}$) entre l'acquisition du WBAT et de l'EK60 à 38 kHz (haut) et 120kHz (bas) pour chaque station de mesure. Le MVBS du WBAT ($WBAT_{38}$ et $WBAT_{120}$ en bleu) et de l'EK60 ($EK60_{38}$ et $EK60_{120}$ en noir) sont moyennés en fonction de la profondeur. Les aires grisées correspondent à l'erreur standard. A 120 kHz, la profondeur est limitée à 300m car la portée de l'EK60 ne va pas au-delà de 250m. Le numéro de la station ainsi que sa latitude (en °) sont indiqués pour chaque profil.

4.3. Estimation de la densité : écho-comptage

Pour compter le nombre de cibles détectées par le profileur WBAT et obtenir une densité d'organismes, il faut extraire les informations appartenant à des cibles individuelles biologiques (TS) dans le signal volumique rétrodiffusé (MVBS). Le processus de détection des cibles individuelles est décrit dans la section 2.3.5. L'extraction des TS est possible si les cibles individuelles sont séparées et discernables les unes des autres (Korneliusson, 2018), ce qui est difficilement applicable à des données de sondeurs de coque dans la couche mésopélagique où le volume échantillonné rassemble trop de cibles. Un profileur acoustique comme le WBAT, avec un faible volume, permet de limiter cet inconvénient.

4.3.1 Écho-comptage des cibles individuelles (TS)

Chaque profil WBAT acquis pendant W1 et W2 est nettoyé pour enlever les éventuels bruits parasites. Les cibles individuelles sont extraites avec les logiciels Matecho (Perrot et al., 2018) et Movies3D (Trenkel et al., 2009) en se basant sur l'algorithme de Soule (1997), et ce, dans le lobe principal du faisceau (faisceau nominal à -3 dB) à partir du signal brut filtré par le matched filter (Turin, 1960; Chu and Stanton, 1998). Un seuil d'extraction de TS est fixé à -70dB, et seuls les échos supérieurs à -70dB sont gardés par la suite (Agersted et al., 2021a). Les paramètres complets d'extraction des TS sont listés dans le Tableau 4.2.

Tableau 4.2. Paramètres de détection des cibles individuelles.

Paramètre	ES38-18	ES120-7	Unité
Bande de fréquence	35-45	90-160	kHz
φ_{max}	6	2.25	°
Longueur de pulse émis	1024	1024	µs
Maximum one-way compensation	3	3	dB
Taille de la fenêtre autour du pic	0.3	0.3	m
Seuil de détection des TS	-70	-70	dB
Maximum déviation de phase de φ	4	4	Phase steps

Pour détecter les TS dans des zones où la densité d'organisme n'est pas trop élevée, l'échogramme est divisé en cellules de 20 secondes et 2 mètres, et la valeur médiane du MVBS est calculée pour chaque cellule. Les cibles individuelles sont considérées comme détectables dans les cellules où la valeur médiane n'excède pas -85 dB *re* 1 m⁻¹ pour le transducteur 38kHz et -90 dB *re* 1 m⁻¹ pour 120kHz. Cette limite a été ajustée de manière empirique en analysant les échogrammes pour exclure les zones où la densité d'organismes étaient trop forts (Cotter et al., 2021a).

Après l'extraction des TS, une étape de filtrage supplémentaire est appliquée pour s'assurer que les cibles détectées correspondent bien à des données biologiques dont la réponse acoustique est exploitable. Pour ce faire, les TS sont filtrées avec des critères de position dans le faisceau (profondeur et angle φ) plus restrictifs que le simple comptage des TS extraites dans le lobe principal du faisceau à -3dB. Seules les TS situées dans le faisceau entre $r_{min}=5m$ et $r_{max}=35m$ sont conservées pour éviter l'effet du champ proche dans les premiers mètres sous le sondeur et les derniers mètres dans lesquels trop de TS sont détectées et où il y a plus de risques de cibles multiples. Ensuite seules sont gardées les TS situées dans un angle excentré maximal de $\varphi_{max}=6^\circ$ pour le transducteur 38kHz et $\varphi_{max}=2.25^\circ$ pour le 120kHz. Ces valeurs ont été choisies empiriquement pour détecter les cibles au centre d'un

faisceau représentant 50% du volume du faisceau calculé quand φ_{max} est égal à deux fois l'angle nominal (**Figure 4.9**).

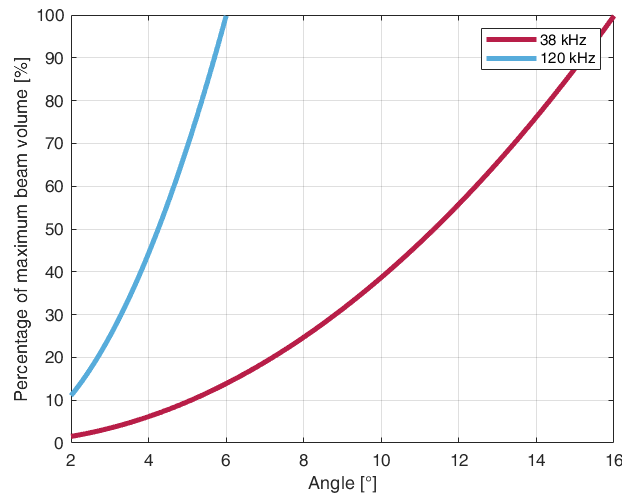


Figure 4.9. Pourcentage du volume du faisceau en fonction de l'angle total du faisceau égal à 2φ par rapport au volume maximal correspondant au volume du faisceau quand 2φ est égal à l'angle nominal (18° à 38kHz et 7° à 120kHz).

Intensité des TS à la fréquence nominale

L'intensité acoustique des cibles à la fréquence nominale est extraite en moyennant linéairement la valeur de TS(f) sur 37-39kHz et 119-121kHz pour les transducteurs à 38 et 120kHz, respectivement. Ces valeurs de TS sont notées TS(38) et TS(120). Cette valeur de TS est une approximation de la valeur qu'aurait une TS extraite à partir de données mono-fréquentielles, et permet une comparaison simple des cibles entre elles.

4.3.2 Densité des organismes à partir de l'écho-comptage

Les données de détection individuelle des cibles ont été utilisées pour estimer la densité des organismes $\rho(z)$ en fonction de la profondeur z en utilisant la méthode d'écho-comptage. Pour ce faire, le volume d'eau échantillonné, $V(z)$, a été calculé dans des cellules de profondeur de 25 mètres. Le volume échantillonné par chaque ping a été approximativement défini par un cône tronqué de hauteur r_2-r_1 et d'angle φ_{max} , l'angle maximal hors axe pour la détection de la cible. Les distances r_2 et r_1 représentent les distances à la surface du transducteur maximales et minimales échantillonnées dans la cellule de 25m d'épaisseur, respectivement. Ces distances peuvent être définies par les limites de la cellule de profondeur ou par r_{min} et r_{max} les ranges minimum et maximum entre lesquels sont détectées les cibles individuelles dans le faisceau. La **Figure 4.10** schématise la définition de r_2 et r_1 dans une couche de profondeur sur 3 pings successifs. La densité des cibles $\rho(z)$ dans une couche de profondeur est ensuite calculée comme suit :

$$\rho(z) = \left[\sum_{n=1}^{n_{ping}} \frac{n_{echo}(z, n)}{V(z, n)} \right] / n_{ping}$$

avec, n_{ping} le nombre total de pings transmis dans la couche de profondeur, n_{echo} le nombre de cibles détectées dans la couche, pour une émission donnée n , z_r et $V(z_r, n)$ le volume échantillonné dans la couche z_r .

Pour chaque profils WBAT, un profil vertical de densité $\rho(z_r)$ est calculé séparément sur les données issues des deux bandes passantes, afin de comparer les stations de mesures entre elles.

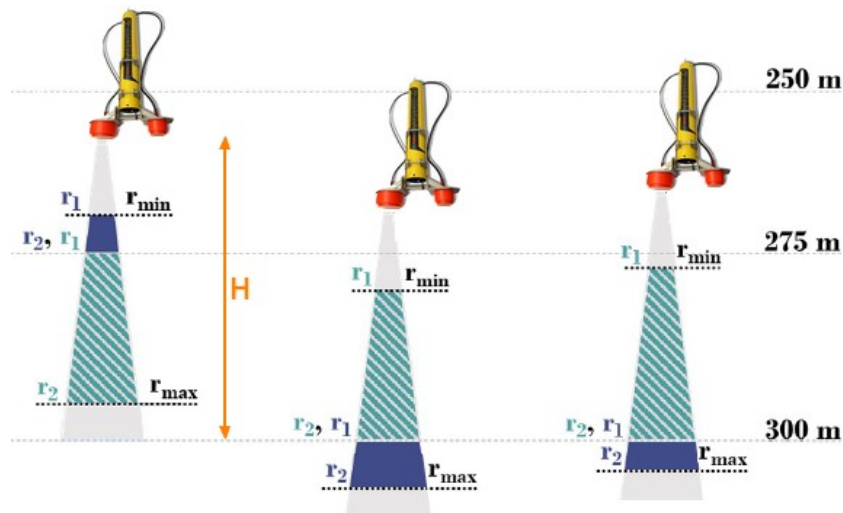


Figure 4.10. Illustration de la manière dont la variation des limites de portée pour la détection de la cible (r_{min} et r_{max}) a eu un impact sur le calcul de $V(z)$ dans une couche de profondeur en fonction du déplacement du sondeur d'un ping à l'autre. Trois pings représentatifs avec des profondeurs du WBAT variables et des valeurs de r_{min} et r_{max} différentes sont présentés. r_{min} et r_{max} délimitent les ranges minimum et maximum pour la détection de cibles dans le faisceau et r_1 et r_2 les ranges minimum et maximum utilisés dans le calcul de $V(z)$ dans la couche de profondeur. r_1 et r_2 varient d'un ping à l'autre en fonction du déplacement du sondeur. H est le range total du faisceau de 40m. À titre d'exemple, la densité d'organismes par écho-comptage dans la plage de profondeur entre 275 et 300 m utiliserait les aires vertes hachées des pings pour calculer le volume $V(z, n)$. Figure adaptée des Supplementary de Cotter *et al.* (2021a).

4.3.3 Limites de l'écho-comptage

Les estimations de densité des organismes réflecteurs issues d'écho-comptage sur les données WBAT sont obtenues sur l'ensemble des cibles présentes, qu'elles soient de forts ou de faibles réflecteurs, chacune étant détectée séparément. Toutefois, la densité extraite varie en fonction des paramètres définis pour l'extraction et le comptage des cibles, et cette méthode ne peut être employée dans toutes les couches diffusantes.

En effet, la limitation principale de cette méthode est qu'elle ne peut être appliquée que dans des zones où la densité des organismes et la résolution du sondeur permettent de séparer les cibles les unes des autres et de détecter un signal qui soit effectivement l'écho d'un individu qui a été détecté seul dans le volume de confusion du transducteur, pour la durée d'impulsion utilisée. Les zones dans lesquelles les TS peuvent être détectées pourraient être définies par l'indice de Sawada *et al.* (1993) mais cette métrique n'est applicable que dans le cas d'agrégations mono-spécifiques ou dont la composition est connue. Il se base sur la distribution de taille des organismes et sur leur TS théorique, pour calculer un seuil de densité volumique (MVBS) au-delà duquel l'agrégation est trop dense pour pouvoir y appliquer des algorithmes d'écho-comptage et d'extraction de TS. Cet indice est inutilisable dans le cas de couches diffusantes dont la composition en espèces est très diverse et mal connue. Dans cette étude, nous utilisons des seuils de MVBS pour définir les zones de l'échogramme sur lesquelles il est possible d'extraire des cibles individuelles. Si le MVBS dans la cellule est trop fort, alors il y a trop d'organismes détectés dans le volume échantillonné et il ne sera pas possible de les distinguer les uns des autres (voir Figure 4.11). Cette méthode est également utilisée par Cotter *et al.* (2021b, 2021a), avec un seuil à -80dB. Ce seuil d'extraction est important car il décide des zones à rejeter dans l'analyse, mais reste difficile à fixer car il varie d'un jeu de données à l'autre et d'une fréquence à l'autre et est défini par l'utilisateur.

Lors de W1 et W2, les données sont acquises de nuit uniquement. La densité de la couche épipelagique nocturne est donc très importante (Figure 4.4 et Figure 4.6). Le calcul de densité des organismes n'est pas possible entre la surface et le bas de la couche diffusante (entre 50 et 200m de

profondeur). Cette limitation est donc très importante, car elle ne permet pas d'estimer la densité des couches diffusantes dans la zone où se regroupent une grande partie des organismes micronectoniques pendant la nuit. Ainsi, lors de W1 et W2, seule la partie mésopélagique de la colonne d'eau (200-600m) sera étudiée par écho-comptage.

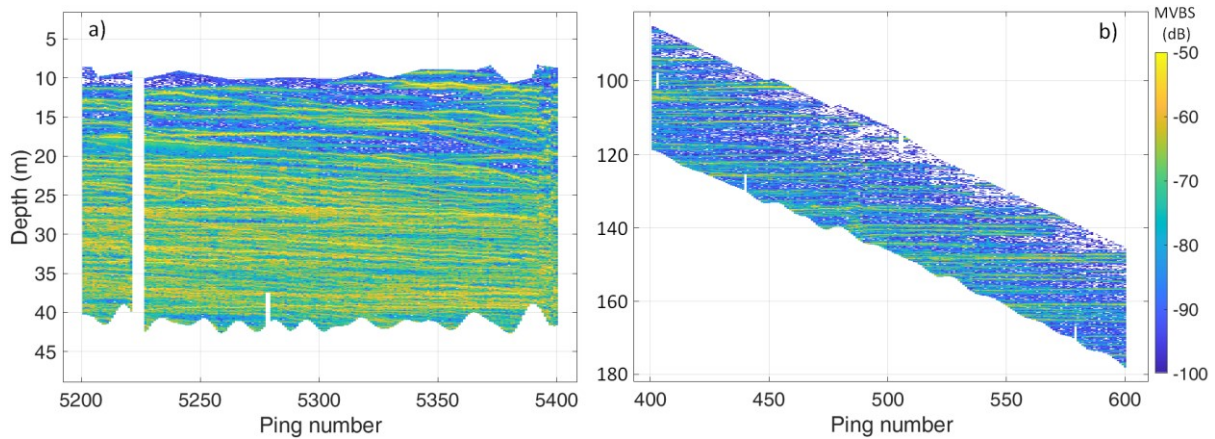


Figure 4.11. Exemple de zones d'échogramme (MVBS en dB re 1 m^{-1}) acquises avec le WBAT et le transducteur 38kHz présentant des densités différentes : a) zone dense, située dans la couche diffusante de surface entre 5 et 45m et b) zone avec peu de cibles biologiques entre 100 et 180m de profondeur lors de la descente du WBAT sous la couche de surface et dans la zone de transition entre les couches diffusantes de surface et profonde. Les cibles sont indiquées par les traits jaune-vert.

Estimer la valeur du bruit de fond est également utile pour définir un seuil en-dessous duquel il n'est pas possible de savoir si la TS détectée correspond à un organisme biologique dont la réponse est faible ou seulement à du bruit. [Cotter et al. \(2021a\)](#) estiment la valeur du bruit de fond en fonction de la profondeur en réalisant des mesures acoustiques passives (sans émettre de pulse), obtenant une valeur de densité acoustique en dessous de laquelle une cible ne peut être pas détectée. [Cotter et al. \(2021b\)](#) extraient la valeur du bruit de fond en moyennant le MVBS des échogrammes sur des zones sans cibles, ce qui fournit également un seuil minimum d'extraction de cible. Dans notre étude, aucune donnée n'a été acquise en passif et les zones sans aucune TS sont très rares, ces méthodes ne sont donc pas applicables.

Le seuil auquel on détecte les cibles est également un paramètre essentiel. Ici, il a été fixé à -70dB : tous les échos dont l'intensité acoustique ne dépasse pas ce seuil sont rejetés. Ce seuil est appliqué lors de la détection des maximum locaux d'intensité sur le signal brut. Il est pris en compte avant de discrétiser le signal et de lui appliquer les paramètres de calibration et de correction de la valeur de TS(f) indiqués dans la section [4.3.1](#) (e.g. correction par rapport à la position de la cible dans le faisceau). Abaisser ce seuil implique d'extraire des cibles dont la réponse est plus faible et par conséquent, d'étudier d'autres réflecteurs. Toutefois, en abaissant trop ce seuil, on abaisse le rapport signal-sur-bruit et les cibles biologiques risquent d'être indiscernables des cibles faibles ou du bruit et difficiles à définir. Suite à l'examen de nos données, nous avons fixé ce seuil à -70dB car il permet de détecter des cibles qui sont visibles sur le signal des échogrammes. L'ordre de grandeur des densités calculées avec ce seuil est cohérent avec la littérature à 38kHz ([Bassett et al., 2020](#); [Agersted et al., 2021b](#); [Cotter et al., 2021b](#); [Peña, 2024](#)) et 120kHz ([Dunn et al., 2023](#)).

4.4. Application aux données des campagnes WARMALIS

Les profils de densité ρ en fonction de la profondeur sont présentés en [Figure 4.12](#) pour le 38kHz et [Figure 4.13](#) pour 120kHz en fonction de la latitude. Les deux campagnes s'étant déroulées suivant des trajectoires parallèles le long des méridiens 162°E et 150°W, avec des stations de mesures

situées aux mêmes latitudes, les profils WBAT peuvent être comparés deux à deux pour étudier la différence entre le Pacifique ouest et central. Les intervalles de profondeur sur lesquels aucune densité n'est indiquée sont la conséquence des zones non échantillonnées dans la colonne d'eau en montée et en descente, à cause de l'émission alternée des fréquences. A certaines latitudes, on retrouve dans les profils de distributions verticales de densités, des tendances comparables dans les deux bandes passantes, entre 200 et 600 m. Mais la densité estimée avec le transducteur 120 kHz est plus de trois fois supérieure à celle obtenue avec le 38 kHz. Cette différence s'explique 1) par le fait que les deux fréquences n'ont pas la même résolution verticale, le 120 kHz ayant une résolution plus fine et 2) les organismes détectés par les deux fréquences ne sont pas identiques, le 38kHz étant un proxy des plus gros organismes du micronecton et des poissons à vessie natatoire gazeuse (Agersted et al., 2021b) tandis que le 120kHz permet plutôt d'étudier les petits organismes (e.g. type crustacés) dont la taille est située dans la limite basse du spectre de taille du micronecton ou qui présentent une densité corporelle proche de celle de l'eau (Dunn et al., 2023).

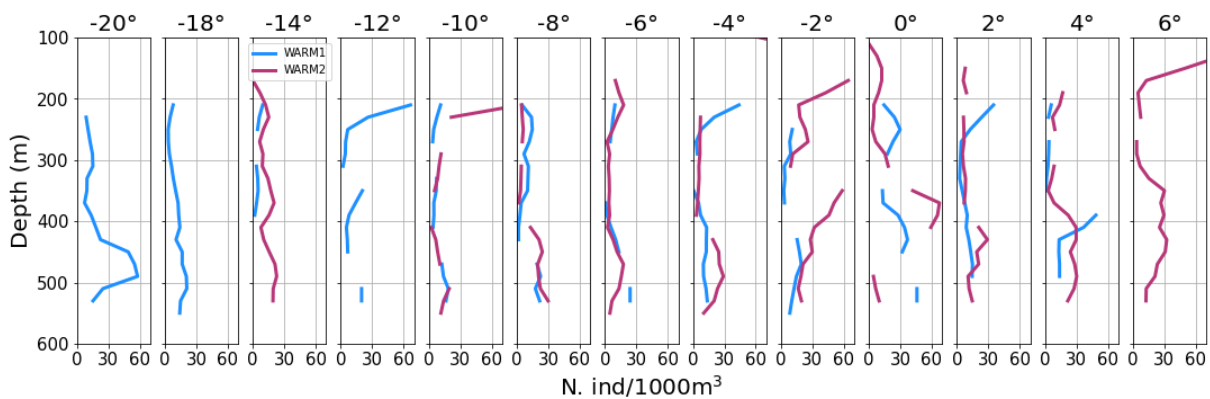


Figure 4.12. Profils de densité ρ avec le transducteur 38kHz calculées en fonction de la profondeur (en m) pour chaque station de W1 (bleu) et W2 (violet). La latitude (en °) de chaque profil est indiquée en titre des graphiques. La densité est exprimée en ind.1000m³.

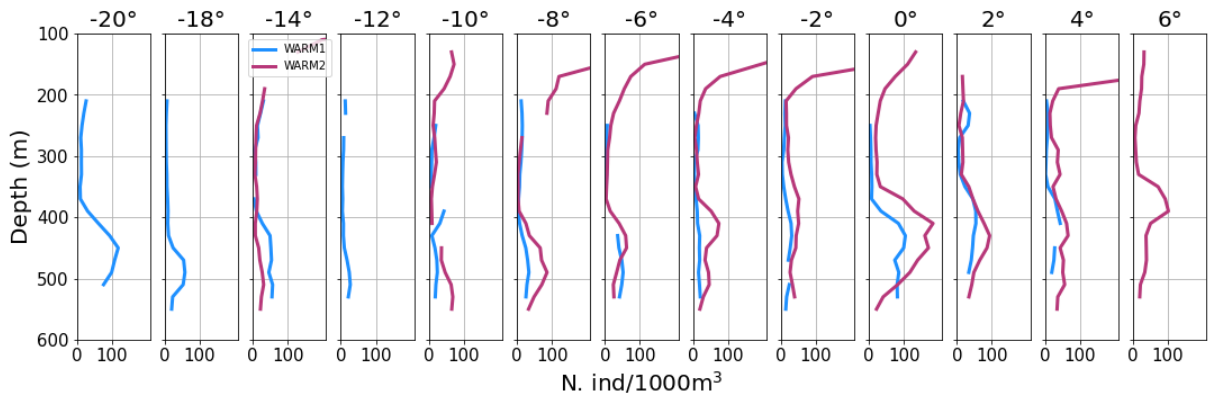


Figure 4.13. Profils de densité ρ avec le transducteur 120kHz calculées en fonction de la profondeur (en m) pour chaque station de W1 (bleu) et W2 (violet). La latitude (en °) de chaque profil est indiquée en titre des graphiques. La densité est exprimée en ind.1000m³.

La densité des organismes en individus par 1000m³ semble suivre la forme des couches diffusantes. Dans les deux campagnes, la densité est proche de zéro à 38 et 120kHz dans la zone entre 200 et 350-400m mais augmente dans la zone entre 350 et 550m. Cette couche plus dense se situe à l'emplacement de la couche diffusante profonde, indiquant une présence d'organismes à cette profondeur pendant la nuit. Les densités varient également en fonction de la latitude, avec un

maximum rencontré dans les deux bandes de fréquences dans la zone équatoriale entre -2° et 2° de latitude et un minimum entre -18° et -6° de latitude.

Bien qu'il soit difficile d'identifier une différence de densité significative entre l'ouest (W1) et le Pacifique central (W2) entre -18° et -6° , la différence semble plus notable à l'équateur (0°) et autour de cette zone avec une densité plus forte dans la couche mésopélagique de W2 que W1. Cette différence est particulièrement visible à 120kHz. La comparaison de ces profils de densité indiquent que l'abondance des organismes micronectoniques varie à la fois selon la latitude, avec une zone plus dense autour de l'équateur, et selon la longitude, avec une différence ouest/est entre les campagnes.

La valeur des cibles approchée sur la fréquence nominale (TS(38) et TS(120)) renseigne également sur la réponse des cibles détectées. Cette information montre l'évolution éventuelle en fonction de la profondeur, des valeurs de TS des cibles individuelles pour chacune des fréquences (Gorska et al., 2023). La **Figure 4.14** présente des exemples de la distribution de TS(38) en fonction de la profondeur pour deux stations de mesures différentes, la Station 10 de W1 et la Station 9 de W2, toutes deux situées à -2° de latitude. La distribution de TS(38) varie en fonction de la profondeur. D'une couche de profondeur à l'autre, l'intensité des TS extraites est plus ou moins forte. La **Figure 4.14** illustre également la distribution variable des TS(38) d'un profil à l'autre, avec une distribution centrée autour de -58 dB dans la Station 1 et -74 dB pour la Station 6, toutes profondeurs confondues. L'étude de la valeur des TS à la fréquence nominale aide à compléter l'information fournie par les profils de densité pour comprendre si les couches diffusantes sont composées de réflecteurs forts ou faibles et comment sont réparties ces réflecteurs d'un profil à l'autre et dans différentes zones géographiques (Kloser et al., 2016; Korneliussen, 2018; Thorvaldsen, 2018; Bassett et al., 2020; Khodabandloo et al., 2021a). Gorska et al., 2023 ont notamment utilisé cet outil pour étudier le changement de population de poissons dans un fjord en Norvège à travers les années, en lien avec le changement climatique. Ils ont lié la distribution de l'intensité des TS au centre de la bande de fréquence à la taille des poissons observés, afin de détecter des changements de taille et de population temporellement et spatialement. Ce lien entre l'intensité des TS et la longueur des organismes ne peut être appliqué de manière aussi linéaire dans les couches diffusantes étudiées dans cette thèse, car elles sont composées d'une trop grande diversité d'espèces, mais la variabilité des TS indique tout de même une différence dans les populations détectées dans les différents clusters (différence de taille des organismes ou d'espèces). Bassett et al. (2020) ont également utilisé cette information, mais cette fois par couches de profondeur entre la surface et 800 m, pour étudier la différence de distribution des TS à la fréquence nominale à 38 et 70kHz en fonction de la profondeur. En couplant cette information à la classification des réponses sur la totalité de la bande de fréquence (TS(f)), ils prouvent que le large bande permet de détecter des différences de population verticalement. Dans le cas d'études à large échelle, connaître la réponse des TS détectées par un profileur peut donc être un outil utile pour caractériser la variabilité des populations tant spatialement que verticalement.

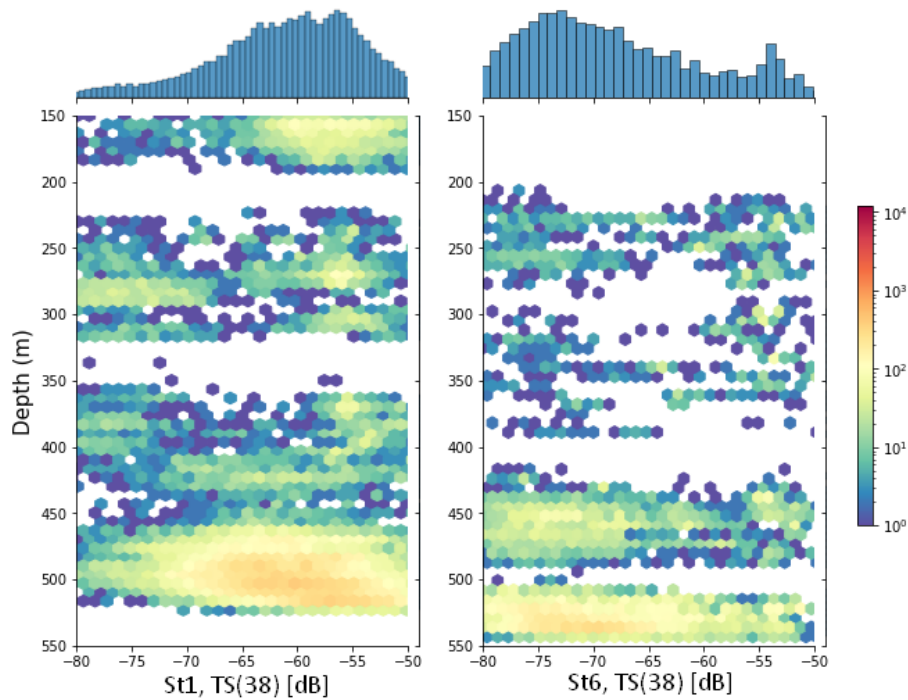


Figure 4.14. Nombre de cibles détectées dans un profil WBAT en fonction de la profondeur (m) et de l'intensité acoustique à la fréquence nominale (TS(38) en dB re 1 m²). A gauche, le profil de la Station 1 de W1, à droite, la Station 6 de W1, toutes deux situées à -2° de latitude. L'échelle de couleurs indique le nombre de TS détectées dans chaque cellule de profondeur et d'intensité acoustique. L'histogramme (en haut) indique la distribution de l'intensité en dB de toutes les TS(38) sur l'intégralité de la profondeur du profil.

4.5. Comparaison des données WBAT et des contenus des chaluts

4.5.1 Rapport entre nombre d'organismes dans les chaluts et par echo-comptage

La densité ρ_{WBAT} obtenue à partir de profils WBAT peut être comparée à celle calculée à partir du nombre d'individus capturés dans les chaluts, rapporté au volume échantillonné par le filet ρ_{trawl} . Le calcul utilisé pour estimer ρ_{trawl} est défini dans le [Chapitre 3](#), et est similaire à celui employé pour les chaluts pélagiques de [Woods et al. \(2022\)](#). Le profil WBAT et le chalut sont réalisés de nuit à chaque station de mesure, et l'hypothèse faite est que la variabilité des couches diffusantes sur parfois quelques heures d'intervalle est assez faible pour pouvoir comparer les deux méthodes d'échantillonnage. La densité ρ à partir du WBAT n'est pas calculée dans la couche épipélagique, seulement à partir de 150m, il n'est donc pas possible de comparer la densité du chalut oblique entre 200m et la surface et la densité issue du WBAT. Cette comparaison est toutefois possible dans la couche mésopélagique, entre le chalut horizontal à 500m et la densité calculée à partir du WBAT moyennée dans la couche entre 450 et 550m. La comparaison des densités entre les deux méthodes, à partir des transducteurs 38 et 120kHz est illustrée en [Figure 4.15](#). Le premier point important à noter est que la densité obtenue à partir du WBAT est plus forte que celle mesurée avec le chalut, avec une différence d'un ordre de grandeur. Pour pouvoir afficher simultanément les deux variables et regarder si, malgré la forte différence de densité, les deux appareils mesurent la même variabilité d'une station à l'autre, ρ_{trawl} est corrigée d'un facteur 10 et est indiquée en individus/(10*1000m³), alors que ρ_{WBAT} pour 38 et 120kHz est tracée en individus/1000m³.

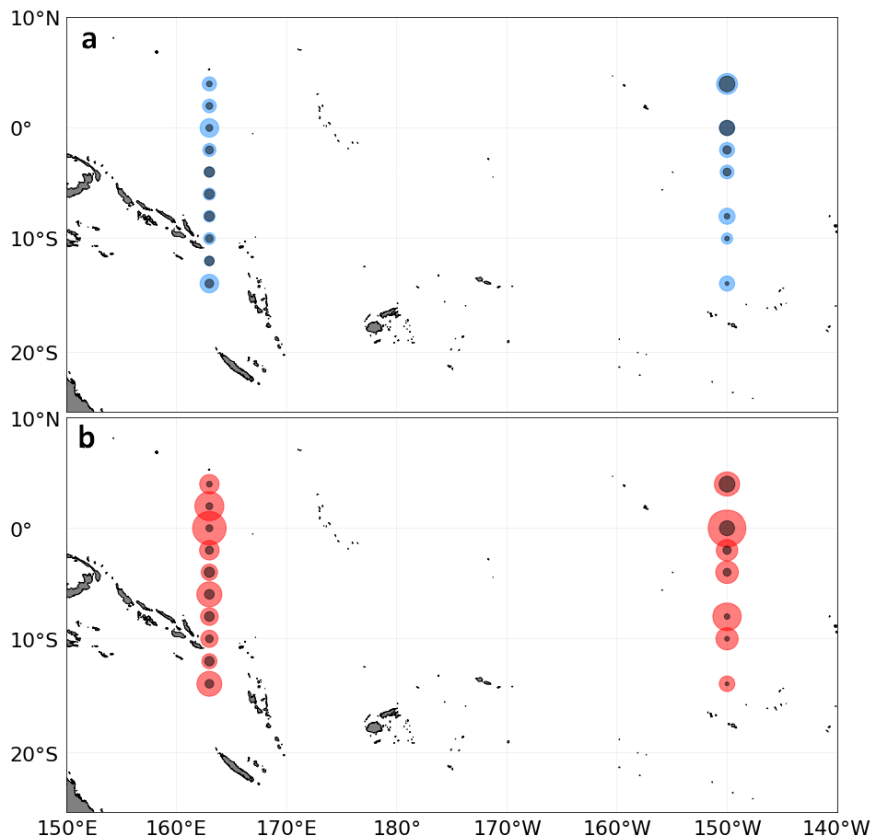


Figure 4.15. Densité moyenne des organismes dans la couche chalutée par le chalut horizontal de fond (profondeur comprise entre 450 et 550m). La valeur de densité est indiquée par la taille des cercles avec a) ρ_{WBAT} à 38kHz en bleu, b) ρ_{WBAT} à 120kHz en rouge et a-b) ρ_{trawl} en noir. La densité des organismes ρ_{trawl} est en individus par $10 \cdot 1000m^3$ et ρ_{WBAT} en individus par $1000m^3$. L'échelle de densité entre le chalut et le WBAT n'est pas la même (différence d'un ordre de grandeur entre les deux) pour des raisons de visualisation.

A première vue, la densité des deux méthodes de mesure ne suit pas exactement le même schéma spatial. Dans les deux campagnes, le WBAT enregistre à 38 et 120kHz des densités importantes à l'équateur et proche de la Nouvelle-Calédonie, et des minimums dans la zone 8°S-18°S. Lors de W1, ρ_{trawl} varie peu tout le long du transect de W1, avec néanmoins un minimum autour de l'équateur. Dans le cas de W2, ρ_{trawl} est plutôt forte à l'équateur, entre 2°S et 2°N. Le chalut indique des densités ρ_{trawl} assez similaires tout le long du transect de W1, campagne qui est beaucoup moins contrastée en latitude que W2. La **Figure 4.16** compare les densités ρ_{trawl} et ρ_{WBAT} de chaque chalut dans un nuage de points, toutes latitudes confondues. Aucune corrélation ni régression linéaire significative n'a été trouvée entre les densités des deux méthodes de mesure, que ce soit en relation avec les données du transducteur à 38 kHz ou celui à 120 kHz. Néanmoins, lorsque l'on compare ρ_{WBAT} entre les deux transducteurs (**Figure 4.17**), la régression linéaire entre les densités des deux transducteurs est significative ($p\text{-value} < 0.05$). Les deux fréquences suivent les mêmes tendances à toutes les latitudes : une zone plus dense le sera à la fois avec le 38 et le 120kHz. La dissymétrie entre le chalut et WBAT n'est donc pas simplement liée aux fréquences employées qui détectent des organismes différents.

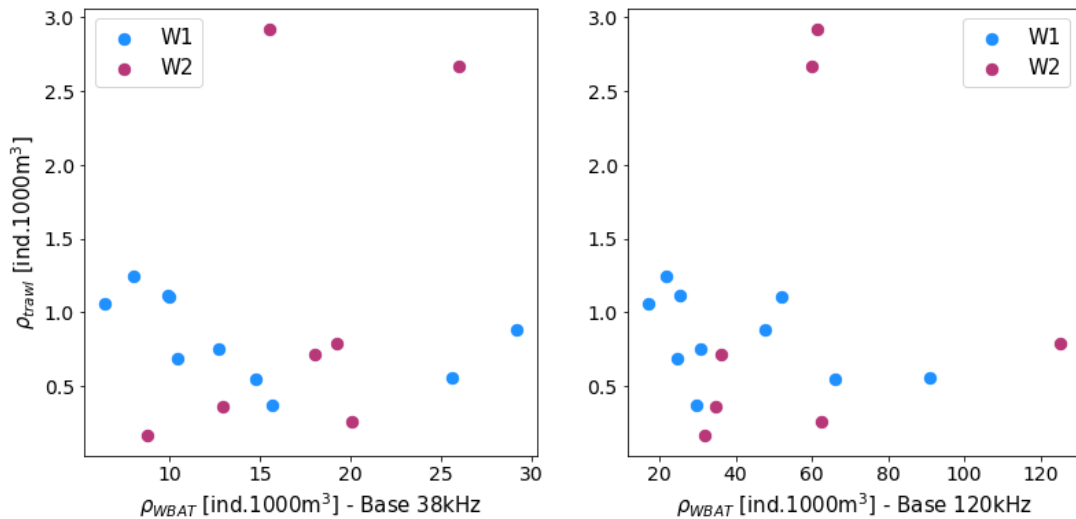


Figure 4.16. Comparaison des densités ρ_{WBAT} et ρ_{trawl} en individus par 1000m³ pour le transducteur 38kHz à gauche et 120kHz à droite. Les densités issues des stations de W1 sont en bleu et W2 en violet.

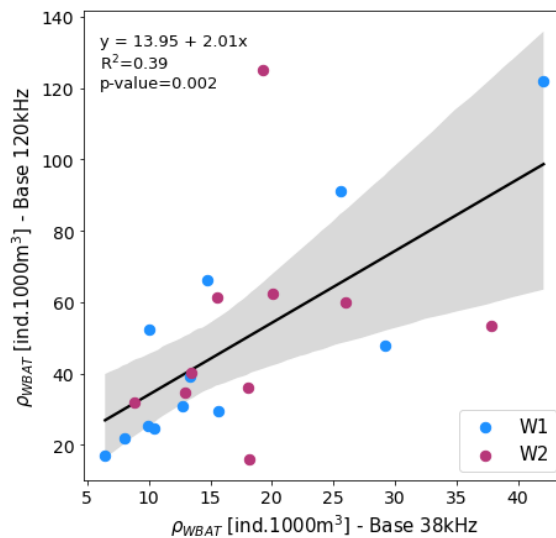


Figure 4.17. Comparaison de la densité ρ_{WBAT} pour le transducteur 38kHz et 120kHz sur les profils de W1 (en bleu) et W2 (en violet). La régression linéaire de ρ_{WBAT} entre les transducteurs 38 et 120kHz est indiquée en noir, avec l'aire grisée représentant l'erreur standard. L'équation de la régression, le R² et la p-value sont également indiquées.

Il est difficile d'établir un lien direct entre la densité du chalut et celle du WBAT tant pour le 38 kHz (e.g. [Ryan et al., 2009](#)) que pour le 120 kHz (e.g. [Benoit-Bird, 2009](#)). Nous avons vu à travers les [Chapitre 2](#) que les mesures de chalut et d'acoustiques étaient souvent difficiles à mettre en lien, à cause des biais des deux méthodes. De plus, la différence entre ces méthodes varie en fonction de la profondeur et de la période étudiée ([Barbin et al., 2024](#)) rendant presque impossible l'établissement d'une interprétation universelle des mesures acoustiques par les données de chalut. En utilisant le WBAT, qui permet le comptage des cibles dans les couches diffusantes en s'affranchissant d'une partie des biais des sondeurs acoustiques de coque (e.g. grand volume échantillonné, plus faible résolution verticale), la différence observée donne une meilleure estimation des biais liés au chalut. Lorsque l'on compare ρ_{WBAT} avec la densité obtenue dans les chaluts ρ_{trawl} , l'ordre de grandeur de différence résultant confirme que les chaluts sous-estiment la quantité d'organismes dans les couches diffusantes. Ce résultat complète l'étude du [Chapitre 3](#) en comparant les deux méthodes avec une approche complémentaire.

Cette comparaison gagnerait à être approfondie en prenant en compte la réponse des cibles individuelles sur la bande de fréquence (TS(f)) et de les comparer aux différentes catégories de réflecteurs contenus dans les chaluts (organismes avec inclusion gazeuse ou fluid-like). La densité seule permet néanmoins de confirmer que l'on retrouve un biais entre les mesures acoustiques et le chalut d'au moins un ordre de grandeur, comme proposé dans le [Chapitre 3](#) à partir des données acoustiques volumiques et de modèles de diffusion.

4.6. Discussion et conclusion

4.6.1 Apport du WBAT dans l'étude des couches diffusantes

Ce chapitre présente des méthodes développées pour utiliser le WBAT dans le but de calculer la densité des organismes micronectoniques en fonction de la profondeur, directement dans les couches diffusantes. Cette information est primordiale pour estimer l'abondance et remonter à la biomasse des organismes, et n'est réalisable qu'avec un profileur déporté dans la couche mésopélagique ([Peña et al., 2014](#); [Bassett et al., 2018](#)). Au-delà des estimations de biomasses, qui nécessitent d'ajouter des informations sur la taille et la réponse acoustique des différents organismes détectés par l'écho-comptage, cette méthode est une première approche qui permet de comprendre plus finement la composition des couches diffusantes, en estimant le nombre de cibles présentes et leur réponse acoustique. De plus, une valeur de densité en individus par unité de volume est plus facilement manipulable et comparable à d'autres méthodes d'échantillonnage (comme le chalut) qu'une valeur d'intensité acoustique en dB. [Underwood et al. \(2020\)](#) ont notamment extrait des cibles individuelles à partir de données acquises grâce à un WBAT à l'entrée d'un chalut. Cette installation permet de compter les cibles entrant dans le chalut et d'étudier leur comportement face au chalut (évitement et fuite). Un profileur acoustique large bande permet donc d'apporter un éclairage nouveau sur l'étude de la densité des couches diffusantes, par rapport au chalut et au sondeurs de coque, tout en restant assez facile à déployer, depuis un navire ([Kloser et al., 2016](#); [Bassett et al., 2020](#)), une plateforme ancrée au fond ([Cutter et al., 2022](#)), un chalut ([Underwood et al., 2020](#)) ou une plateforme combinant plusieurs appareils de mesure ([Marouchos et al., 2016](#)).

Enfin, un aspect essentiel de l'acoustique large bande, qui n'a pas été traité dans ce chapitre, est l'utilisation de l'intégralité de la réponse en fréquence des TS ([Figure 2.8](#) et [Figure 4.1](#)) pour discerner les organismes détectés. Ces courbes de réponse en fréquence, associées à chaque cible détectée, peuvent être classifiées ([Verma et al., 2017](#); [Bassett et al., 2020](#); [Agersted et al., 2021a, 2021b](#); [Cotter et al., 2021b](#)) et comparées aux résultats de modèles de diffusion acoustiques pour définir quels réflecteurs ont été observés et si possible, la taille de ces réflecteurs ([Stanton et al., 2010](#); [Korneliussen, 2018](#); [Agersted et al., 2021b](#); [Khodabandeloo et al., 2021a](#); [Dunning et al., 2023](#)). Idéalement, s'il est possible de compter les cibles, de calculer leur densité volumique, puis d'extraire leur réponse en fréquence et de la rattacher à la réponse théorique de grandes catégories de réflecteurs (avec ou sans inclusion gazeuse), les outils large bande pourraient considérablement aider à comprendre la composition des couches diffusantes et à estimer l'abondance du micronecton en milieu mésopélagique. Ce travail sur la réponse en fréquence des cibles est actuellement en cours sur ces données WBAT, mais n'est pas inclus dans cette thèse.

4.6.2 Modifications du plan d'échantillonnage

Les résultats précédents permettent de ré-examiner la stratégie d'échantillonnage avec le WBAT. En effet, changer le protocole d'acquisition des données WBAT pourrait aider à réduire une partie des difficultés liées à leur interprétation.

La première modification d'importance serait d'allonger la durée des profils d'acquisition du WBAT afin de descendre plus lentement dans les couches diffusantes et d'acquérir plus de données à chaque profondeur. Ainsi, même avec une émission alternée entre deux fréquences, il n'y aurait pas de données manquantes à certaines profondeurs. Un exemple de profil plus long, acquis par Bassett *et al.* (2020), est illustré dans la **Figure 4.18**.

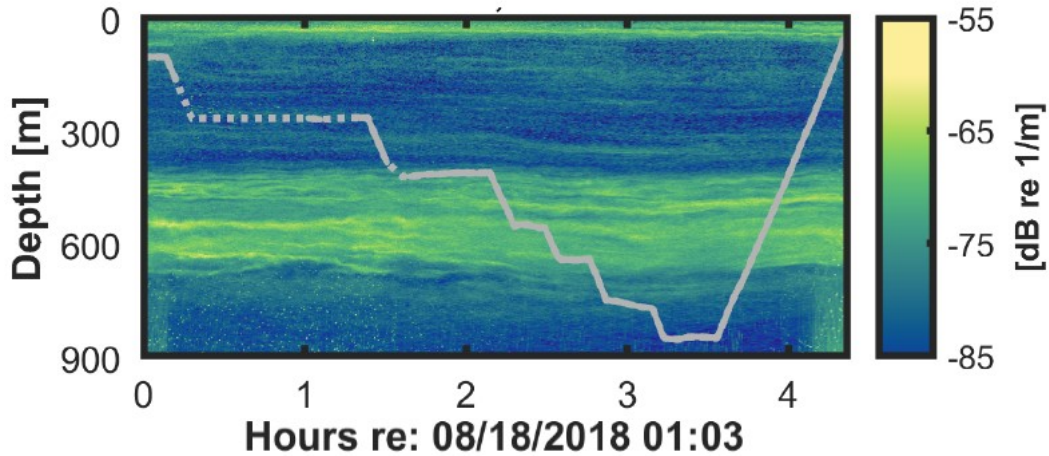


Figure 4.18. Profil vertical de la plateforme acoustique large bande Deep-See déployée dans l'Atlantique Nord en 2018, entre la surface et 900m de profondeur. L'intensité acoustique mesurée par le sondeur de coque pendant le déploiement de la plateforme est indiquée en fonction de la profondeur (en m) et du temps (en heures, à partir du début du profil). La courbe grise représente la profondeur de déploiement de la plateforme. La figure est adaptée des Supplementary de Bassett *et al.* (2020).

Utiliser plusieurs WBAT accrochés ensemble pourraient aussi permettre d'émettre à plusieurs fréquences simultanément (Khodabandelloo *et al.*, 2021a). Dans ce cas, il faut s'assurer que les bandes de fréquences émises par plusieurs sondeurs ne se chevauchent pas et éventuellement ajuster la puissance émise pour éviter les interférences entre les émissions (Khodabandelloo *et al.*, 2021b).

Enfin, réduire la longueur de pulse à 512 μs (au lieu de 1024 actuellement) aiderait également à améliorer la résolution verticale des sondeurs. La perte d'énergie sur une distance réduite de 40m est négligeable dans ce cas, la réduction de la longueur de l'écho émis pourrait aider à mieux séparer les cibles les unes des autres dans les zones denses.

4.6.3 Vers la compréhension des écosystèmes en large bande

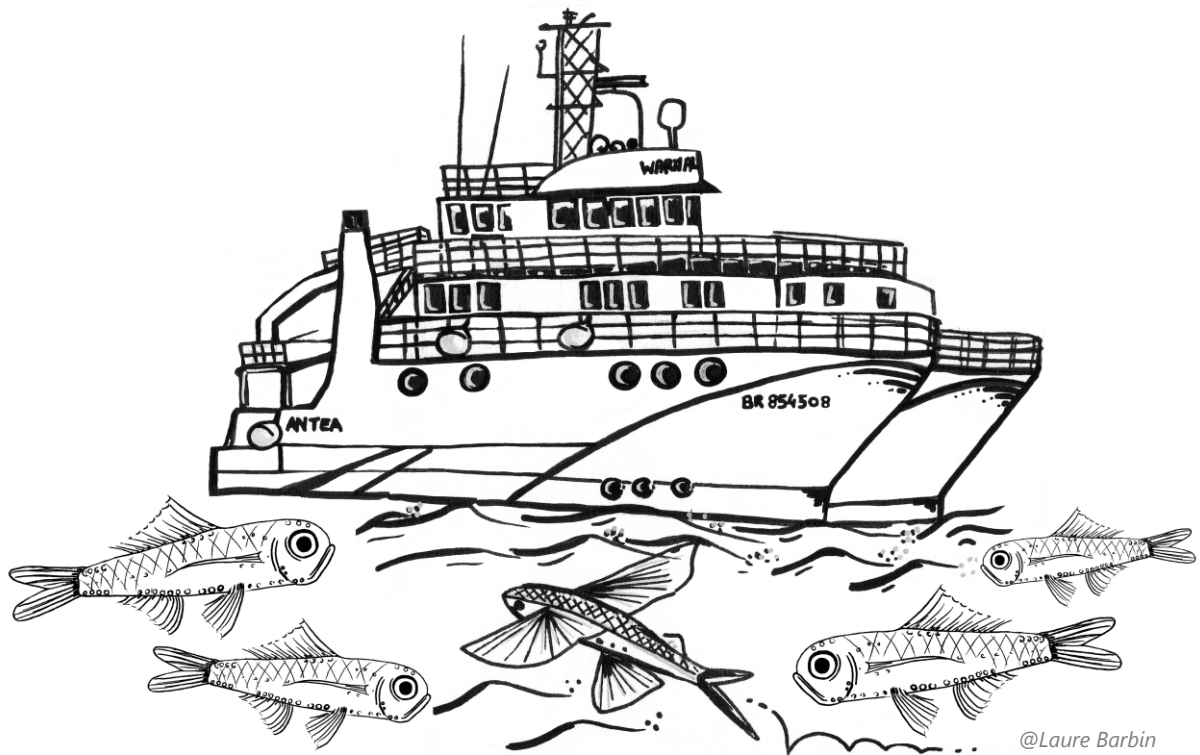
Dans le cadre de l'étude du micronecton, le profileur large bande WBAT apporte des outils complémentaires par rapport aux sondeurs de coque CW. En particulier pour estimer la densité du micronecton à partir de données acoustiques et comprendre la composition des couches diffusantes. Un premier regard a été porté sur les profils obtenus lors de W1 et W2, en se basant sur les données WBAT puis en les comparant à la densité des chaluts. Ces résultats confirment que le WBAT peut être un bon instrument pour l'étude de la densité du micronecton, notamment à large échelle, et dans les zones qui ne sont pas trop denses. Les résultats obtenus dans le **Chapitre 3** nous indiquent que la différence entre le chalut et l'acoustique à partir des sondeurs de coque varie en fonction des couches diffusantes observées. Dans les résultats de ce chapitre, la densité des chaluts est inférieure d'au moins un ordre de grandeur à celle calculée par écho-comptage. Le WBAT apporte donc un outil complémentaire qui confirme une sous-estimation de la densité des organismes par le chalut par rapport à l'acoustique et la grande variabilité spatio-temporelle de ces estimations. La densité calculée par écho-comptage s'affranchit d'une partie des biais des sondeurs de coque et ne nécessite pas l'utilisation de modèles de diffusion acoustique. C'est donc une méthode apportant une estimation de densité plus maniable que les comparaisons précédentes et probablement plus proche des densités

réelles des couches diffusantes, malgré les nombreux choix de paramètres effectués pendant l'écho-comptage qui impactent le résultat final.

L'utilisation seule du WBAT ne suffit toutefois pas pour avoir une compréhension complète des écosystèmes du Pacifique tropical, ni à analyser les biais entre les méthodes de mesure. Le faible jeu de données WBAT (22 profils) renforce ces difficultés en compliquant l'estimation de la variabilité spatio-temporelle des régions avec seulement quelques profils. Il est donc nécessaire d'augmenter le nombre d'acquisitions et de répliquer les profils dans une même zone pour analyser les différents écosystèmes de manière plus robuste. Pour compléter cette analyse des écosystèmes, il est également nécessaire de regarder les données WBAT en perspective avec les autres mesures et analyses faites lors des campagnes WARMALIS pour comprendre la variabilité des estimations et valider les densités calculées par le WBAT. A ce stade, il reste donc difficile d'estimer et de prévoir la densité des organismes micronectoniques et leur biomasse à partir des données acoustiques et de chalut et il reste nécessaire de continuer à employer plusieurs méthodes de mesures complémentaires.

Chapitre 5

Distribution du micronecton dans le Pacifique tropical : des observations *in situ* au service de la grande échelle



Le rôle central du micronecton dans le réseau trophique rend son étude incontournable lorsque l'on s'intéresse aux écosystèmes pélagiques dans leur globalité. Ce chapitre propose une étude de la distribution du micronecton à l'échelle du Pacifique. Les données acoustiques sont mises en perspective avec les variables physiques et chimiques de cette région pour essayer de définir des écosystèmes micronectoniques homogènes ou « biomes » micronectoniques. De nombreux travaux ont été menés dans ce sens afin de découper les océans en provinces aux caractéristiques similaires (Longhurst, 2007). La biologie complète souvent les données biogéochimiques dans le découpage de province homogènes. L'acoustique notamment, offrant une haute résolution verticale et une large couverture spatiale continue, est régulièrement utilisée pour caractériser les écosystèmes pélagiques en lien avec les variables environnementales à différentes échelles (Klevjer et al., 2016; Proud et al., 2017; Ariza et al., 2022b).

5.1. Campagnes WARMALIS dans le Pacifique tropical

5.1.1 Zone d'étude et plan déchantillonnage

Trois catégories de données ont été acquises, soit en continu du début à la fin de la campagne, soit uniquement en station :

Données physiques

En continu

- **Température de surface** (2m de profondeur) avec un thermo-salinographe (TSG, température en °C)
- Les **composantes zonales et méridionales du courant** (en m/s) entre la surface et 800m à partir d'un ADCP à 75kHz.

En station

- Une sonde CTD (Conductivity Temperature Depth) SBE 9+ (SeaBird) à laquelle sont connectés un fluorimètre-Turbidimètre (Wet Labs ECO-FL) et un PAR (Photosynthetically Available Radiation) ont permis d'acquérir des profils de **température** (en °C), de **fluorescence** (en mgchl.m⁻³, utilisée comme proxy de la concentration en phytoplancton), d'**irradiance** (moles de photons .s) entre 0 et 600m de profondeur lors de W1 et W2 et jusqu'à 1000 m lors du leg 2 de W3.

Données chimiques

En continu

- **Salinité de surface** avec le thermo-salinographe (TSG, sans unité)

En station

- Profil de **salinité** et de concentration en **oxygène dissous** ($\mu\text{mol}/\text{kg}^{-1}$) entre 0 et 600m de profondeur lors de W1, W2 et du leg 1 de W3 et jusqu'à 1000 m lors du leg 2 de W3 mesurés avec des capteurs de salinité et d'oxygène (SBE 43) ajoutés à la CTD.
- Mesure de **nutriments** à partir d'échantillons d'eau obtenus à plusieurs profondeurs dans la colonne d'eau, récoltés à l'aide de bouteilles Niskin de 8 litres fixées sur une rosette pouvant accueillir 12 bouteilles.

Données biologiques

En continu

- Données de fluorescence par le TSG sur W3 (en mgChl.m⁻³).

- Données **acoustiques EK60** (pour W1 et W2) et EK80 (pour W3) à 38, 70, 120 et 200kHz. Ces données sont un proxy de la biomasse de zooplancton/micronecton entre la surface et une profondeur de 1000m. Seul le 38kHz est utilisé par la suite, du fait de sa plus longue portée, et les paramètres d'acquisition sont résumés dans le **Tableau 5.1**.

En station

Dispositifs pour le micronecton

- Des profils **acoustiques en large bande** avec le profileur SIMRAD WBAT entre la surface et 500 m de profondeur, de façon à aller au plus près des couches diffusantes, notamment celles dans lesquelles sont réalisées des chaluts. Les données sont acquises sur une portée de 40 m. Le WBAT était équipé de 2 transducteurs pour des acquisitions dans les bandes 35-45 et 90-170 kHz,
- Des échantillons de micronecton avec un **chalut pélagique**. A chaque station, deux chaluts sont réalisés de nuit : un chalut oblique de 200m à la surface et un chalut horizontal à 500m. Les spécifications techniques du chalut pélagique sont indiquées dans le **Chapitre 3** (section **3.3.2**).

Dispositifs pour le zooplancton

- Des profils **acoustiques multifréquences** (420, 700 kHz, 1.1, 1.85 et 3.04 MHz) avec un TAPS (TRACOR Acoustic Profiling System, [Holliday and Pieper, 1980](#)) entre la surface et 200 m pour l'étude du zooplancton lors des campagnes W1 et W3,
- Des profils acoustiques multifréquences (200, 455, 769 kHz et 2 MHz) avec l'AZFP SN 55180 de la société ASL, avec une acquisition pouvant aller jusqu'à 600 m, également pour l'étude du zooplancton, lors de la campagne W3,
- Des échantillons stratifiés de **zooplancton** entre 500 m et la surface avec un Multinet-Hydrobios disposant de 5 filets à maille de 100 µm (500-300m, 300-200m, 200-100m, 100-50m et 50-surface), lors des campagnes W2 et W3, celui-ci n'ayant pas fonctionné sur W1.

Tableau 5.1. Paramètres d'acquisition des données acoustiques à 38kHz.

Signal type	Continuous Wave (CW)
Echosounder	W1, W2 : EK60 / W3 : EK80
Beam pattern	Split-beam
Transmitted frequency (kHz)	38
Pulse duration (µs)	1024
Transmit power (W)	2000
3 dB beam width	7°
Calibration sphere	Tungsten Carbide (6% Cobalt) (WC-Co)
Sphere size (Φ in mm)	38.1
Ping interval (in s)	3

L'ensemble des données acquises permet de prendre un instantané des écosystèmes traversés. Le micronecton, dont l'étude est au cœur du projet WARMALIS, est étudié à partir des données acoustiques en continu (sondeur de coque) et en station (profils WBAT) et des chaluts pélagiques. La combinaison des données issues des diverses sources permet une approche écosystémique pour replacer le micronecton dans son milieu, aussi bien physico-chimique que biologique (trophique). L'objectif de cette approche est d'étudier sa distribution et son abondance au sein de structures complexes, afin de parvenir à décrire des régions homogènes d'un point de vue à la fois physique, chimique et biologique.

5.2. Ecorégions à l'échelle du Pacifique

5.2.1 Des écosystèmes contrastés

Données acoustiques

Ce chapitre se concentre sur les données acoustiques de sondeur de coque à 38kHz, fréquence présentant la plus grande portée parmi les fréquences disponibles lors des trois campagnes WARMALIS, allant jusqu'à 1000m. Cette fréquence est couramment employée pour étudier le micronecton et permet d'avoir une vision globale de la structuration des écosystèmes micronectoniques (Benoit-Bird and Lawson, 2016; Klevjer et al., 2016). Les données acoustiques brutes sont nettoyées et filtrées selon le procédé décrit dans Barbin et al. (2024). Pour chaque campagne, les données nettoyées sont ensuite écho-intégrées sur des cellules de 3m de profondeur par 5 milles nautiques (nmi) pour obtenir des valeurs de MVBS (densité acoustique volumique moyenne en $dB\ re\ 1\ m^{-1}$) et de NASC (densité acoustique rapportée à un mille nautique carré en $nmi.nmi^{-2}$) entre 8 et 800m de profondeur. Les données acquises à une profondeur supérieure à 800m sont souvent bruitées, elles ne sont donc pas exploitées lors de cette étude. La Figure 5.1 représente la valeur du NASC intégré sur la colonne d'eau (8-800m de profondeur) pour les trois campagnes WARMALIS. Par la suite dans les Figure 5.2, Figure 5.3 et Figure 5.4, seuls les transects (voir Figure 1.14 et Tableau 1.1) sont représentés en coupe verticale, avec la latitude en abscisses pour W1 et W2 et la longitude pour W3. La représentation du MVBS en fonction de la profondeur et de la latitude/longitude est appelée échogramme.

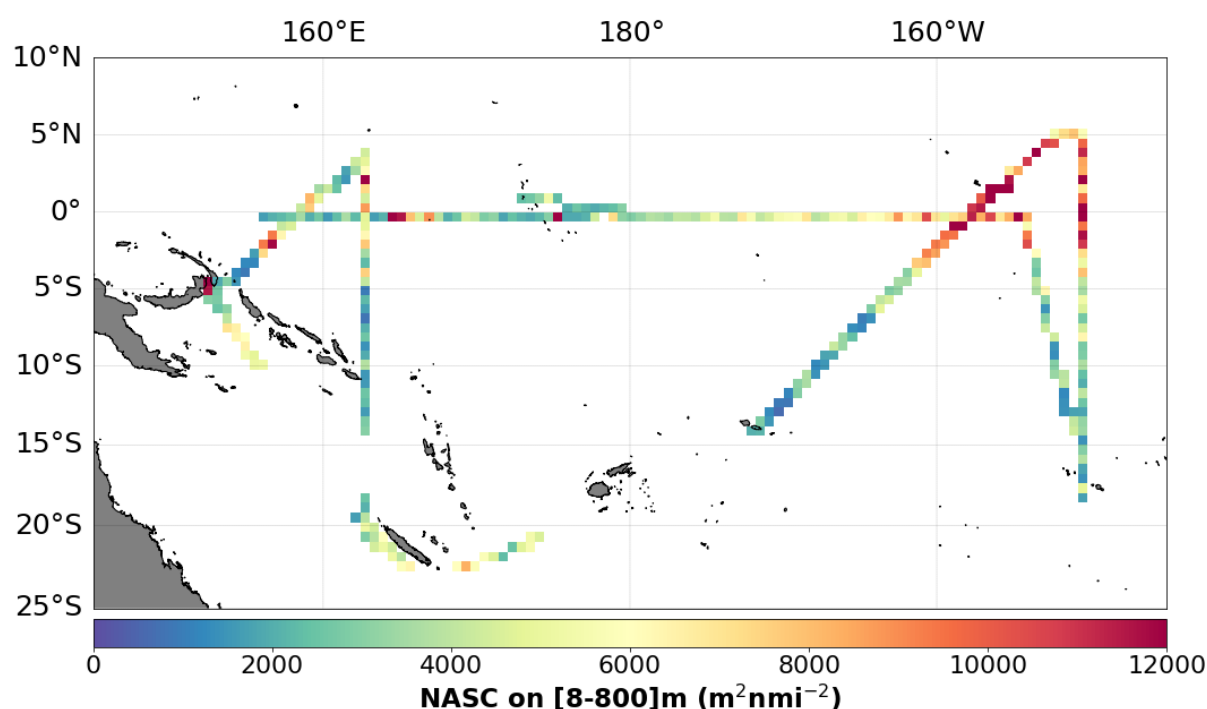


Figure 5.1. NASC (en $m^2.nmi^{-2}$) intégré sur la verticale entre 8 et 800m de profondeur sur le trajet des campagnes W1, W2 et W3 en fonction des coordonnées géographiques.

Une première inspection des données acoustiques renseigne sur la variabilité latitudinale et longitudinale de la distribution du micronecton (Figure 5.1). Un maximum de NASC est observé autour de l'équateur dans la zone d'upwelling lors de W2 et W3, entre 170°W et 150°W. Le minimum de NASC intégré se situe entre 2°S et 20°S dans les trois campagnes. La densité acoustique varie également verticalement dans la colonne d'eau (Figure 5.2). La migration nyctémérale des organismes est

clairement visible, avec une alternance du maximum de diffusion acoustique entre les couches épi- et mésopélagiques (voir [Figure 2.9](#)).

La distribution du micronecton sur les échogrammes varie à la fois dans son intensité (valeur du MVBS) et dans sa structuration verticale (localisation des couches diffusantes dans la colonne d'eau). Lors des trois campagnes, les parties associées à l'upwelling équatorial, situées autour de l'équateur entre 2°S et 2°N sur W1 et W2 et entre -140° et 180° de longitude pour W3, présentent des densités acoustiques supérieures aux autres parties des campagnes. La profondeur et l'épaisseur des couches diffusantes varie également, avec une remontée du haut de la couche diffusante diurne mésopélagique lors de W1 et W2, de 500m à 20°S de latitude jusqu'à 350m autour de l'équateur.

Données environnementales

Les valeurs de température et de salinité sont tracées sur la [Figure 5.2](#), et l'oxygène dissous et la fluorescence sont visibles sur la [Figure 5.3](#), après interpolation linéaire des profils CTD sur la grille de résolution des données acoustiques.

Visuellement, l'isotherme 20°C et l'isohaline 35 semblent se situer à la même profondeur que le bas de la couche diffusante nocturne situé entre 150 et 205m de profondeur. Cette tendance est également visible avec l'isohaline 34.7 qui est proche du haut de la couche diffusante profonde, et qui s'enfonce vers 500m de profondeur à 20°S de latitude durant W1 et W2.

La zone d'upwelling est marquée sur les 3 campagnes par une remontée de la profondeur du pic de maximum de fluorescence et une augmentation de la valeur de ce maximum dans la zone équatoriale de W1 et W2 et dans la moitié est de W3, située entre 180° et -140°. Ce maximum de chlorophylle en subsurface résulte d'un compromis entre une intensité lumineuse de surface trop importante pour permettre aux cellules d'être pleinement productives et les apports de nutriments des profondeurs qui nourrissent les cellules. On note également une augmentation de la salinité et une diminution de la température dans cette zone. La remontée d'eaux froides, salées et riches en nutriments est un marqueur de cet upwelling équatorial. Avec l'apport des nutriments plus important dans l'upwelling, le maximum de subsurface de chlorophylle (fluorescence) remonte vers la surface et devient plus productif mais reste confinée sous la surface. Ces comportements classiques ont été observés et analysés notamment dans les programmes historiques EqPac ([Murray et al., 1997](#)), Flupac, Olipac, Ebene ([Stoens et al., 1998](#); [Dandonneau, 1999](#); [Le Borgne and Landry, 2003](#); [Landry et al., 2011](#)) dédiés à l'upwelling équatorial et la transition vers la Warm Pool.

Au contraire, dans la partie ouest de W3, la Warm Pool, on note la présence entre la surface et 100m de profondeur d'une lentille d'eau peu salée, plus concentrée en oxygène et avec une fluorescence plus faible. Le pic de maximum de fluorescence se situe dans la limite profonde de cette lentille. Cette zone est caractéristique de la dessalure de surface de la Warm Pool. La transition entre la zone d'upwelling équatorial et le début de la Warm Pool se situe autour du méridien 180° lors de W3, c'est à dire à sa position climatologique. Comme décrit dans l'introduction, cette zone de transition a également fait le fruit de nombreuses études car elle marque une modification profonde des régimes hydrodynamiques ainsi que biogéochimiques ([Picaut et al., 1996b, 2001](#); [Eldin et al., 2004](#); [Maes et al., 2004](#)).

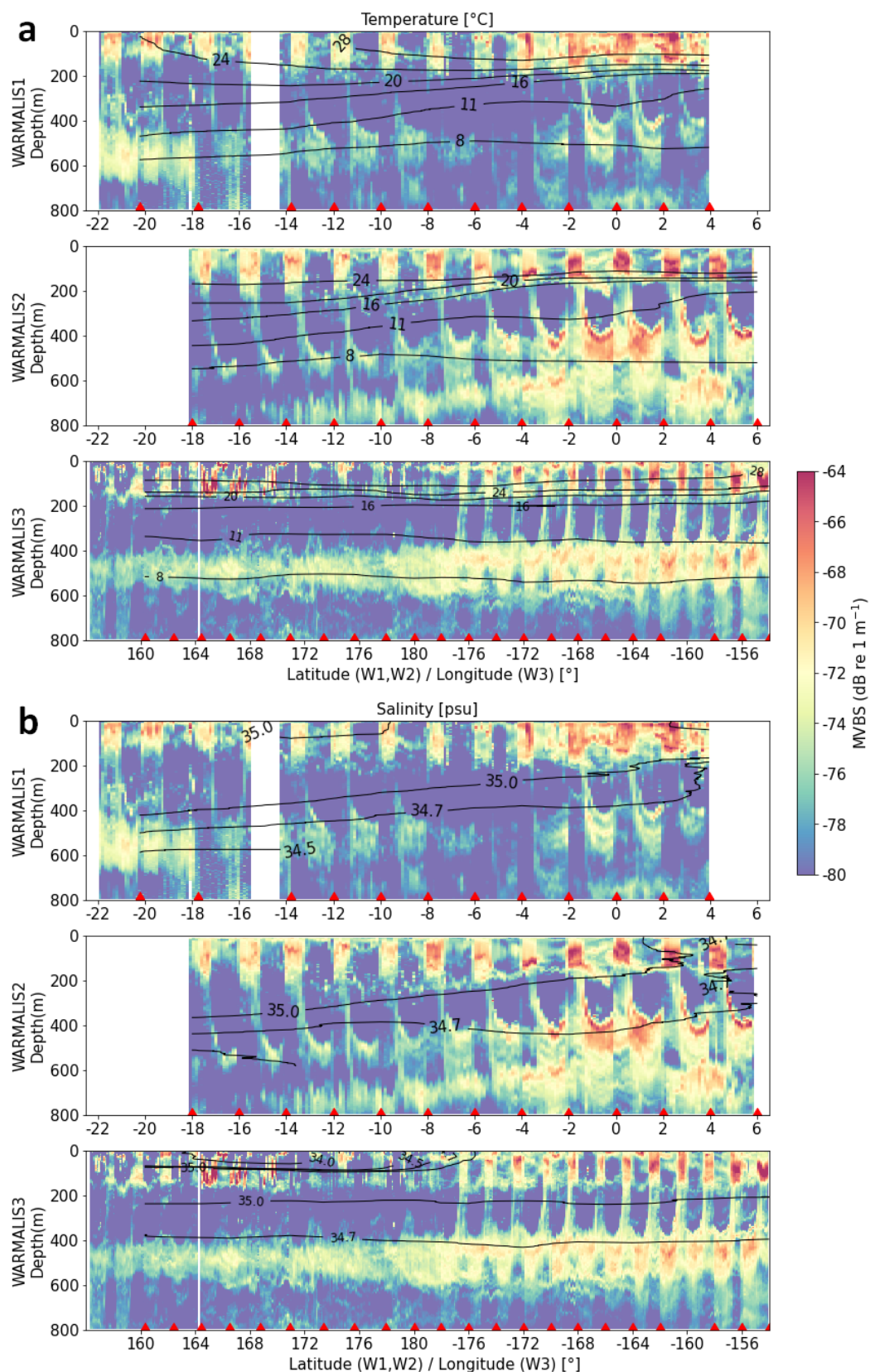


Figure 5.2. Données acoustiques à 38kHz (MVBS en dB re 1 m⁻¹) (en couleurs) pour les campagnes W1, W2 et W3 avec en noir : a) isothermes en °C et b) isohalines en PSU. Sur chaque graphique, les campagnes W1, W2 et W3 sont classées de haut en bas, avec la latitude (en °) en abscisses pour W1 et W2 et la longitude (en °) pour W3. Les coordonnées des profils CTD sont indiquées par des triangles rouges.

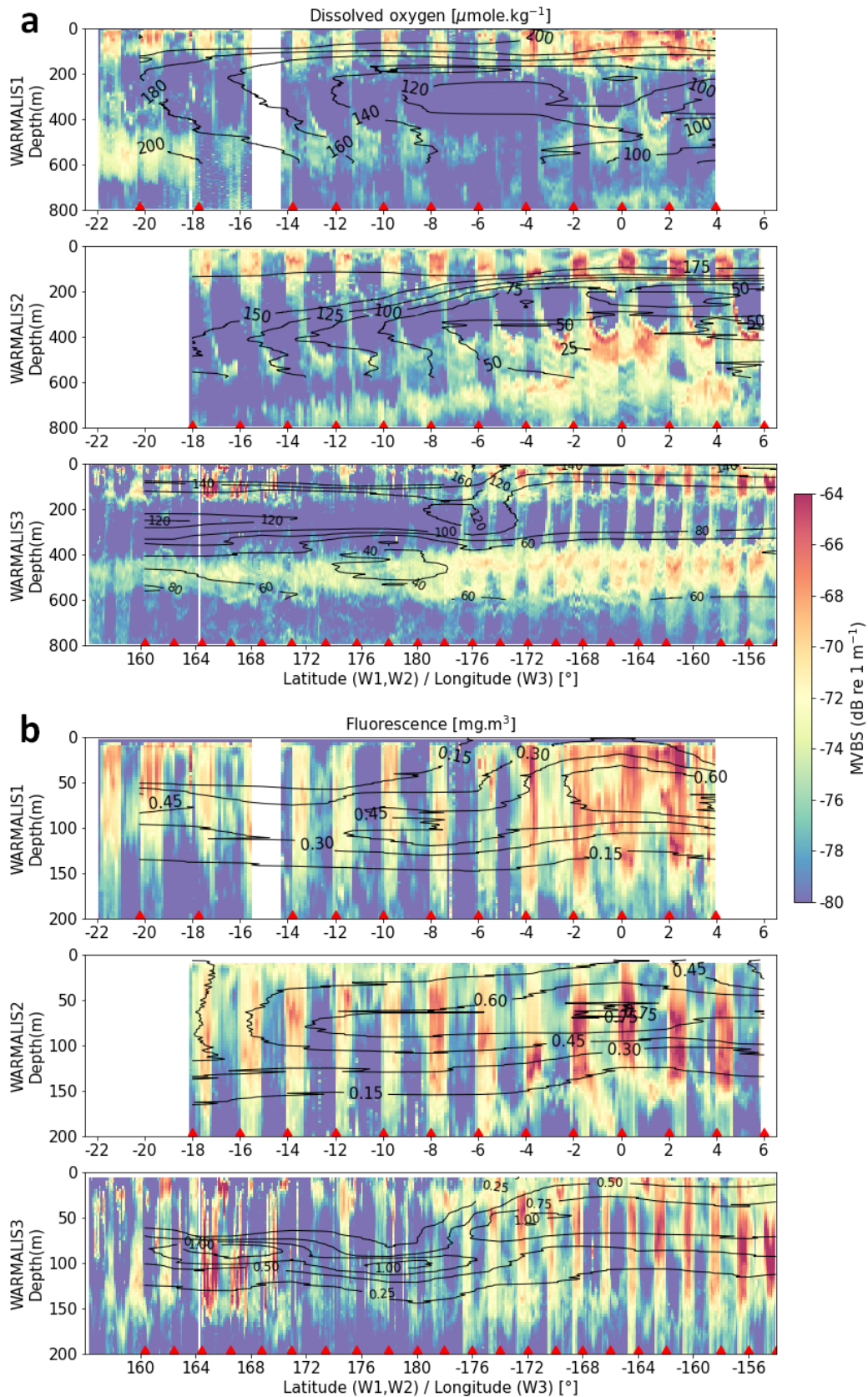


Figure 5.3. Données acoustiques à 38kHz (MVBS en $\text{dB re } 1 \text{ m}^{-1}$) (en couleurs) pour les campagnes W1, W2 et W3 avec en noir : a) oxyclines en $\mu\text{mol/kg}^{-1}$ (oxygène dissous) et b) fluorescence (en mg.Chl.m^{-3}). Le graphique montrant la fluorescence s'arrête à 200m. Sur chaque graphique, les campagnes W1, W2 et W3 sont classées de haut en bas, avec la latitude (en $^{\circ}$) en abscisses pour W1 et W2 et la longitude (en $^{\circ}$) pour W3. Les coordonnées des profils CTD sont indiquées par des triangles rouges.

Données de courant

Les courants jouent également un rôle important dans la structuration des écosystèmes du Pacifique tropical. Les courants principaux du Pacifique équatorial et subtropical suivant majoritairement un axe zonal (**Figure 1.4**), seule la vitesse du courant zonal u (en m/s) acquise par l'ADCP est présentée ici. Les données ADCP acquises en continu entre la surface et 600m sont interpolées sur la grille de résolution des données acoustiques et affichées en isotachs superposées au MVBS acoustique à 38kHz sur la **Figure 5.4**.

Le sous courant équatorial vers l'est est visible en coupe entre 100 et 200m sur W1 et W2 centré autour de l'équateur. Il est moins intense et plus profond dans l'ouest du Pacifique. Le transect de W3 de la **Figure 5.4** permet de visualiser cet approfondissement et sa perte d'intensité. W3 est aussi marquée, dans sa partie ouest (Warm Pool), par une alternance de courants vers l'est, puis vers l'ouest, se situant au-dessus du sous-courant équatorial (SCE) qui se dirige vers l'est, notamment entre 164° et 170°. Cette intensification en surface du courant vers l'est correspond, durant W3, à l'occurrence d'un fort coup de vent d'ouest qui est advenu quelques jours auparavant durant l'échange d'équipe à Tarawa (Kiribati) entre le leg 1 et le leg 2. Ce coup de vent d'ouest a laissé dans la Warm Pool, à la surface de l'océan, un courant résiduel vers l'est assez classique durant El Niño (Lengaigne et al., 2004). Dans nos données, ces zones de courant forts en surface semblent accompagnées d'une augmentation de la valeur du MVBS formant des agrégations denses de jour dans les 200m premiers mètres qui contraste avec le comportement observé dans la zone d'upwelling où la migration verticale est marquée.

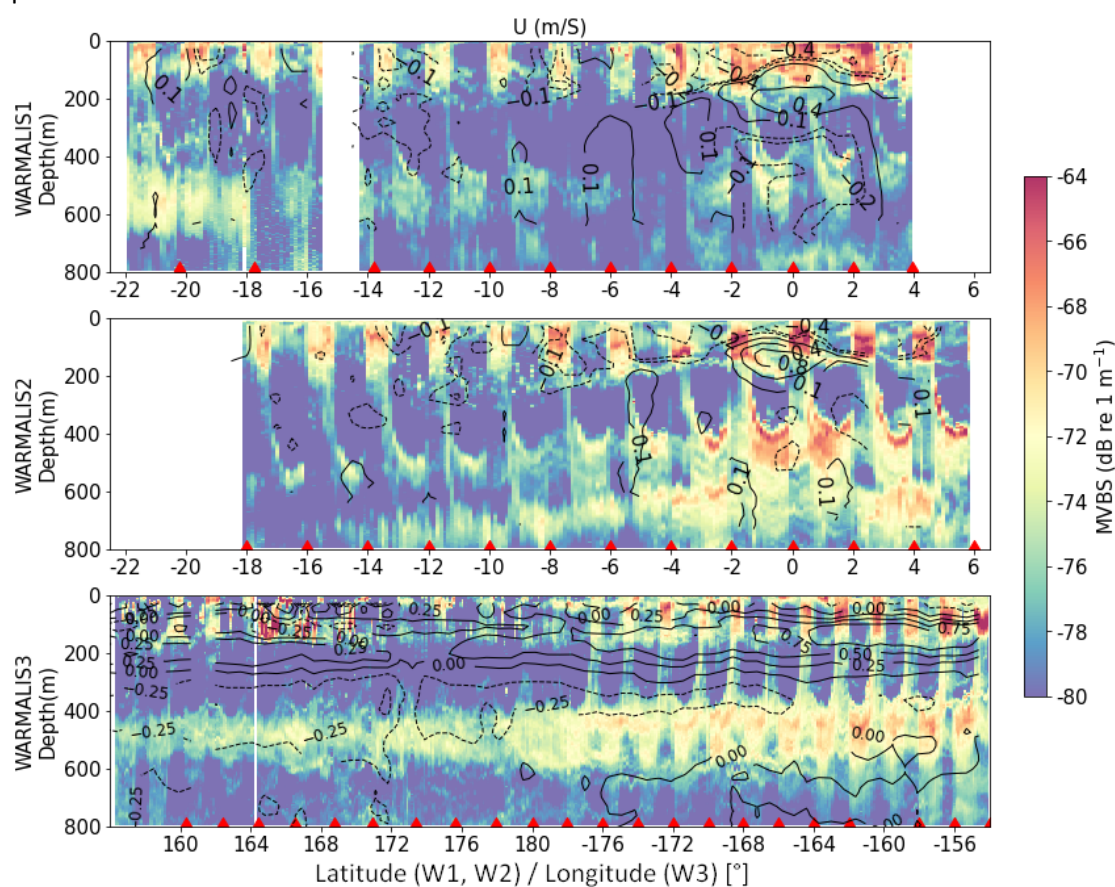


Figure 5.4. Données acoustiques à 38kHz (MVBS en dB re 1 m⁻¹) (en couleurs) pour les campagnes W1, W2 et W3 avec en noir la vitesse du courant zonal u (en m/s) mesuré par l'ADCP superposées aux données acoustiques. Les valeurs de courant positives sont indiquées en traits pleins et les valeurs négatives en pointillés. Les campagnes W1, W2 et W3 sont classées de haut en bas, avec la latitude en abscisses pour W1 et W2 et la longitude pour W3. Les coordonnées des profils CTD sont

indiquées par des triangles rouges. Les longitudes ouest et est sont indiquées par des coordonnées négatives et positives, respectivement.

Ces premières observations sur les données *in situ* acoustiques et physico-chimiques confirment donc la présence de plusieurs régions dont les caractéristiques biologiques et physiques diffèrent, cohérentes avec les études de provinces biogéochimiques déjà réalisées dans le Pacifique équatorial et subtropical (Lehodey et al., 1997; Longhurst, 2007; Reygondeau et al., 2013; Receveur et al., 2020a; Ariza et al., 2022a). Si elles confirment ce qui existait à grande échelle et le long de l'équateur pour la biogéochimie, elles indiquent aussi un nouveau type de fonctionnement autour de la transition upwelling-Warm Pool notamment dans les données acoustiques qui, jusque-là, n'était pas décrit.

5.2.2 Clustering des données acoustiques

Pour définir des régions biogéographiques, une des méthodes consiste à élaborer un algorithme de classification sur des données représentatives des écosystèmes traversés. Les données acoustiques constituent un jeu de données continu sur les trois campagnes, entre 8 et 800m, avec une résolution de 5 nmi (soit environ 9km) par couches de 3 m de profondeur suite à leur écho-intégration, correspondant à 2359 profils acoustiques, autrement appelés ESU (Elementary Sampling Unit, Figure 5.5). Utiliser les données acoustiques *in situ* qui sont caractérisées par une haute résolution spatio-temporelle permet de définir des régions homogènes en se basant sur un proxy de la biomasse afin de définir la structure biologique des écosystèmes (Proud et al., 2017; Receveur et al., 2020a; Ariza et al., 2022b; Izard et al., 2024).

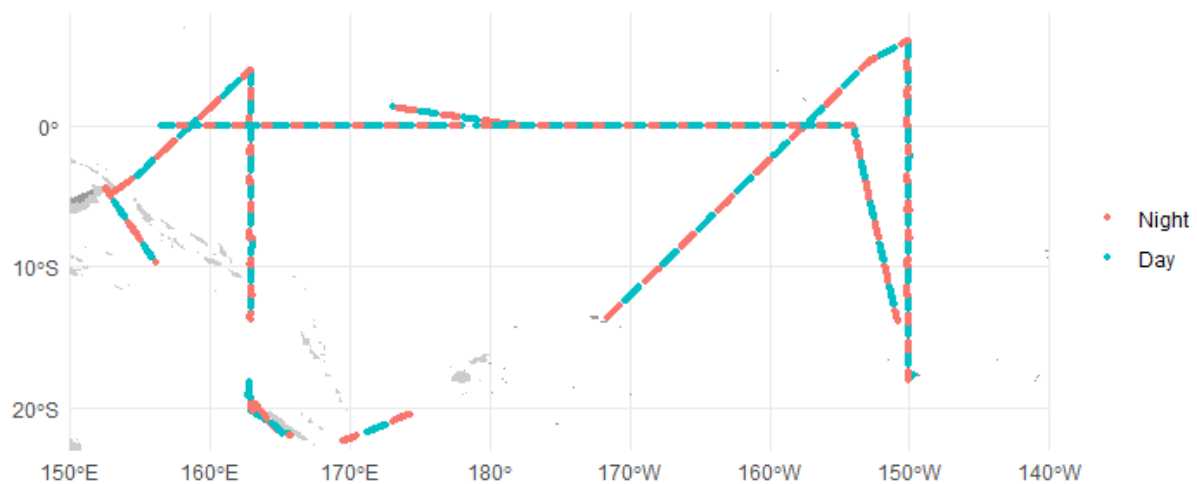


Figure 5.5. Données acoustiques nettoyées à 38kHz combinant W1, W2 et W3. Les ESU acquis de jour sont indiqués en bleu et ceux de nuit en rouge. Les zones sans données correspondent aux ESU retirés de l'analyse car ils étaient bruités et ne couvraient pas toute la gamme de profondeurs entre 8 et 800m.

i) Analyse en Composantes Principales

Les données acquises lors des périodes de lever et coucher du soleil sont retirées pour se concentrer sur les profils acoustiques diurnes et nocturnes. Les périodes de transition pendant laquelle le micronecton migre entre les couches épipelagiques et mésopélagiques ne sont pas prises en compte dans cette étude. Les périodes de jour et de nuit se succèdent sur le trajet des campagnes, car le bateau est en transit. Chaque zone échantillonnée le long du trajet ne l'est donc qu'une seule fois, soit de jour, soit de nuit. Pour prendre en compte cette variabilité temporelle et spatiale, le clustering des données acoustiques peut être réalisé séparément sur les données de jour et de nuit (Ariza et al., 2016;

Receveur et al., 2020b). Cette approche fournit des clusters jour et nuit séparés à interpréter en parallèle.

Cependant, dans cette étude, la classification basée sur la méthode de Ariza et al. (2022a) a été sélectionnée, car elle permet d'associer les profils de jour et de nuit afin d'obtenir des écorégions uniques, homogènes et faciles à manipuler, qui prennent en compte à la fois le jour et la nuit. Les densités volumiques (MVBS) issues de l'écho-intégration à 38kHz pendant les campagnes W1, W2 et W3 sont moyennées sur une grille régulière de 2°x2° en séparant le jour et la nuit (Figure 5.6a). La résolution de 2° a été choisie pour obtenir une grille sur laquelle chaque cellule contient des données de jour et de nuit. Avec une résolution plus fine, certaines cellules ne contiennent que des données d'une seule période, notamment en transit, car le navire avance trop rapidement pour couvrir deux périodes temporelles sur 1° de distance (Figure 5.5). Au final, 73 cellules sont obtenues. Chaque cellule de 2°x2° contient un profil moyen de MVBS de jour et de nuit, qui sont concaténés verticalement. Le profil concaténé équivaut à un profil moyen de MVBS d'une longueur égale à deux fois la portée des données acoustiques (deux fois 800m) regroupant les informations sur la structuration acoustique verticale de jour et de nuit en un seul individu.

Une Analyse en Composante Principale (ou ACP, PCA) est ensuite réalisée sous R (R Core Team, 2023) avec les profils reconstitués sur les cellules de 2° comme individus (73 cellules) pour réduire la taille du jeu de données avant l'étape de classification. Les 7 premières composantes principales sont conservées, représentant 86% de la variance cumulée du jeu de données (Figure 5.6b). Les premières et deuxièmes composantes expliquent respectivement 46.8% et 16.1% de la variance totale. En plaçant les individus dans le premier plan de l'ACP (Figure 5.6c) et leur en attribuant une couleur correspondant à la campagne (W1, W2 ou W3) dont ils sont issus, nous observons que les individus correspondants aux trois campagnes sont mélangés. Il paraît donc possible de définir des écorégions communes aux trois campagnes, dans lesquelles des profils acoustiques sont similaires d'une année sur l'autre, et ainsi de les analyser ensemble. Au cas où la variabilité interannuelle aurait été plus forte, les individus auraient été regroupés prioritairement par campagne dans le plan de l'ACP, ne permettant pas de réaliser une analyse globale incluant les trois campagnes dans la mesure où variabilité temporelle et spatiale auraient été plus difficiles à démêler.

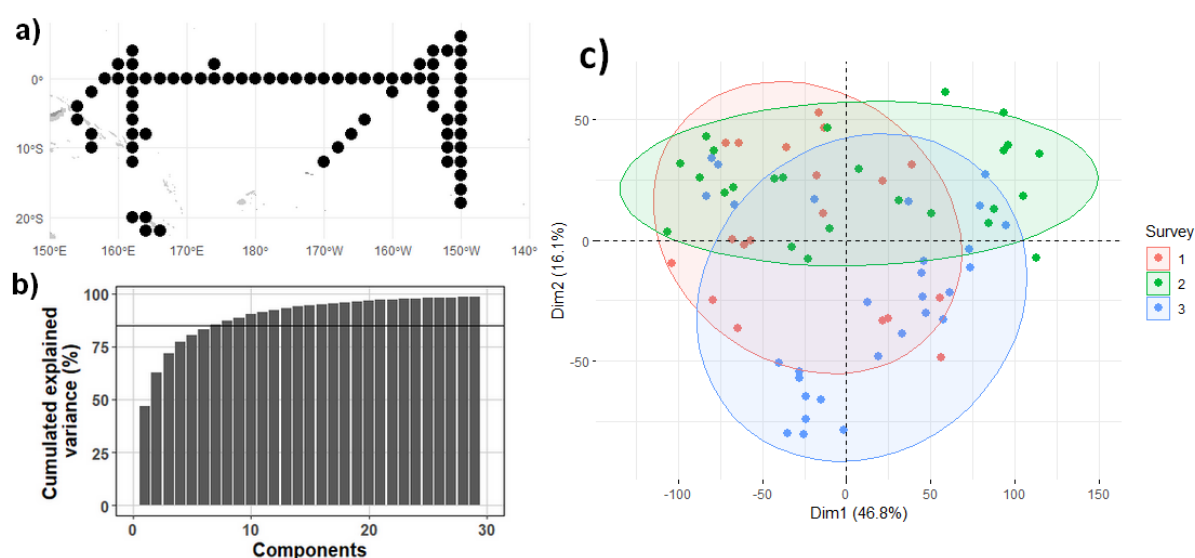


Figure 5.6. Analyse en composantes principales sur les données à 38kHz. a) Localisation des 73 cellules de 2°x2° représentant les individus de l'ACP. b) Pourcentage de variance cumulée des vingt premières composantes principales de l'ACP. Le seuil de 85% de variance cumulée est indiqué par une ligne horizontale. c) Résultats de l'ACP affichés dans le premier plan. La couleur des individus représente la campagne à laquelle ils appartiennent (rouge : W1, vert : W2, bleu : W3). Les ellipsoïdes représentent un intervalle de confiance contenant 80% des individus de chaque campagne.

ii) Classification hiérarchique

Les profils acoustiques réduits à 7 composantes principales (PC) contenant 85 % de la variance totale des données acoustiques (diurnes et nocturnes) ont été classés avec une classification hiérarchique agglomérative pour évaluer la structure hiérarchique de la classification (Figure 5.7; Ariza et al., 2022b). La méthode de liaison 'Ward.D2' a été appliquée à la matrice de distance euclidienne entre les individus (Ward, 1963). La méthode de Ward minimise la somme des carrés des écarts au sein des clusters afin de réduire la variance intra-cluster, ce qui paraît approprié pour définir des clusters correspondant à des écorégions homogènes. Le résultat de la classification est projeté dans le plan des deux premières composantes principales de l'ACP (Figure 5.7), et en fonction des coordonnées géographiques (Figure 5.8).

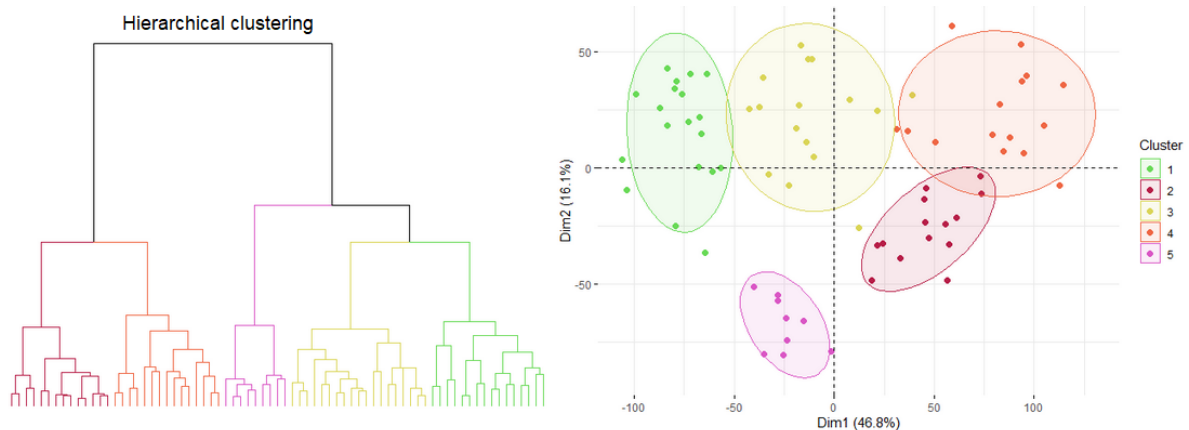


Figure 5.7. Résultats de la classification hiérarchique. Dendrogramme de la classification des profils acoustiques réduits par ACP (gauche) et clusters des profils acoustiques projetés dans le plan composé des deux premières composantes de l'ACP (droite). Les ellipsoïdes regroupent 80% des points du cluster autour du centre de chaque groupe.

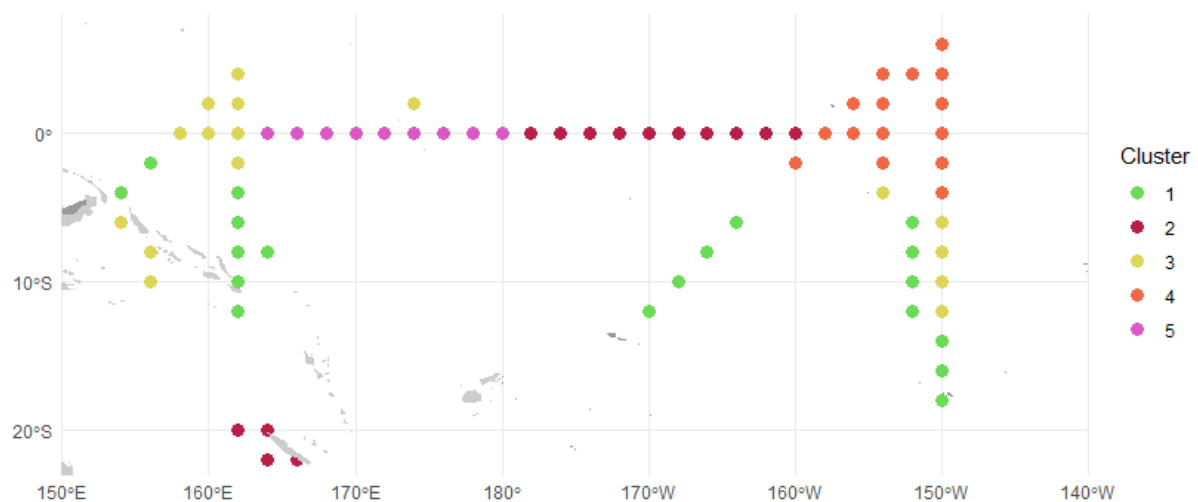


Figure 5.8. Distribution spatiale des 5 clusters de la classification hiérarchique.

Cinq classes acoustiques, appelées « clusters » par la suite, ont été définies. Le nombre de classes a été défini en observant les résultats de leur distribution spatiale pour obtenir les classes les plus homogènes possible spatialement (Figure 5.8) et le plus grand nombre de classes ne se chevauchant pas dans le premier plan de l'ACP (Figure 5.7). Ce choix assez subjectif est lié à ce type de classification. D'autres essais avec plus ou moins de clusters ne donnaient pas de conclusions foncièrement différentes et rendaient les interprétations soit trop simplistes, soit trop complexes.

Le cluster 1 (en vert, [Figure 5.8](#)) est contenu principalement dans la zone subtropicale du gyre Pacifique Sud. Le cluster 2 (en rouge, [Figure 5.8](#)) se situe sur l'équateur central, dans la zone d'upwelling, ainsi que dans la mer de Corail, proche de la Nouvelle-Calédonie. Le cluster 3 (en jaune) regroupe des données à l'extrême ouest du Pacifique, à l'extrémité de la Warm Pool, et des données 15°S et 5°S de latitude lors de W2, le cluster 4 (en orange) représente la zone d'upwelling équatorial entre 150°W et 160°W et le cluster 5 (en rose), se situe dans la Warm Pool, le long de l'équateur. Les profils acoustiques moyens diurnes et nocturnes associés à chaque cluster sont illustrés [Figure 5.9](#), qui met en évidence les différences de densités acoustiques (niveau de MVBS en dB) et de structurations verticales des couches diffusantes entre les clusters.

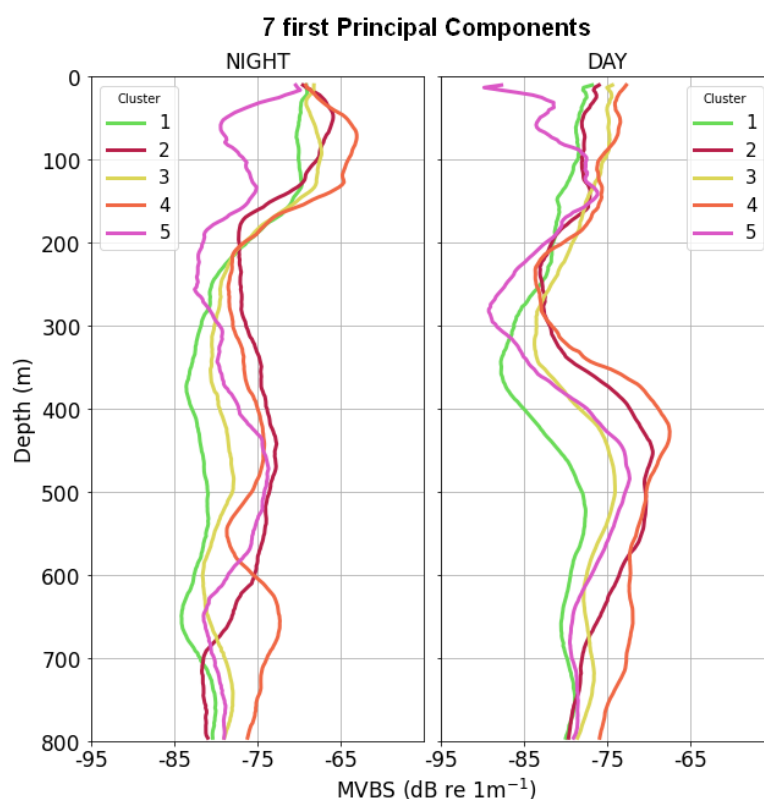


Figure 5.9. Profils acoustiques (MVBS en dB re 1 m⁻¹) nocturnes et diurnes associés à chaque cluster.

5.2.3 Structuration des paramètres environnementaux dans les écorégions

A partir de la classification des profils acoustiques, la question est de savoir si les variations de structuration des couches diffusantes sont sous-tendues par des variations dans les caractéristiques de masses d'eau. Dans cette étude, le choix a été fait d'utiliser les données d'observation acquises au cours des campagnes et non des valeurs sorties de modèles. Les profils de température, salinité, oxygène dissous et fluorescence ont été comparés aux sorties des variables correspondantes des modèles de Mercator (Blue et Green). Si les données de Mercator Blue (l'hydrodynamique) étaient en adéquation avec les données CTD, les sorties de modèles Mercator Green ne parvenaient pas à reproduire fidèlement les structures verticales des variables environnementales biologiques (notamment la chlorophylle et l'oxygène) comme la profondeur des gradients. Enfin, dans notre analyse en cluster, il s'avère que la granularité spatiale à 2 degrés convient pour avoir un bon échantillonnage cohérent jour-nuit en acoustique. Pour ces raisons, le choix a été fait de ne garder que les CTD dans les analyses cluster acoustiques-variables environnementales.

Les variables environnementales correspondantes à chaque cluster sont donc issues des profils CTD de température, salinité, oxygène dissous et fluorescence (proxy de la chlorophylle) pour décrire

les variables environnementales dans chaque cluster (comme déjà utilisés en [Figure 5.2](#) et [Figure 5.3](#) de manière visuelle). L'inconvénient principal de ce choix est la faible résolution spatiale de la description du milieu (un profil par station, soit une résolution de 2°) au regard de la haute résolution spatiale initiale des données acoustiques. De plus, en raison de problèmes techniques survenus à bord ou d'une mauvaise météo empêchant la mise à l'eau des appareils, tous les profils prévus initialement dans les plans de campagnes n'ont pas pu être réalisés. Les profils CTD disponibles dans le jeu de données final (44 profils) sont indiqués sur la [Figure 5.10](#).

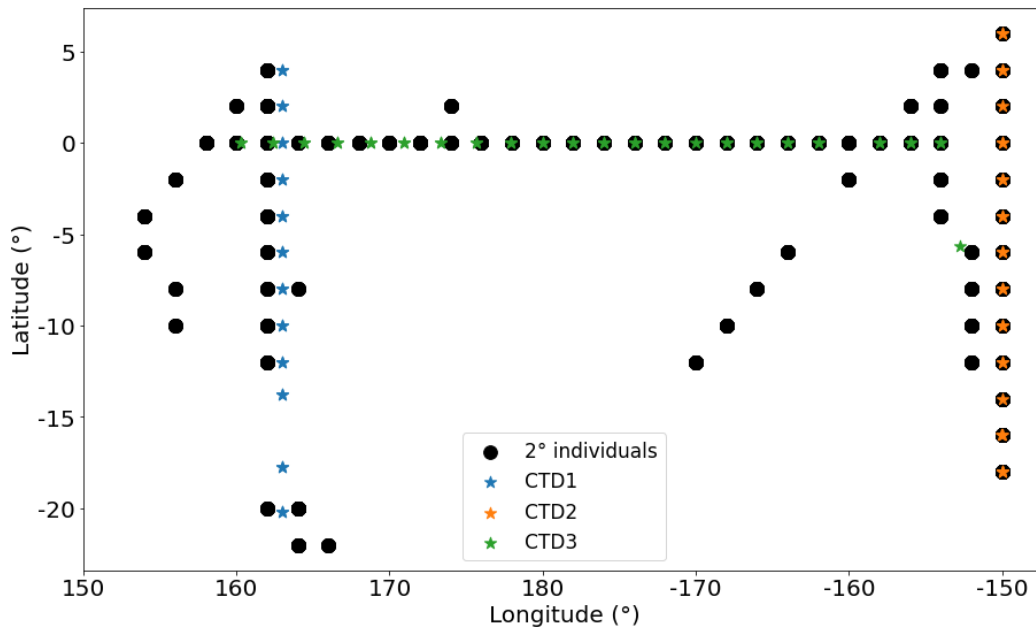


Figure 5.10. Carte des profils CTD pour W1, W2 et W3. La localisation des profils sont indiqués par des étoiles et le centre des cellules de données acoustiques moyennées sur 2° utilisées dans la classification hiérarchique sont indiquées en noir. Notez les étoiles inclus dans les disques des cellules.

Pour étudier les paramètres environnementaux de chaque cluster, les profils de température, salinité, oxygène dissous et fluorescence obtenus en station durant les trois campagnes sont associés à la cellule de 2° la plus proche. Les profils environnementaux sont ensuite associés aux points des clusters acoustiques les plus proches et au numéro de cluster de la cellule correspondante. Le graphique du bas de la [Figure 5.11](#) présente les profils moyennés sur chaque cluster acoustique des quatre variables environnementales, salinité, température, concentration en oxygène dissous et fluorescence. Les trois premières variables sont acquises entre la surface et 600m de profondeur. La fluorescence n'est indiquée que jusqu'à 200m, car au-delà, la concentration est trop faible pour apporter une information sur le milieu étudié (inférieure à $0.05 \text{ mgChl.m}^{-3}$).

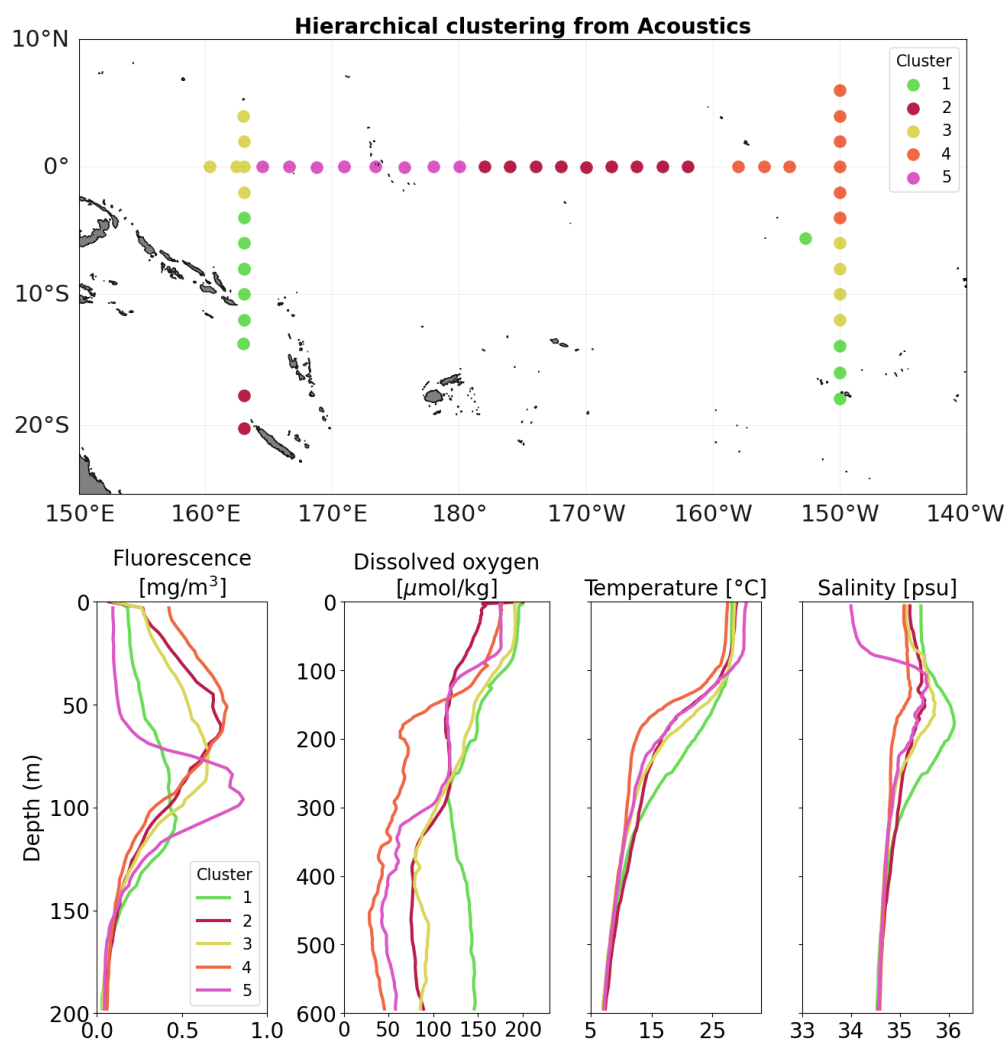


Figure 5.11. (Haut) Localisation des cellules acoustiques de 2° auxquelles sont associées un profil de CTD le plus proche. (Bas) Profils moyens de fluorescence, de concentration en oxygène dissous, de température et de salinité calculés dans chaque cluster acoustique. L'axe des ordonnées représente la profondeur entre la surface et 600m, à l'exception de la fluorescence qui s'arrête à 200m. Les couleurs indiquent les clusters acoustiques définis précédemment.

Les profils moyens des variables environnementales diffèrent d'un cluster à l'autre. Le cluster 5 diffère particulièrement des autres : les 100 premiers mètres sont caractéristiques de la Warm Pool avec une couche d'eau de surface moins salée que dans les autres régions (salinité env. 34), une eau plus chaude (env. 28°C) et un maximum de chlorophylle profond (entre 90 et 110m). A l'inverse, le cluster 1 présente une valeur de fluorescence plus faible que dans les autres régions ($<0.5 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$ à toutes profondeurs), permettant de l'assimiler à une zone pauvre en phytoplancton et correspondant aux eaux du gyre oligotrophe du Pacifique Sud, le plus grand désert océanique (Claustre et al., 2008). Ce cluster a également la plus forte concentration en oxygène dissous et la salinité la plus importante entre 25 et 100m de profondeur. La transition entre les trois clusters restants est plus graduelle.

Validation de la classification acoustique: comparaison avec une classification basée sur les variables environnementales

Si les profils des variables environnementales associés aux clusters acoustiques semblent refléter des régions présentant des caractéristiques biogéochimiques différentes, on peut se demander si cette classification équivaut à une classification directe sur des régions biogéochimiques homogènes. On effectue donc dans un second temps une classification des profils biogéochimiques des CTD. Les profils de température, salinité, oxygène et fluorescence acquis à chaque station de

mesure (Figure 5.10) sont concaténés verticalement et normalisés (centrés-réduits), pour créer un profil unique contenant les informations des 4 variables environnementales « biogéochimiques ». Seules les stations dont les profils CTD ont été acquis jusqu'à 600m sont utilisées car la classification nécessite d'employer des individus de même taille, quatre stations sont donc exclues du jeu de données, menant à un jeu de données final de 40 profils. Ces profils verticaux multivariés sont classés à l'aide de la classification hiérarchique identique à la méthode employée précédemment sur les profils acoustiques. Le résultat de la classification est visible sur la Figure 5.12. Par soucis de comparaison avec les clusters acoustiques, cinq classes sont sélectionnées sur la classification à partir des profils CTD, elles seront par la suite désignées par « clusters biogéochimiques ».

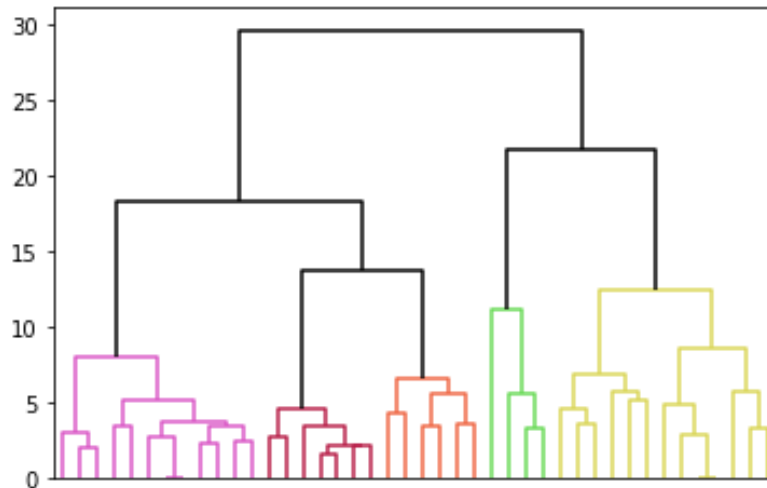


Figure 5.12. Dendrogramme de la classification hiérarchique des profils environnementaux.

La carte spatiale des clusters CTD est visible sur la Figure 5.13. Le graphique du bas de la Figure 5.13 présente les profils des quatre variables environnementales, salinité, température, concentration en oxygène dissous et fluorescence moyennées sur les clusters biogéochimiques. La classification biogéochimique a une structure géographique similaire à la classification acoustique (Figure 5.11). Comme attendu, la Warm Pool ressort à nouveau dans un cluster séparé (cluster 5, Figure 5.13) avec des caractéristiques environnementales définissant une lentille d'eau moins salée et plus chaude que le reste des profils, très similaires à celles du cluster 5 de la classification acoustique (Figure 5.11). On retrouve également la zone d'upwelling équatorial entre la limite est de la Warm Pool et 150°W, la partie équatoriale de W2 et le gyre oligotrophe du Pacifique Sud. Les différences avec la classification acoustique résident surtout dans la transition entre ces zones. La zone oligotrophe (cluster biogéochimique 1) remonte moins au Nord que dans la classification acoustique et s'arrête à 9°S de latitude. La classification biogéochimique situe la transition entre la Warm Pool et la zone d'upwelling équatorial vers 178°W, soit un peu plus à l'est que la classification acoustique. Le centre des grandes régions biogéochimiques et acoustiques est donc assez similaire, mais la zone de transition d'une région à l'autre varie néanmoins assez fortement (plusieurs degrés de décalage entre les deux classifications). Cette différence spatiale entre les zones de transition des classifications pourrait indiquer un décalage spatio-temporel entre les gradients biogéochimiques et la biologie. Toutefois, la cohérence de la classification biogéochimique confirme qu'il y a un lien fort entre les variables environnementales et les données acoustiques. Ce lien acoustique/environnement est exploré par la suite.

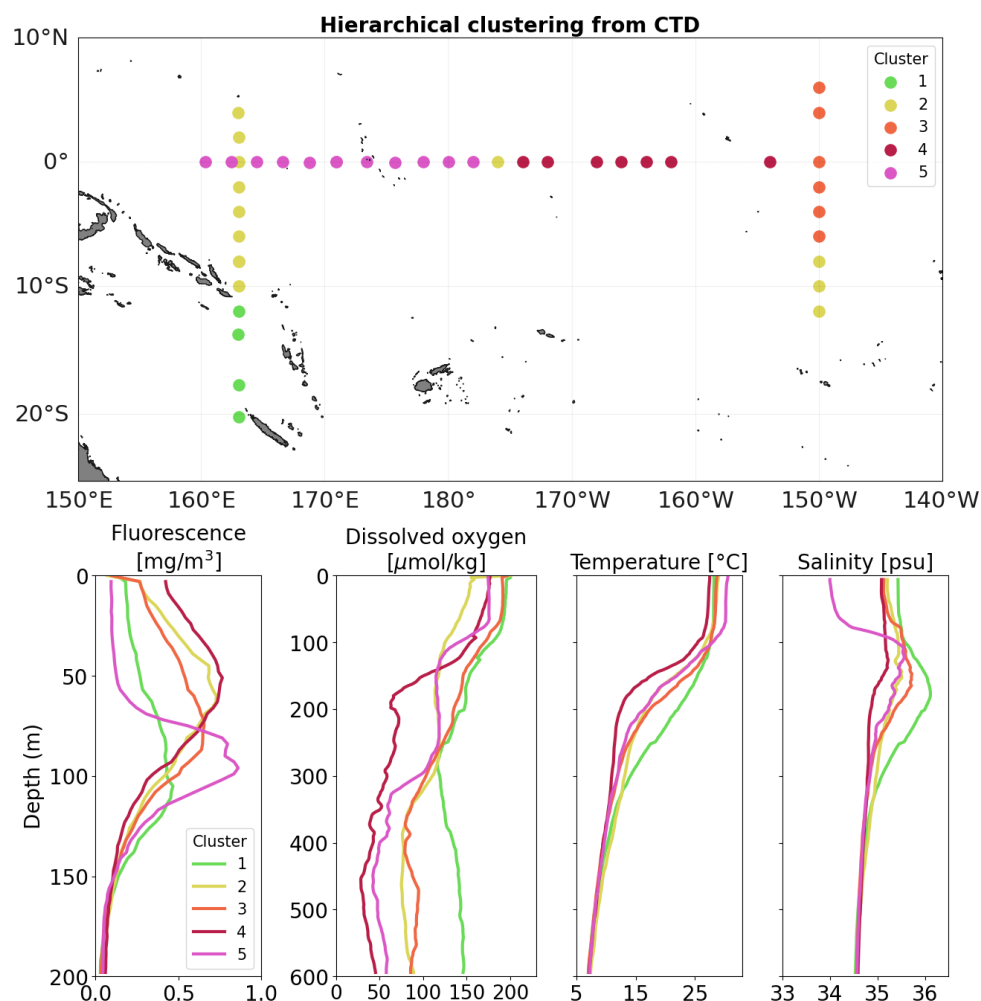


Figure 5.13. Résultats de la classification des profils environnementaux à partir des CTD (haut). Profils moyens de fluorescence, de concentration en oxygène dissous, de température et de salinité de chaque cluster environnemental. L'axe des ordonnées représente la profondeur entre la surface et 600m, à l'exception de la fluorescence qui s'arrête à 200m.

5.2.4 Description de la structure des couches diffusantes

Chaque cluster obtenu par la classification acoustique représente une région homogène en termes de structure verticale des couches. La classification a été réalisée sur des cellules moyennant des profils acoustiques sur une grille de 2°x2° de résolution. Par la suite, nous regardons plus en détail les caractéristiques de ces couches diffusantes dans chaque cluster sur les données de jour et de nuit en repartant des ESU (5 nmi de résolution spatiale). La [Figure 5.14](#) représente les ESU contenus dans les cellules de 2° et leur affectation au numéro de cluster correspondant.

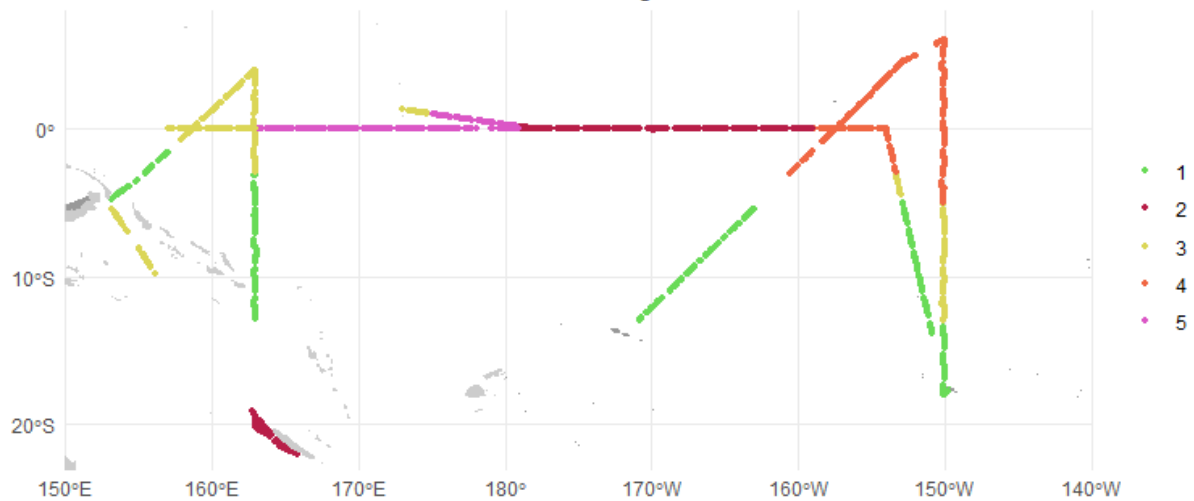


Figure 5.14. Affectation des ESU dans les clusters acoustiques définis sur les cellules de 2°.

Cette visualisation permet de revenir à la résolution initiale issue de l'écho-intégration des données acoustiques, tout en gardant l'information sur les écorégions acoustiques définies précédemment. La **Figure 5.15** représente les échogrammes des ESU contenus dans les clusters illustrés en **Figure 5.14**, en séparant les données jour et nuit de chaque cluster.

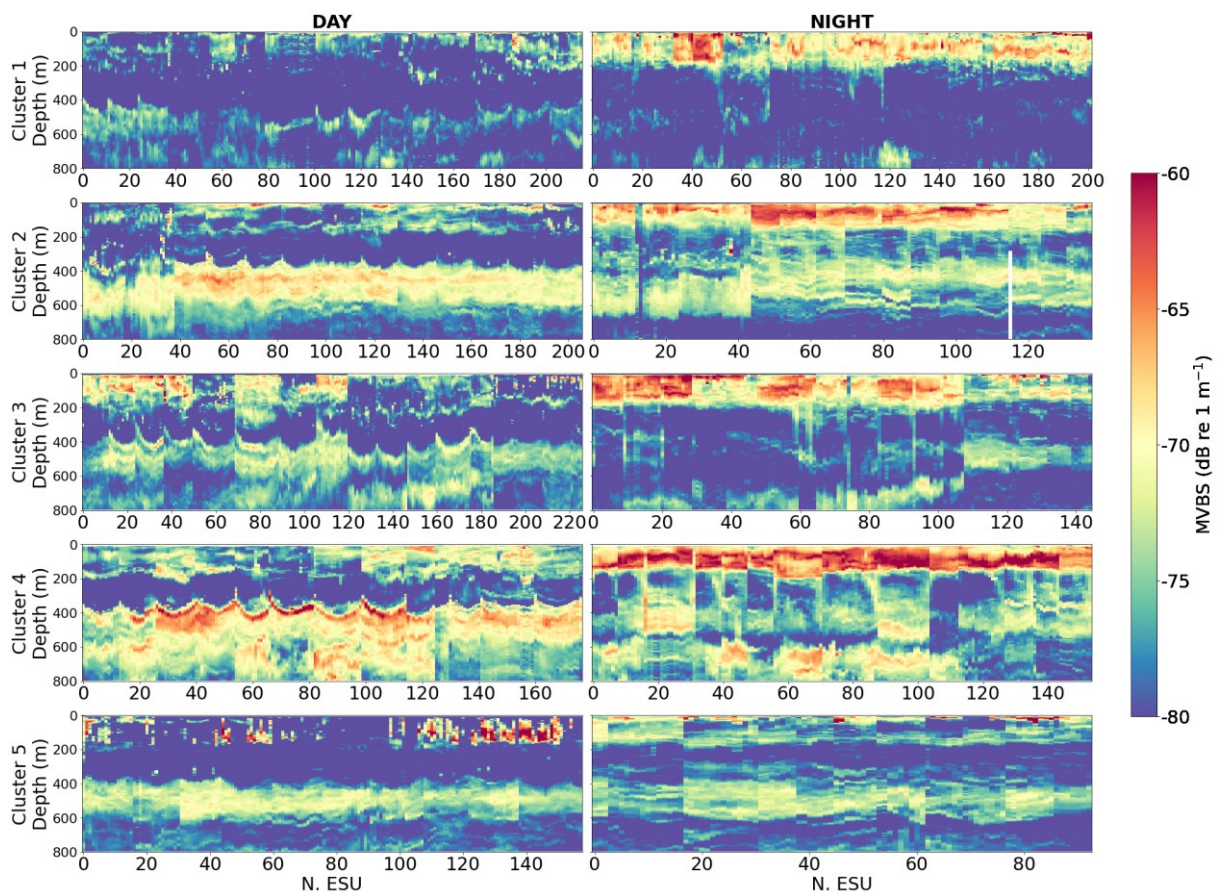


Figure 5.15. Valeur du MVBS ($\text{dB re } 1 \text{ m}^{-1}$) sur les ESU acoustiques contenus dans chaque cluster. En abscisse est indiqué le nombre d'ESU contenu dans chaque cluster, en séparant les profils de jours et de nuit, et en ordonnée est indiquée la profondeur.

Extraction des caractéristiques des couches diffusantes

Il peut y avoir deux approches pour décrire la structure verticale des données acoustiques de chaque cluster : garder les profils verticaux complets, ou bien extraire des paramètres morphométriques représentant les caractéristiques principales des structures verticales.

La première approche a l'avantage de garder toute l'information contenue dans les profils. La méthode par analyse fonctionnelle (Functional Data Analysis ou FDA) est de plus en plus utilisée pour analyser les données acoustiques en préservant leur dimension verticale continue. Cette méthode approche les profils acoustiques par une combinaison de coefficients de fonctions polynomiales (par exemple, des fonctions splines ou des polynômes ; Assunção et al., 2020). Ses avantages résident dans sa capacité à capturer la distribution de la variance le long du continuum physique dans lequel le signal est mesuré tout en réduisant les dimensions du signal continu (Ariza et al., 2022b). Dans plusieurs études, la FDA est appliquée aux profils acoustiques, moyennés à différentes échelles selon les études, afin de délimiter des aires homogènes de structuration des couches, comme dans Ariza et al., (2022b) autour d'un îlot au large du Brésil, Assunção et al., (2023) dans l'Atlantique tropical, Izard et al., (2024) dans la ZEE des Kergelen ou encore Ariza et al. (2022a) à l'échelle du globe.

Une deuxième option pour étudier les structures verticales consiste à extraire des caractéristiques clés décrivant les couches diffusantes (Sound Scattering Layer ou SSL), par exemple leur intensité, leur profondeur etc. A large échelle, la structure des SSL peut servir d'indicateur pour comprendre la distribution du micronecton permettant d'étudier sa distribution verticale, sa variabilité temporelle et son comportement lors de la migration nyctémérale au lever et coucher du soleil (Bertrand et al., 1999; Klevjer et al., 2020a). Ainsi pour caractériser les profondeurs des couches par exemple, on peut extraire leur profondeur moyenne, leurs limites supérieures et inférieures et les suivre temporellement lors des migrations. Les couches diffusantes sont d'abord délimitées sur les échogrammes en appliquant des filtres à ces derniers. Certaines méthodes d'extractions sont basées sur des seuils (rapport signal sur bruit, seuil de MVBS minimum correspondant à une SSL...), qui permettent de déterminer des limites aux couches (Netburn and Koslow, 2015; Proud et al., 2015). Cade and Benoit-Bird (2014) ont de leur côté développé un algorithme basé sur l'application de fonctions gaussiennes le long de l'axe vertical pour détecter les limites verticales des SSL. L'utilisation des caractéristiques des SSL permettent de manipuler des variables à une dimension et de tester facilement leur corrélation avec les variables environnementales.

Dans ce chapitre, c'est la deuxième option qui a été choisie. Les données utilisées pour extraire les caractéristiques des SSL sont les échogrammes de chaque cluster, visibles sur la **Figure 5.15**, composés de cellules d'écho-intégration dont la résolution est de 5 nmi sur 3 m verticalement. Les données jour et nuit sont traitées séparément. Les couches diffusantes étant considérées comme des structures horizontales, un filtre gaussien 1D est appliqué le long de cet axe, avec un écart type de 2 ESU, pour atténuer les variations brusques du signal le long de l'axe horizontal. Ce lissage est réalisé en Python avec le package ndimage contenu dans Scipy (Virtanen et al., 2020). Une fois les échogrammes lissés, la valeur de densité acoustique moyenne dans chaque cluster ($\overline{MVBS}_{cluster}$) est calculée en faisant la moyenne linéaire du MVBS de l'intégralité des cellules d'intégration contenues dans chaque cluster. Les échogrammes lissés sont ensuite filtrés pour ne garder que les cellules d'écho-intégration dont la valeur acoustique est supérieure ou égale à $\overline{MVBS}_{cluster}$. Ce seuil a été choisi empiriquement pour ne garder que la réponse acoustique correspondant aux couches diffusantes. Les SSL extraites dans chaque cluster sur les données acoustiques sont illustrées dans la **Figure 5.16**. Ce travail est réalisé séparément sur les données diurnes et nocturnes, ce qui ne pose pas de soucis dans le cas de cette étude car les périodes de migration du micronecton ont été retirées du jeu de données

initial. Dans le cas où le but serait d'extraire des couches diffusantes pour les suivre temporellement et étudier leur migration verticale (Cade and Benoit-Bird, 2015; Proud et al., 2018), cette méthode de filtrage ne serait pas appropriée.

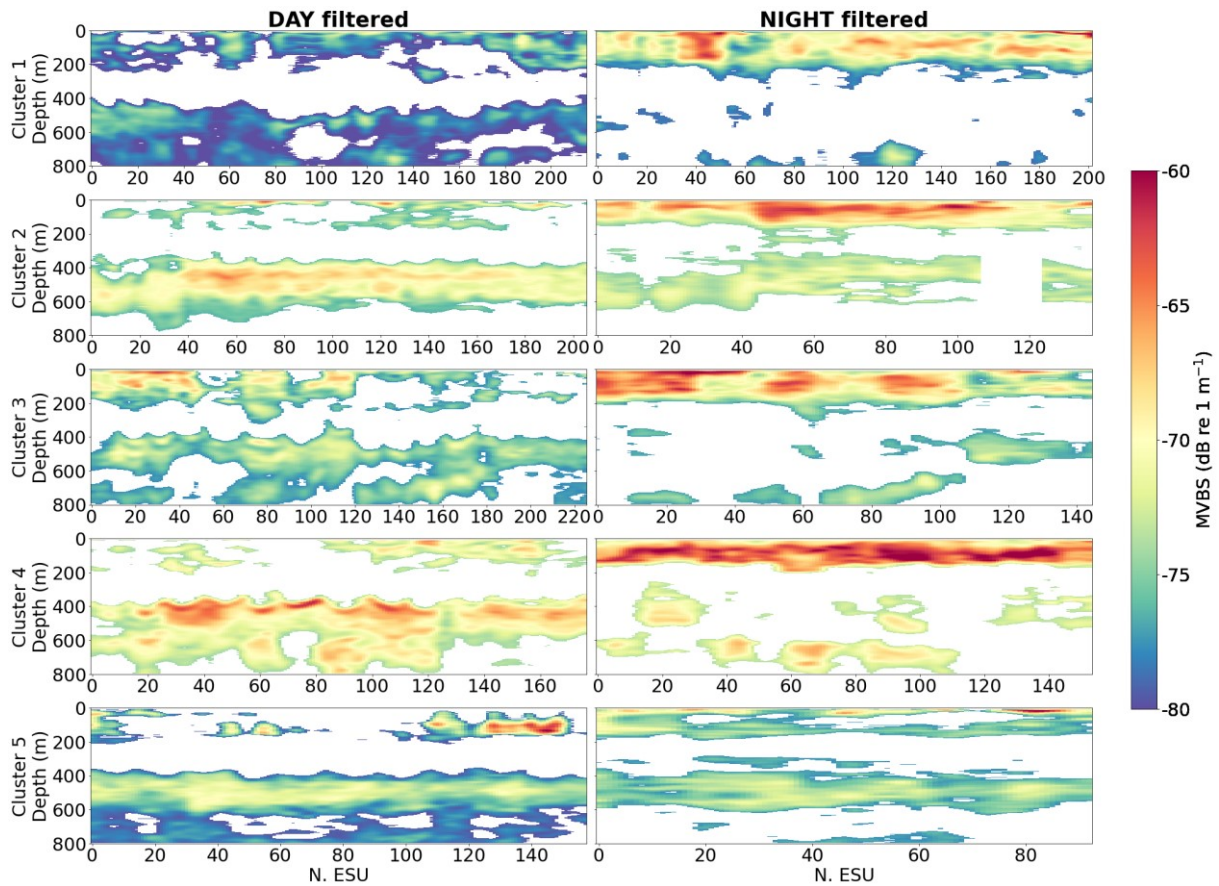


Figure 5.16. Valeur du MVBS ($dB \text{ re } 1 \text{ m}^{-1}$) contenu dans chaque cluster en fonction de la profondeur. Le MVBS est lissé le long de l'axe des ESU pour les données jour et nuit. Les zones blanches indiquent les parties des données acoustiques retirées suite au filtrage opéré pour ne garder que les couches diffusantes (SSL).

Les limites supérieures et inférieures, l'épaisseur et la profondeur moyenne des couches diffusantes sont extraites des échogrammes filtrés. Afin de comparer par la suite ces caractéristiques aux données environnementales des CTD, les SSL sont extraites dans chaque cellule de 2° utilisées dans la classification acoustique. Pour ce faire, une fonction de probabilité de présence de SSL, appelée $P(z)$ est calculée sur chaque cellule en fonction de la profondeur (z), en s'inspirant de la méthode proposée par Proud et al. (2018).

$P(z) = \sum N_{ESU \text{ SSL}}(z) / N_{ESU}$, où z indique la profondeur, $N_{ESU \text{ SSL}}$ le nombre d'ESU sur lesquels est extraite une SSL à la profondeur z et N_{ESU} le nombre d'ESU total dans chaque cellule de 2° . $P(z)=1$ signifie que la couche est présente en z sur tous les ESU. Les couches diffusantes sont définies par les intervalles de profondeur où $P(z) \geq 0.9$, indiquant qu'une couche diffusante a été détectée sur au moins 90% des ESU de la cellule. Les limites supérieures et inférieures des intervalles de profondeur de $P(z)$ à 90% définissent les limites verticales du haut et du bas des couches diffusantes. La détermination de ces couches est schématisée en (Figure 5.17).

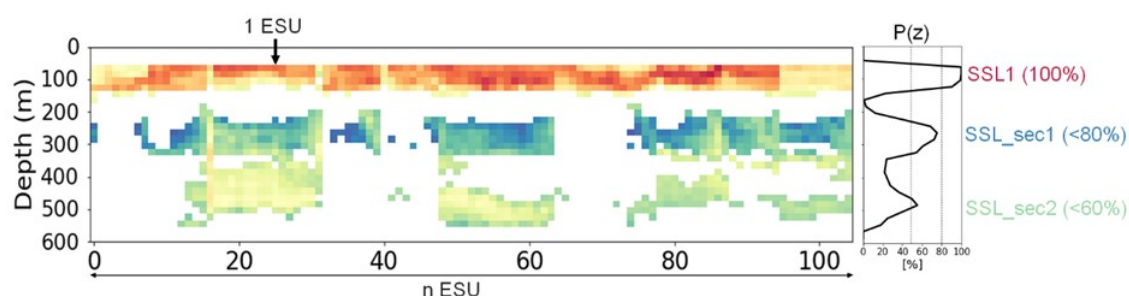


Figure 5.17. Exemple de calcul de la fonction de probabilité de présence $P(z)$ sur une partie d'un échogramme de nuit. (gauche) Echogramme de MVBS est lissé et filtré pour ne garder que les couches diffusantes. (droite) valeur de $P(z)$ calculée à partir de cet échogramme sur chaque couche de profondeur. Ici, la couche diffusante nocturne située entre 0 et 150m est détectée dans tous les ESU de l'échogramme. Des couches diffusantes secondaires sont détectées mais dans moins de 80% des ESU pour la SSL_sec1 et moins de 60% dans le cas de la SSL_sec2 , elles ne sont pas gardées avec le seuil à 90%.

Le **Tableau 5.2** précise quelles caractéristiques des SSL sont extraites de jour et de nuit dans chaque cellule de 2° . Dans les données acoustiques de nuit, la profondeur du haut de la couche diffusante de surface n'est pas conservée car elle est presque toujours égale à 8m, soit la profondeur minimum des profils acoustiques. De la même manière, le bas de la couche profonde (Deep Scattering Layer ou DSL) détectée dans les données de jour n'est pas non plus conservée car elle se situe souvent à une profondeur supérieure à 600m, qui est la profondeur maximale des profils CTD. En tenant compte de la migration des organismes, se situant préférentiellement dans la couche épipélagique de nuit et mésopélagique de jour, seules les caractéristiques associées à la couche de surface nocturne et à la couche diffusante profonde diurne sont conservées. Les couches diffusantes secondaires (**Figure 5.17**), dont la présence est moins systématique, ne sont pas étudiées.

Tableau 5.2. Description des caractéristiques des couches diffusantes (SSL) extraites sur chaque cellule de 2° à partir de $P(z)$.

Caractéristique	Variable	Unité
Profondeur du haut de la SSL diurne	Haut de SSL	m
Profondeur du bas de la SSL nocturne	Bas de SSL	m
Profondeur moyenne de la SSL	Centre SSL	m
Valeur moyenne du MVBS dans la couche	MVBS SSL	dB re 1 m^{-1}

Les mesures des caractéristiques décrivant la structuration verticale des SSL pour chaque cluster acoustique sont données sur la **Figure 5.18**. Le MVBS moyen des SSL épipélagiques de nuit est significativement supérieur à celui des SSL mésopélagiques de jour dans tous les clusters (test de Wilcoxon avec $p\text{-value} < 0.001$). La différence de ces quatre variables entre chaque cluster est testée avec un test de Wilcoxon apparié pour définir leur niveau de significativité. Ce test est réalisé sous R avec le package `rstatix` (version 0.7.2, [Kassambara, 2023](#)). Les résultats du test pour chaque variable par paires de cluster sont présentés dans le **Tableau 5.3**.

Les limites de SSL, désignées par la suite par **Haut de SSL** (pour les données diurnes) et **Bas de SSL** (nocturnes), varient d'un cluster à l'autre, avec un bas de couche diffusante nocturne peu profond (moins de 50m de profondeur) dans le cluster 5 situé dans la Warm Pool. À l'exception du cluster 5, le haut de la couche diffusante profonde diurne varie de la même manière que le bas de la couche diffusante de surface nocturne d'un cluster à l'autre. Plus le haut de la couche diffusante profonde est profond, plus le bas de la couche diffusante de surface plongera également. Chaque cluster est donc caractérisé par des SSL dont la profondeur et le MVBS moyen sont différents. Les clusters 2 et 4 ont toutefois des structures verticales assez similaires (limites supérieures et inférieures des SSL assez proches). La différence entre ces clusters se situe plutôt dans la valeur du MVBS dans les couches, qui est plus forte dans le cluster 4 que dans le cluster 2.

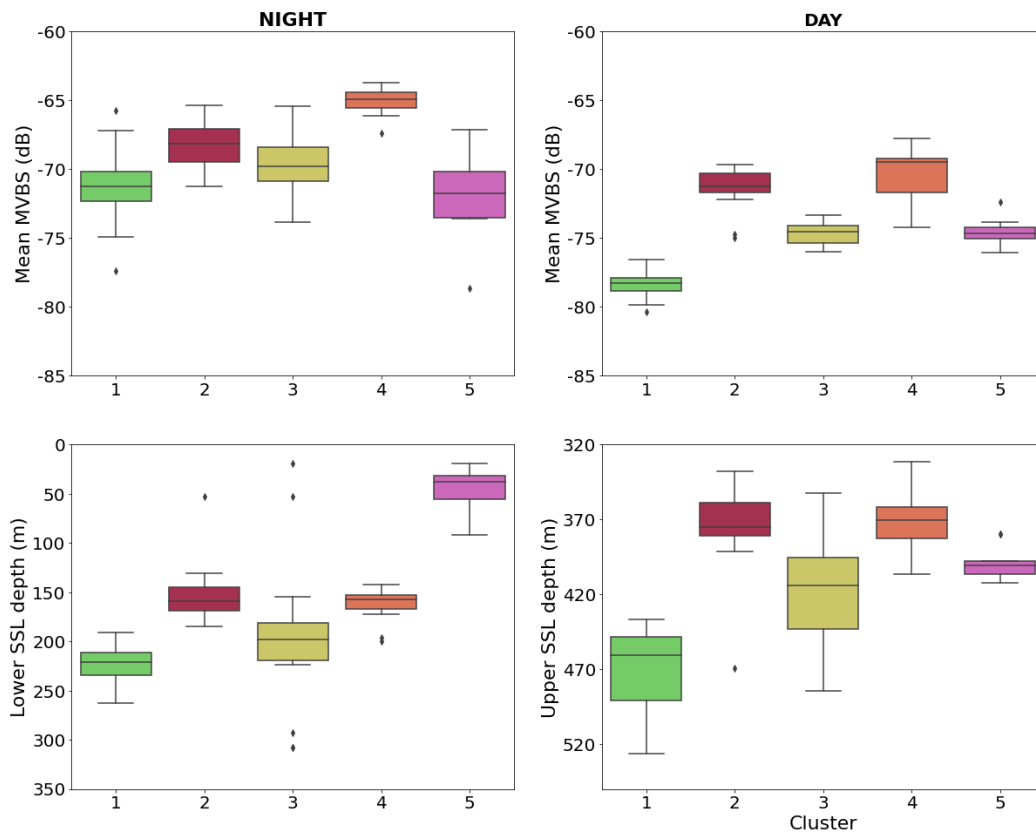


Figure 5.18. Distribution statistique des caractéristiques des SSL dans les clusters acoustiques de nuit (colonne gauche) et de jour (colonne de droite). Le MVBS moyen dans les couches (Mean MVBS en dB), la profondeur du bas de la SSL nocturne (Lower SSL depth en m) et du haut de la SSL diurne (Upper SSL depth en m) sont représentés. La boîte représente l'étendue interquartile (IQR) avec la médiane indiquée par un trait horizontal. Les moustaches indiquent la dispersion au-delà de l'IQR, et les valeurs des outliers sont représentées individuellement.

Tableau 5.3. Résultats des test de Wilcoxon réalisé entre chaque paire de clusters pour les quatre variables décrivant les SSL. Test réalisé avec rstatix version 0.7.2 (Kassambara, 2023). Les étoiles indiquent la valeur de la p-value du test : '***' : $p < 0.001$, '**' : $p > 0.001$ et < 0.01 , '*' : $p > 0.01$ et < 0.05 , ns : $p > 0.05$ (non significatif).

Paire de cluster	MVBS SSL Nuit	MVBS SSL Jour	Bas de SSL	Haut de SSL
1-2	**	***	***	***
1-3	ns	***	ns	**
1-4	***	***	***	***
1-5	ns	***	***	***
2-3	ns	***	*	*
2-4	***	ns	ns	ns
2-5	*	***	**	*
3-4	***	***	*	**
3-5	ns	ns	**	ns
4-5	***	***	***	*

5.3. Impact des variables environnementales sur la structure verticale des couches diffusantes

Plusieurs méthodes ont été employées dans ce chapitre pour définir et décrire les écosystèmes traversés lors des campagnes WARMALIS :

- i) Classification des profils acoustiques moyennés sur des cellules de 2° afin de définir des clusters acoustiques basés sur la biologie,
- ii) Comparaison des clusters acoustiques aux clusters obtenus à partir des profils d'environnement (température, salinité, oxygène et fluorescence),
- iii) Description de la structure verticale des données acoustiques à l'aide de la description des couches principales diffusantes.

Pour compléter cette étude, nous allons mettre en relation les caractéristiques des couches diffusantes et les variables environnementales.

De nombreuses études ont démontré des liens entre la structure verticale des profils acoustiques et les paramètres physico-chimiques. La position verticale des DSL a été liée aux niveaux de lumière (e.g. cycle jour/nuit ; [Boswell et al., 2020](#)) et aux maximas de nutriments, avec des couches diffusantes présentes aux profondeurs où la concentration en nutriments est la plus forte ([Peña and Vélez-Belchí, 2023](#)). [Netburn and Koslow \(2015\)](#) ont mis en évidence le lien entre l'oxygène dissous et la profondeur du haut de la couche diffusante diurne dans le courant sud californien, de la même manière que [Klevjer et al. \(2012\)](#) indiquent que certaines couches diffusantes se situent juste au-dessus et au-dessous de la zone de minimum d'oxygène dans la mer rouge. [Assunção et al. \(2023\)](#) décrivent l'impact de la concentration en oxygène dissous, de la stratification et du maximum de chlorophylle-a dans la couche épipélagique sur la distribution des couches diffusantes, et l'évitement des courants forts par les organismes dans l'Atlantique tropical Sud-ouest. L'impact de la concentration en oxygène dissous et de la chlorophylle sur les couches diffusantes profondes est aussi démontré dans [Song et al. \(2022\)](#) à l'échelle du Pacifique tropical Nord, avec des couches diffusantes situées dans les zones désoxygénées. Dans l'Atlantique Nord, [García-Seoane et al. \(2023\)](#) illustrent le fait qu'il y ait un impact de la température, de la salinité et de l'oxygène sur la distribution des cibles individuelles détectées par acoustique. Au contraire, [Cade and Benoit-Bird \(2015\)](#) démontrent que la concentration en oxygène n'a pas d'impact sur la distribution des organismes et que cette distribution n'est que faiblement liée à densité et la température dans le Golfe de Californie. L'oxygène dissous, la chlorophylle-a et dans une moindre mesure, la salinité, la température et les courants semblent donc influencer la distribution du micronecton. [Peña \(2024\)](#) incorpore une information supplémentaire sur le comportement migratoire des organismes dans les SSL et indique un lien entre des poussées intermittentes de chlorophylle et l'hétérogénéité spatiale (patchiness) des organismes migrants à l'ouest de la péninsule ibérique. Les couches profondes non migrantes sont au contraire davantage influencées par des processus plus profonds tels que les courants profonds ou les limites des masses d'eau. Tous ces impacts présentent une variabilité très dynamique, notamment à la surface ([Peña, 2024](#)), ne se révèlent pas significatifs dans chaque étude et n'influencent pas la distribution verticale des couches diffusantes de la même manière d'une région à une autre.

Afin de tester l'impact des variables environnementales sur les caractéristiques des couches diffusantes dans la zone d'étude des campagnes WARMALIS, un premier travail exploratoire a été réalisé entre les limites verticales des SSL et les caractéristiques environnementales à partir des profils CTD. En premier, des régressions linéaires sont calculées à l'aide de R ([R Core Team, 2023](#)) entre la profondeur de la limite supérieure de la SSL de jour, la limite inférieure de la SSL de nuit et des caractéristiques environnementales extraites des profils CTD dans les cellules de 2° de résolution. Plusieurs variables environnementales ont été testées en se basant sur les résultats des études citées précédemment et les coupes visibles sur les [Figure 5.2](#) et [Figure 5.4](#) : isothermes 20 et 10°C, oxyclines 180 et 60 $\mu\text{mol}/\text{kg}^{-1}$, la concentration moyenne en oxygène dissous dans la couche épipélagique ($\mu\text{mol}/\text{kg}^{-1}$), la valeur absolue du courant zonal (u) moyennée dans les couches épipélagiques et mésopélagiques ($\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$), la profondeur du pic de fluorescence (m), la valeur du pic de fluorescence

($\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$), la valeur de la fluorescence sur les 5 premiers mètres ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$) et la valeur moyenne de la fluorescence sur les 200 premiers mètres ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$). La valeur absolue du courant zonal est utilisée au lieu des données brutes pour éviter que les couches constituées d'une superposition de courants empilée ayant des directions inverses approche zéro en moyenne dans les couches épi- et mésopélagiques. Seules les variables environnementales ayant un impact sur les caractéristiques des SSL sont présentées par la suite. Dans un deuxième temps, des modèles GAM (Generalized Additive Model) ont été employés pour tester les relations non-linéaires entre les caractéristiques des SSL et les variables d'environnement.

5.3.1 Régressions linéaires

La **Figure 5.19** présente les régressions linéaires significatives associées à une $p\text{-value} < 0.05$ pour la profondeur maximale de la SSL de surface nocturne. La profondeur du bas de la SSL de nuit est une fonction croissante de la profondeur de l'isotherme 20°C et de l'oxycline $180\ \mu\text{mol}/\text{kg}^{-1}$. Les **Figure 5.21** et **Figure 5.22** indiquent la profondeur des SSL sur les profils CTD de température et d'oxygène dissous interpolés, pour visualiser le lien entre les isothermes, les oxycelines et la profondeur des couches. La régression positive avec l'isotherme 20°C indique que le bas de la SSL de surface nocturne est lié, en partie (valeur du $R^2 = 0.22$), à la structuration de la température. Toutefois, les cellules appartenant au cluster 5 (Warm Pool) ne sont pas bien représentées par cette relation linéaire comme indiqué par la position ramassée des points de cluster 5 dans cette régression. Dans la Warm Pool, le bas de SSL de nuit est très peu profond (**Figure 5.21**, pour W3). Le bas de la SSL de nuit est également en anti-corrélation avec la moyenne du courant zonal dans la couche mésopélagique indiquant que plus le courant est fort dans la zone mésopélagique, plus la profondeur de la couche de surface est faible.

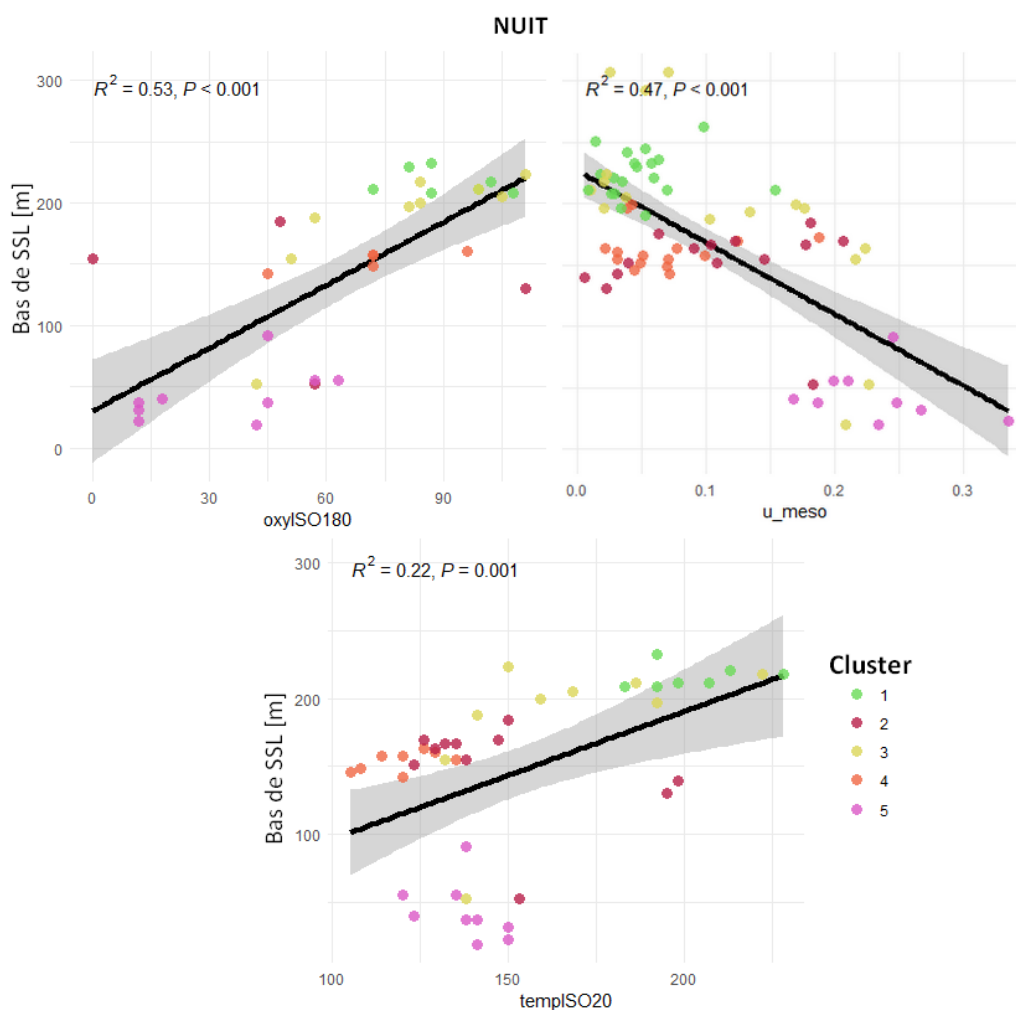


Figure 5.19. Régression linéaire entre la profondeur de la limite inférieure de la couche diffusante nocturne (Bas de SSL en m) et la profondeur de l'oxycline 180 (oxyISO180 en $\mu\text{mol}/\text{kg}^{-1}$), la valeur moyenne absolue du courant zonal dans la couche mésopélagique (u_{meso} en $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$) et la profondeur de la thermocline 20°C (tempISO20). Les couleurs indiquent à quel cluster acoustique appartiennent les individus. La régression linéaire entre les variables est indiquée par une droite noire, et la zone grisée représente l'erreur standard. Le R^2 des régressions et la p-value associée sont indiqués pour chaque modèle.

La **Figure 5.20** présente les régressions significatives associées à une p-value < 0.05 pour la profondeur minimale de la DSL de jour. Le haut de la SSL diurne varie dans le même sens que la profondeur de l'isotherme 20°C. Un décalage vertical important (150m) est observé entre le haut de la SSL et l'isotherme 20°C. Cette relation est donc probablement un marqueur de l'impact de la stratification thermique sur la structuration verticale de la SSL diurne, mais l'isotherme 20°C ne peut être considéré comme la limite physique contraignant la hauteur de la couche. Enfin, la valeur moyenne de la concentration en oxygène dans la couche épipélagique impacte également la profondeur du haut de la SSL. Plus la couche épipélagique est concentrée en oxygène, plus le haut de la SSL est profond et donc, potentiellement, lorsque la couche épipélagique présente une faible concentration en oxygène, les organismes se situeraient plus haut dans la colonne d'eau.

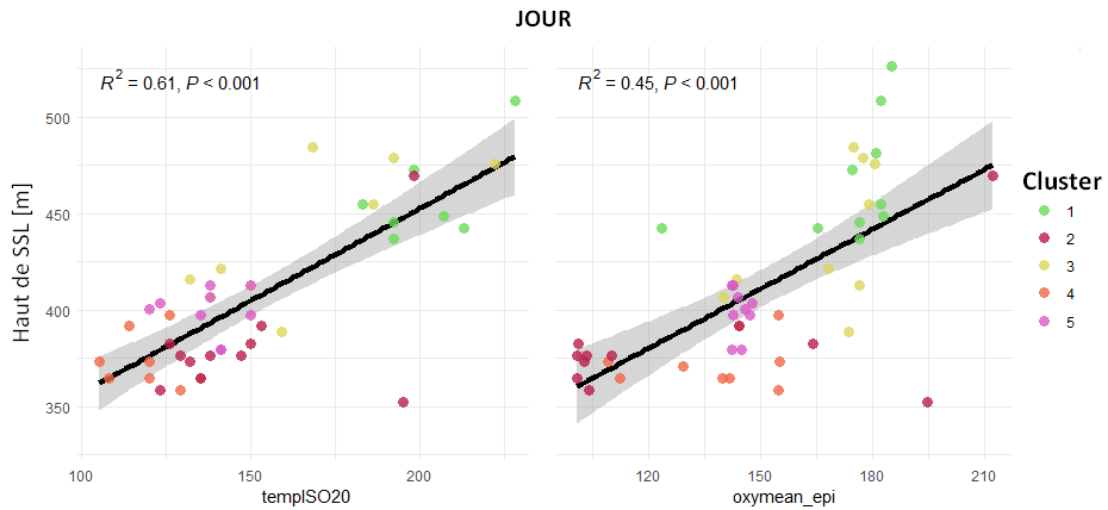


Figure 5.20. Régression linéaire entre la profondeur de la limite supérieure de la couche diffusante diurne (Haut de SSL en m) et la profondeur de la thermocline 20°C (tempISO20) et la valeur moyenne de la concentration de l’oxygène dissous dans la couche épipélagique (oxymean_epi en en $\mu\text{mol}/\text{kg}^{-1}$). Les couleurs indiquent à quel cluster acoustique appartient les individus. La régression linéaire entre les variables est indiquée par une droite noire, et la zone grisée représente l’erreur standard. Le R^2 des régressions et la p-value associée sont indiqués pour chaque modèle.

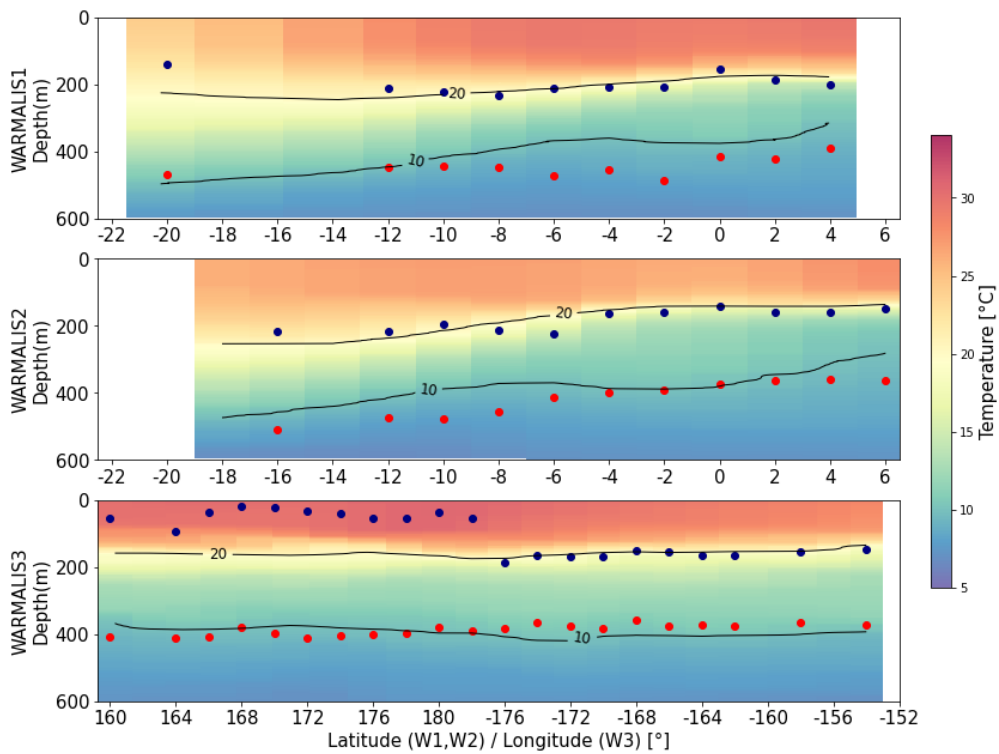


Figure 5.21. Bas de la couche diffusante nocturne (Bas de SSL) en bleu et haut de la couche diffusante diurne (Haut de SSL) en rouge indiqué sur les profils de température (en °C) obtenus par CTD à chaque station de mesure interpolés sur les transects de W1, W2 et W3. Les isothermes 10 et 20°C sont indiqués en noir.

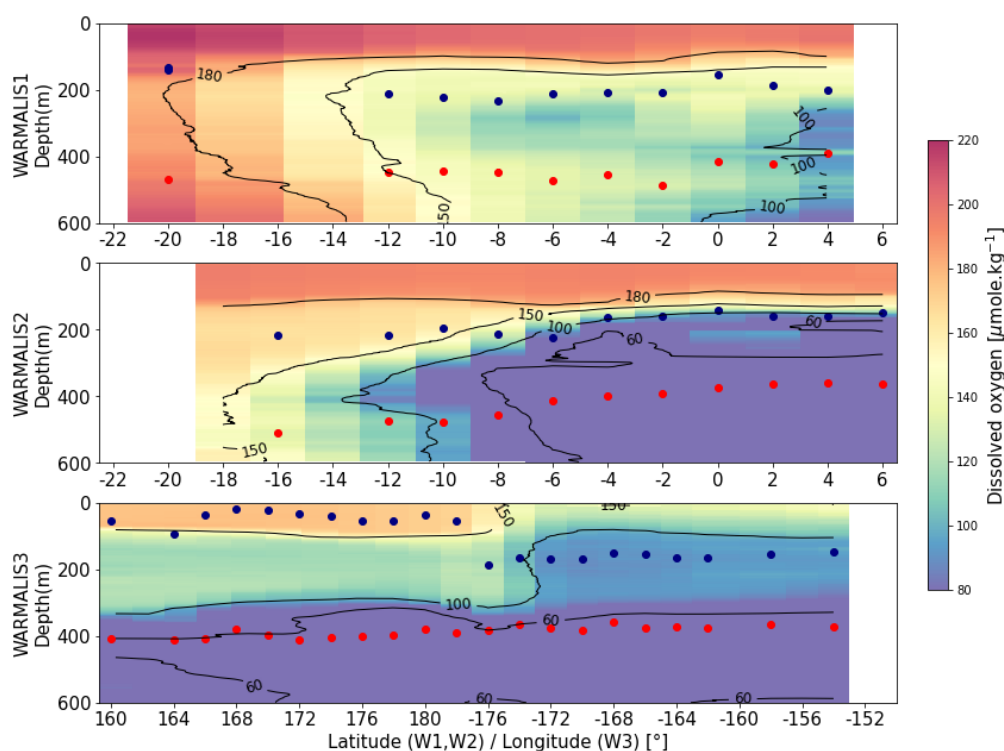


Figure 5.22. Bas de la couche diffusante nocturne (Bas de SSL) en bleu et haut de la couche diffusante diurne (Haut de SSL) en rouge indiqué sur les profils de concentration en oxygène dissout (en $\mu\text{mol.kg}^{-1}$) obtenus par CTD à chaque station de mesure interpolés sur les transects de W1, W2 et W3. Les oxyclines 60, 100, 150 et 180 $\mu\text{mol.kg}^{-1}$ sont indiquées en noir.

5.3.2 General Additive Model (GAM)

Suite aux régressions linéaires, un modèle d'analyse additive généralisée (GAM) a été appliqué pour modéliser la profondeur des SSL (Haut de SSL et Bas de SSL) en tant que variables réponses des variables environnementales présentées en début de chapitre (variables prédictives) et explorer les effets additifs, en utilisant la bibliothèque R *mgcv* (Wood, 2017). Une approche de vraisemblance maximale restreinte (lissage REML) et des splines de régression pénalisés ($k = 4$) ont été utilisés pour tous les termes lissés. Les hypothèses d'homogénéité des variances et de normalité ont été évaluées à l'aide de graphiques des résidus en [Annexe Figure B.1](#) et [Figure B.2](#). L'absence de colinéarité entre les facteurs est vérifiée en utilisant les facteurs d'inflation de la variance (VIF) entre chaque paire de covariables avec la bibliothèque "car" en R (Fox and Weisberg, 2019). Les covariables ont été considérées comme non colinéaires lorsque les VIF étaient inférieurs à 5. Les GAM ont été réalisés en soustrayant les variables en suivant la méthode dite « backward stepwise ». En partant du modèle contenant toutes les variables, le terme avec la plus grande p-value est retirée si elle est supérieure à 0,05. Le modèle est recalculé et l'étape est répétée jusqu'à ne garder que les prédicteurs significatifs. Les modèles finaux retenus sont présentés en [Figure 5.23](#) pour le Bas de SSL nocturne et en [Figure 5.24](#) pour le Haut de SSL diurne.

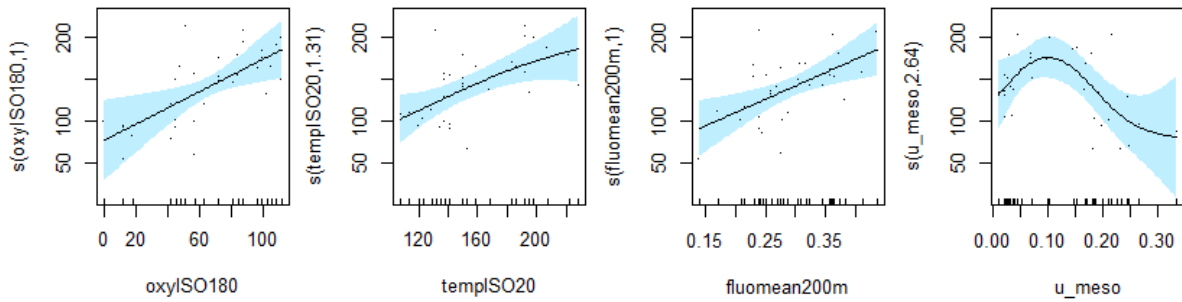


Figure 5.23. Effets partiels des différentes variables explicatives sur la profondeur maximale de la SSL nocturne (Bas de SSL). Les variables prédictives sont la profondeur de l'oxycline 180 $\mu\text{mol}/\text{kg}^{-1}$ (oxyISO180), la valeur moyenne de la fluorescence sur les 200 premiers mètres (fluomean200m en mgChl.m^{-3}), la valeur moyenne du courant zonal dans la couche mésopélagique (u_{meso} en m.s^{-1}) et la profondeur de l'isotherme 20°C (tempISO20). Les courbes noires sont des estimations lissées des covariables selon le modèle. Les aires bleues représentent l'erreur standard à 95% et les traits verticaux en bas des graphiques montrent la distribution des points de données entrant dans le modèle.

Dans le cas de la profondeur Bas de SSL de nuit, le GAM explique 82% de la variance. Les relations des variables de profondeur de l'oxycline 180 $\mu\text{mol}/\text{kg}^{-1}$ ($p\text{-value}<0.05$), de valeur de la fluorescence moyenne dans la couche épipélagique (0-200m ; $p\text{-value}<0.01$) et de profondeur de l'isotherme 20°C ($p\text{-value}<0.05$) vont dans le même sens que les régressions linéaires. La valeur du courant zonal moyenné dans la couche mésopélagique ($p\text{-value}<0.05$) est également significative dans le GAM, mais non linéaire.

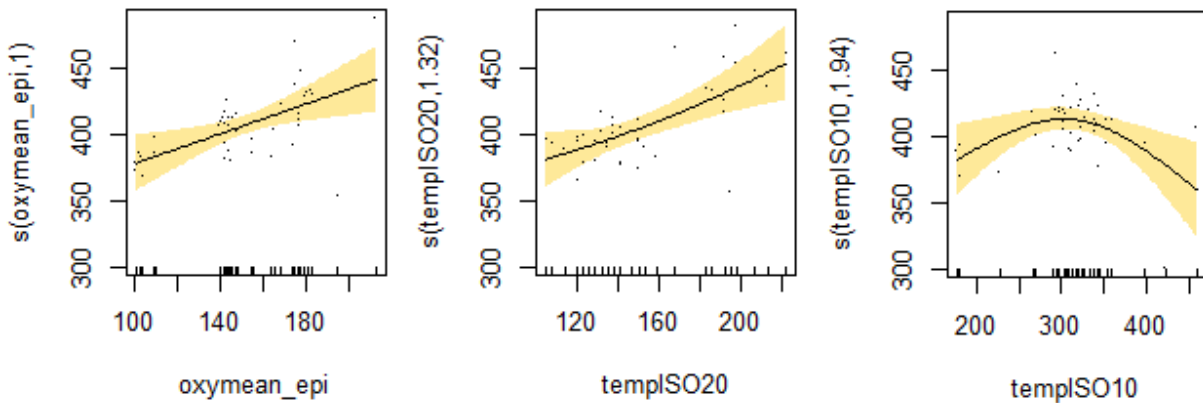


Figure 5.24. Effets partiels des différentes variables explicatives sur la profondeur minimale de la SSL diurne (Haut de SSL). Les variables prédictives sont la moyenne de la concentration en oxygène dissous dans la couche épipélagique (oxymean_epi en $\mu\text{mol}/\text{kg}^{-1}$), la profondeur de l'isotherme 20°C (tempISO20) et la profondeur de l'isotherme 10°C : tempISO10). Les courbes noires sont des estimations lissées des covariables selon le modèle. Les aires jaunes représentent l'erreur standard à 95% et les traits verticaux en bas des graphiques montrent la distribution des points de données entrant dans le modèle.

Pour la profondeur Haut de SSL de jour, le GAM explique 69% de la déviance. Les variables profondeur de la thermocline 20°C et concentration en oxygène dissous dans la couche épipélagique sont significatives dans le GAM ($p\text{-value}<0.01$ pour les deux) comme dans les régressions linéaires. Le GAM apporte une nouvelle variable avec un effet significatif non linéaire sur la profondeur de Haut de SSL, qui est la profondeur de l'isotherme 10°C ($p\text{-value}<0.05$; voir [Figure 5.21](#)).

Les variables environnementales ayant une relation avec la structuration verticale des couches de jour et de nuit sont la température, la concentration en oxygène dissous, la fluorescence et la moyenne des courants zonaux dans la couche mésopélagique.

La **température** a un effet significatif (régression linéaire et GAM) sur le haut de SSL à travers les isothermes 20°C et 10°C et sur Bas de SSL de nuit dans le cas de l'isotherme 20°C, ce qui indique un lien entre la structure de la température et la distribution verticale des couches diffusantes. La

profondeur du bas de la SSL nocturne et du haut de la SSL diurne augmente avec l'augmentation de la profondeur de la thermocline 20°C. Dans le cas de l'isotherme 10°C et Haut de SSL, cet effet est non linéaire.

L'**oxygène** a un impact sur le Haut et le Bas de SSL. La profondeur du bas de la SSL nocturne augmente dans le même sens que la profondeur de l'oxycline 180 $\mu\text{mol.kg}^{-1}$ et le haut de la SSL diurne plonge en profondeur avec l'augmentation de la concentration en oxygène dans la couche épipélagique. L'oxygène peut affecter directement le comportement des organismes en modifiant la manière dont ils se situent dans la colonne d'eau, en fonction notamment des zones de minimum d'oxygène (Salvanes and Kristoffersen, 2001; Ciales-Hernández et al., 2008; Bertrand et al., 2010; Netburn and Koslow, 2015). L'oxygène peut aussi influencer le comportement du micronecton en affectant les zones de présence de leur prédateurs principaux. Certains thons, en particulier la bonite et le thon jaune, sont sensibles à la concentration en oxygène ($<160 \mu\text{mol.kg}^{-1}$) en raison de la forte consommation d'oxygène liée à leur nage rapide (Prince and Goodyear, 2006; Lehodey et al., 2011). Ainsi, une augmentation de la concentration en oxygène dissous augmentera la profondeur de plongée des prédateurs, incitant le micronecton à migrer vers des eaux plus profondes (Song et al., 2022).

Dans le cas du GAM appliqué au Bas de SSL, la **fluorescence** apparaît comme un facteur ayant un impact sur la profondeur de la SSL nocturne. Plus la valeur de la fluorescence augmente dans la couche épipélagique, plus le bas de la SSL nocturne est profond. Cette variable, est apparue comme impactant la distribution des SSL épipélagiques dans plusieurs études dont celle de Song et al. (2022) dans le Pacifique tropical Nord et Peña, (2024) dans l'Atlantique, en étant un marqueur de la concentration du phytoplancton dans la couche épipélagique.

Enfin, le **courant zonal** moyen dans la couche mésopélagique a un effet sur Bas de SSL. Cet effet pourrait s'expliquer par l'impact du courant sous la SSL de surface qui contraindrait sa profondeur. Dans le cas de l'équateur et de la zone d'upwelling, la courantologie est très spécifique (Figure 1.5), il est donc envisageable que l'hydrodynamisme joue un rôle dans la distribution des couches diffusantes.

Les profondeurs de Haut et Bas de SSL ne sont pas intégralement expliquées par ces variables. Le GAM n'explique de 69% de la variance du Haut de SSL (jour) et 82% du Bas de SSL (nuit). D'autres phénomènes impactent sûrement la distribution verticale des couches diffusantes. La variabilité des processus physico-chimiques est très dynamique, en particulier à la surface. Ce dynamisme joue probablement un rôle dans la difficulté d'explication de la structure des couches diffusantes et souligne la nécessité d'incorporer des échelles temporelles et spatiales locales dans l'analyse, notamment dans le cas d'une zone avec un upwelling, créant des structures hydrodynamiques et biogéochimiques particulières (Peña, 2024). Si le lien de causalité exact entre les variables environnementales et la profondeur des couches reste difficile à établir en l'état, ces résultats établissent toutefois un premier lien entre les caractéristiques biogéochimiques dans les clusters et la structuration des couches diffusantes dans le Pacifique tropical ouest et central.

5.4. Densité des cibles acoustiques dans les écorégions

Les clusters identifiés sur les campagnes W1, W2 et W3 correspondent à des écosystèmes différents définis par un ensemble de caractéristiques à la fois biologiques (observées par acoustique) et physico-chimiques, pour partie reliées entre elles. Les profils WBAT à 38 et 120kHz acquis à chaque station de W1 et W2 fournissent une estimation de la densité des organismes entre 200 et 600m dans la colonne d'eau, à partir de l'algorithme d'écho-comptage défini dans le chapitre précédent. Les profils WBAT ont été acquis en station durant la nuit, ils renseignent donc sur la densité des couches

diffusantes de nuit. Toutefois, la densité de la couche diffusante de surface est trop élevée pour pouvoir extraire des cibles individuelles et appliquer l’algorithme d’écho-comptage. La densité des organismes est donc calculée dans la couche mésopélagique uniquement. Cette densité vient compléter les informations acoustiques et environnementales des clusters définis dans le Pacifique tropical Sud. La **Figure 5.25** indique la position géographique des profils WBAT au sein des clusters acoustiques. Seuls les profils des campagnes W1 et W2 sont disponibles à cause d’un problème matériel empêchant l’acquisition de données lors de W3. Les profils de densité moyenne des organismes (en individus/1000m³) dans chaque cluster sont calculés à 38 et 120kHz (**Figure 5.26**).

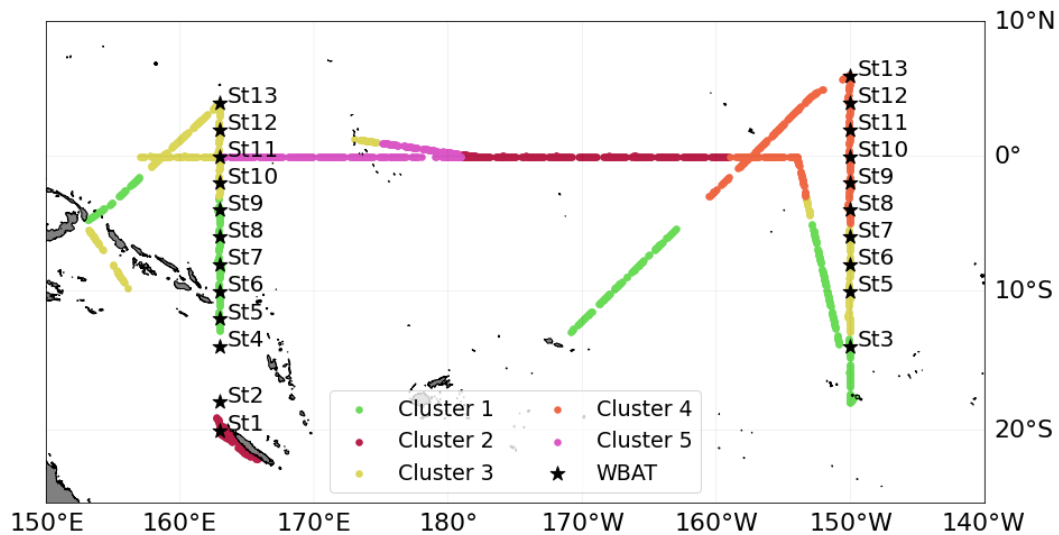


Figure 5.25. Profils WBAT obtenus lors des campagnes W1 et W2 replacés sur la carte des clusters définis par classification hiérarchique.

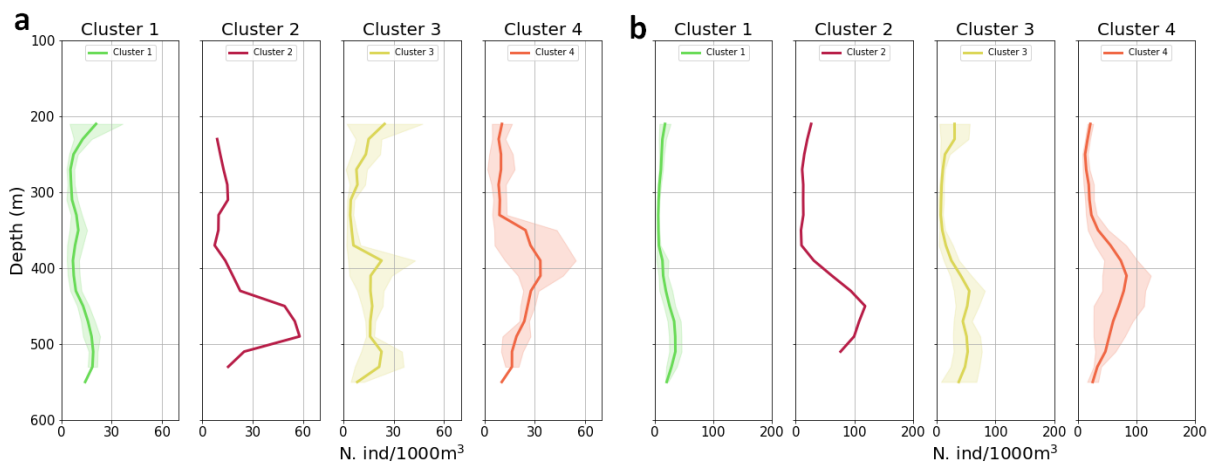


Figure 5.26. Densité moyenne en individus par 1000m³ (N. ind/1000m³) en fonction de la profondeur (m) dans chaque cluster acoustique a) à 38kHz et b) 120 kHz. Les zones ombrées indiquent deux fois l’erreur standard. Aucun profil WBAT n’étant inclus dans le cluster 5, celui-ci n’est pas représenté. Le cluster 2 est composé d’un seul profil, aucune erreur standard n’est calculée. L’échelle de densité est différente entre a) et b).

La densité des organismes est trois fois plus forte avec le sondeur à 120kHz qu’à 38 kHz. Cette différence s’explique d’une part par la différence de résolution verticale entre les deux fréquences. D’autre part, les organismes détectés par les deux fréquences ne sont pas identiques, le 38 kHz étant un proxy des plus gros organismes du micronecton et des poissons à vessie natatoire gazeuse (Agersted et al., 2021b) alors que le 120 kHz permet plutôt de détecter les organismes dont la taille est située dans la limite basse du spectre de taille du micronecton (Dunn et al., 2023).

Malgré cette différence, la densité la plus faible se situe aux deux fréquences dans le cluster 1, représentant la zone oligotrophe. Le maximum de densité d'organismes est enregistré dans le cluster 4, sur la zone équatoriale Est. La variabilité autour de la moyenne de la densité à l'intérieur du cluster 4 est assez importante, les profils de densité dans ce cluster sont assez variables d'une station à l'autre pour les deux fréquences.

Dans les clusters 1 et 3, le maximum de densité moyenne se situe autour de 20 ind./1000m³ à 38kHz et 40 ind./1000m³ dans la zone correspondant à la DSL (entre 300 et 600m). Dans le cluster 4, le maximum de densité moyenne est de 33 ind./1000m³ à 38kHz et 95 ind./1000m³ à 120kHz entre 300 et 600m. Le profil contenu dans le cluster 2 est quant à lui uniquement représentatif de la zone proche de la Nouvelle-Calédonie et présente une couche mésopélagique très dense (57 ind./1000m³ à 38kHz et 110 ind./1000m³ à 120kHz), ce qui apparaît assez inattendu sur des profils nocturnes, où on attend plutôt une faible densité dans la couche mésopélagique.

Les résultats de densité d'organismes calculés par écho-comptage sur les profils WBAT confirment le découpage effectué sur les données acoustiques à 38 kHz en début de chapitre. Chaque cluster est caractérisé par une densité qui semble coïncider avec les caractéristiques des régions étudiées. La densité est ainsi plus forte dans les zones d'upwelling que dans les régions à faible concentration en phytoplancton (oligotrophes).

5.4.1 Distribution de la valeur des TS sur la fréquence nominale

En addition des profils de densité, la valeur de TS à la fréquence nominale pour les sondeurs à 38 et 120kHz (TS(38) et TS(120)) donnent une indication sur la différence de communautés entre les organismes des différents clusters et verticalement dans la colonne d'eau. La distribution des TS(38) et TS(120) dans les couches diffusantes de surface (entre 150 et 210m) et profonde (entre 350 et 550m) sont présentées dans la [Figure 5.27](#). La couche de surface commence à 150m, car aucune TS n'est détectée plus en surface, à cause des limitations de l'algorithme d'écho-comptage. Dans le cas des deux fréquences, on observe une différence de distribution entre la couche de surface et la couche profonde. A 38kHz, la distribution de TS(38) est centrée sur une valeur plus forte dans la couche de surface qu'en profondeur. A 120kHz, l'effet inverse est observé. Les deux fréquences ne détectant pas nécessairement les mêmes espèces, il n'est pas étonnant de voir une différence de comportement. Le 38kHz, plus proche de la fréquence de résonance d'une partie des poissons mésopélagiques avec inclusion gazeuse apporte donc une information complémentaire au 120kHz qui détecte préférentiellement les organismes fluid-like. Une variabilité de distribution verticale est observée dans ces deux communautés de réflecteurs. On observe aussi une variabilité de distribution spatiale d'un cluster à l'autre : les distributions ne sont pas centrées sur la même valeur en fonction des régions. Le cluster 2 notamment (zone oligotrophe) présente une différence entre les TS(38) en surface et en profondeur beaucoup plus restreinte que dans les autres clusters. Le cluster 4 (zone d'upwelling équatorial) au contraire présente une différence plus marquée entre les couches de profondeur. Dans le cas des TS(120), la différence entre les clusters n'est pas marquée. Bien que ces résultats ne puissent pas permettre d'identifier la composition des couches diffusantes et la différence d'espèces entre les clusters, la variabilité de TS(38) et TS(120) renseignent sur une différence de communauté verticale et spatiale. La différence observée entre les fréquences confirme que l'utilisation de plusieurs fréquences complémentaires est un atout pour comprendre l'assemblage complexe des écosystèmes. Utiliser la valeur de la TS sur la bande de fréquence entière (TS(f)) permettra par la suite de mieux faire le lien entre l'acoustique et les chaluts et de caractériser les différentes communautés d'organismes présents dans ces couches (espèces présentes et leur taille).

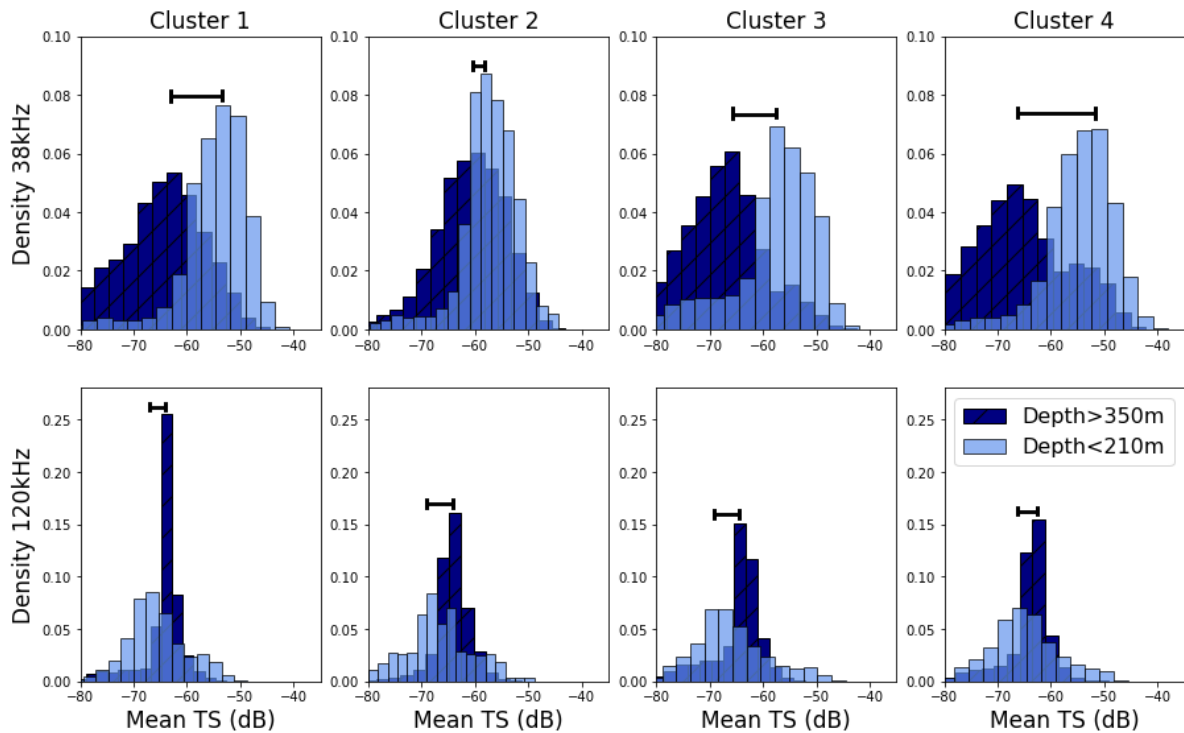


Figure 5.27. Diagramme de densité de la distribution des valeurs de TS extraites à la fréquence nominale dans chaque cluster. La distribution dans les couches de profondeurs 0-210m (bleu clair) et 350-600m (bleu foncé hachuré) sont comparées; (haut) Distribution de TS(38) et (bas) distribution de TS(120) en fonction de la valeur des TS (en $dB \text{ re } 1 \text{ m}^{-2}$). L'intervalle noir indique l'écart en dB entre les maximums de densité dans les deux couches de profondeur.

5.5. Ecorégions dans le Pacifique tropical : conclusion

Les données acoustiques à 38 kHz acquises lors des campagnes WARMALIS offrent une description continue et à haute résolution des écosystèmes du Pacifique tropical. Utiliser ces profils pour définir différentes écorégions homogènes en termes de structure verticale permet d'étudier les régions traversées en se basant sur un proxy de la biomasse du micronecton. Les résultats présentés décrivent des zones avec des distributions acoustiques, biogéochimiques et des densités d'organismes distinctes.

En résumé, plusieurs grandes zones peuvent être distinguées :

- la **Warm Pool** (cluster 5), présentant une densité acoustique (MVBS) relativement faible, une couche diffusante nocturne de surface très fine et peu profonde et la présence ponctuelle d'agrégations très fortes dans les 100 premiers mètres de jour. La Warm Pool est caractérisée physiquement par une stratification de surface très forte avec une lentille d'eau chaude, peu salée dont la fluorescence est très faible, située entre la surface et 100m de profondeur. Cette zone est oligotrophe en terme de phytoplancton, mais pas aussi nettement en terme de micronecton, par comparaison avec l'upwelling équatorial.
- La zone **d'upwelling équatorial**, composée des clusters 2 et 4 qui sont les classes les plus semblables au sein de la classification. Dans cette zone l'intensité acoustique moyenne des couches diffusantes est plus forte que dans les autres clusters. Le pic de fluorescence est situé peu profond vers 50m de profondeur, indiquant une remontée des nutriments par des mécanismes verticaux lié à l'upwelling équatorial. La densité des organismes calculée à partir des profils WBAT est également forte dans la couche mésopélagique nocturne de cette région,

en comparaison avec les autres clusters. Il est important de noter que ce cluster comprend aussi quatre stations situées dans la mer de Corail, au large de la Nouvelle-Calédonie. Cette zone se situe à la limite des régions subtropicale et tempérée. Cette zone peut être considérée comme mésotrophe en terme de phytoplancton et micronecton.

- Plus au Sud on trouve la zone la **moins riche en phytoplancton** (dont la fluorescence est le proxy) représentée par le cluster 1, dans laquelle les valeurs moyennes d'intensité acoustiques dans les SSL et de densité des organismes dans la couche mésopélagique sont également les plus faibles. Physiquement parlant, cette zone est également caractérisée par une épaisseur de gradient de température très large, un pic de salinité fort et une couche mésopélagique plus concentrée en oxygène dissous que les autres régions. Cette zone est la plus oligotrophe en terme de phytoplancton et de micronecton.
- La dernière zone, composée du cluster 3 est difficile à caractériser, car elle se situe dans la zone de transition entre la région faible en phytoplancton (cluster 1) et la zone d'upwelling équatorial à l'est (pendant W2) mais également à l'ouest de la Warm Pool, autour de l'équateur. Elle présente des caractéristiques biogéochimiques plus proches de la zone oligotrophe, à l'exception d'une concentration plus forte en phytoplancton. La valeur moyenne de l'intensité de couches diffusantes et de la densité des organismes se situent entre celles de la zone oligotrophe et de l'upwelling équatorial. Cette dernière région marque donc une **zone de transition** entre les régimes précédents dont les caractéristiques acoustiques et physiques sont plus marquées.

Même si les processus de couplage n'ont pas pu être clairement élucidés, nous avons aussi montré que la structure verticale des données acoustiques est liée aux variables environnementales, avec un impact de la température et de l'oxygène sur la profondeur des couches diffusantes de jour et de nuit. La limite inférieure de la couche diffusante de surface de nuit est également impactée par les courants zonaux dans la couche mésopélagique.

Notre étude a proposé une classification des écosystèmes dans le Pacifique tropical ouest à partir des données acoustiques à 38 kHz mesurées par le sondeur de coque, puis une caractérisation de ces écosystèmes et de leur structuration verticale à l'aide des profils environnementaux acquis en station. La densité d'organismes extraites des profils acoustiques large bande du WBAT à 38 et 120kHz ajoute une information supplémentaire sur ces écosystèmes en fournissant une estimation de l'abondance du micronecton dans les couches diffusantes mésopélagiques nocturnes. Nos résultats complètent les recherches antérieures sur la caractérisation d'écosystèmes et de biomes homogènes, telles que celles menées par Longhurst (2007) ou Reygondeau et al. (2013). En se référant aux échobiomes définis par Ariza et al. (2022a) avec une méthode proche de celle utilisée dans cette thèse et présentés dans la **Figure 5.28b**, nous pouvons évaluer comment nos résultats s'intègrent dans la continuité des études précédentes sur les écorégions.

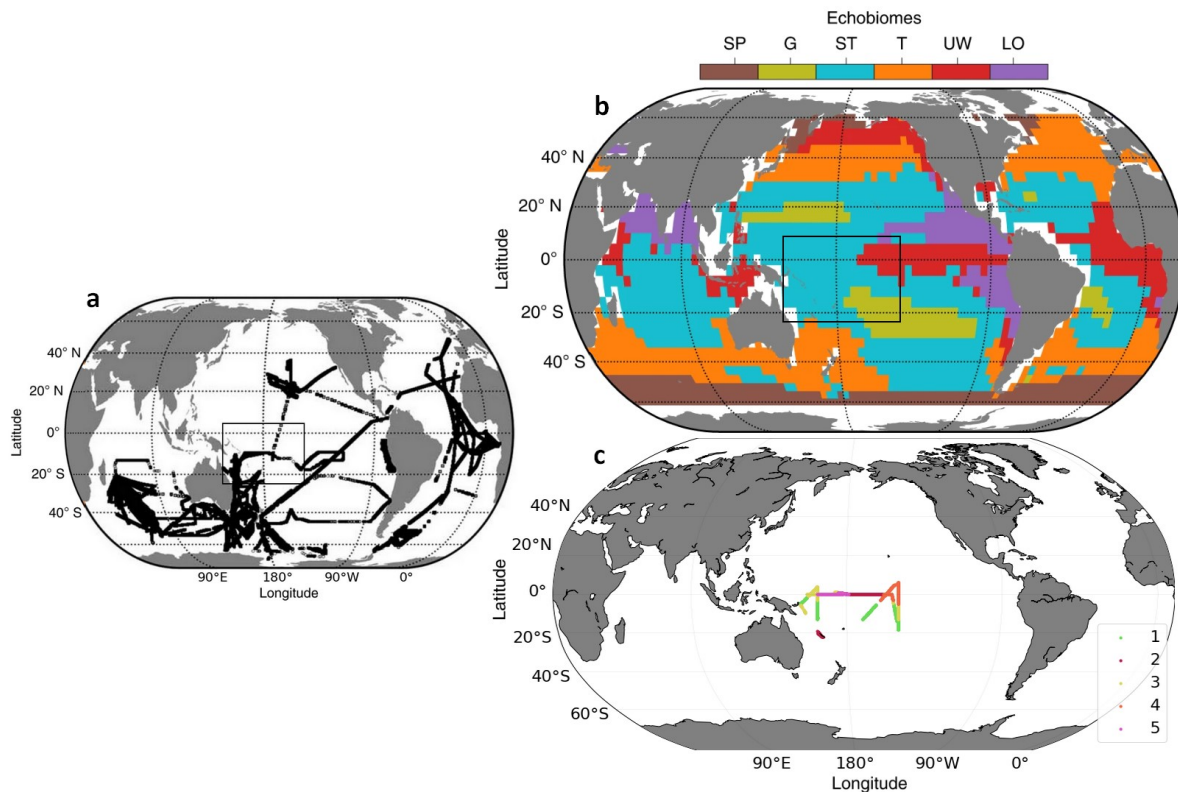


Figure 5.28. Comparaison de la classification des données WARMALIS avec les échobiomes de Ariza *et al.* (2022a) calculés dans la période 2000–2020. a) Trajet des données acoustiques collectées dans Ariza *et al.* (2022a), b) distribution des échobiomes subpolar (SP), gyre (G), subtropical (ST), temperate (T), upwelling (UW) and low-oxygen (LO), adapté de Ariza *et al.* (2022a) et c) distribution des clusters de la classification hiérarchique des campagnes WARMALIS sur la même échelle globale. Le numéro de cluster est indiqué en légende. a), b) L’encadré noir indique la zone correspondant à celle échantillonnée lors des campagnes WARMALIS.

Dans la zone correspondant aux campagnes WARMALIS on retrouve trois échobiomes (Figure 5.28b): le Subtropical (en bleu), l’Upwelling (en rouge) et le Gyre (en vert). L’échobiome Upwelling correspond aux clusters 2 et 4 de notre étude (Figure 5.28c) qui capturent un changement plus graduel de la zone d’upwelling vers la Warm Pool. Les deux classifications coïncident toutefois sur cette zone. L’échobiome Gyre correspond, sur W2 et W3, au cluster 1 (zone oligotrophe). Dans notre cas, le cluster 1 s’étend également vers l’ouest et on le retrouve sur W1. Le reste de la zone échantillonnée par WARMALIS correspond à l’échobiome Subtropical dans Ariza *et al.* (2022a) et correspond au cluster 3, associé à une transition entre zones oligotrophes et plus productives. Dans la Figure 5.28b, la Nouvelle-Calédonie (NC) se situe à la limite entre l’échobiome Subtropical au nord de l’île et Temperate (en orange) au sud. Ainsi, la partie de W1, proche de la NC qui est incluse dans le cluster 2 de notre classification, correspond plutôt à une zone tempérée qu’à une région d’upwelling. N’ayant pas d’autres données de WARMALIS dans cette zone et au sud de la NC, cette partie a peut-être été classée avec la zone productive qui s’en rapproche le plus sans réellement correspondre à un upwelling. L’apport principal de notre étude est la Warm Pool, qui n’est pas représentée dans la classification de Ariza *et al.* (2022a), faute de données acoustiques dans cette zone. Une seule campagne d’Ariza *et al.* (2022a) traverse l’équateur dans le Pacifique ouest (Figure 5.28a). La Warm Pool ressort pourtant fortement dans notre classification (tant sur les données acoustiques qu’environnementales). Le déplacement est-ouest de la Warm Pool en fonction des oscillations ENSO complique son étude à large échelle avec un faible nombre de campagnes en mer. Enfin, W1 est découpée en deux clusters principaux (clusters 1 et 3), ce qui apporte des nuances au seul échobiome Subtropical de Ariza *et al.* (2022a).

La différence marquée entre les régions décrites dans ce chapitre et les précisions apportées par comparaison avec les études précédentes dans cette zone, confirme qu'il est essentiel de prendre en compte le découpage spatial des écosystèmes lors de l'élaboration d'hypothèses globales sur le micronecton, sa composition en espèces et sa biomasse, ainsi que lors de la planification d'études avec des stations de mesures dispersées en utilisant une combinaison d'outils d'échantillonnage et d'observation (acoustique, chalut, profils environnementaux...).

Chapitre 6

Conclusions et perspectives



@Laure Barbin

6.1. Acoustique, chalut et composition des couches diffusantes : une équation insolvable ?

Cette thèse met en lumière la difficulté d'observation du micronecton en milieu pélagique. Lorsqu'il s'agit d'estimer son abondance et de connaître sa biomasse, la combinaison des données acoustiques à partir de sondeurs de coque et de prélèvements par chalutage est souvent utilisée. Nous avons vu dans les [Chapitre 2](#) et [Chapitre 3](#), que malgré leur large utilisation, l'interprétation de ces données, et notamment l'estimation de l'abondance des organismes micronectoniques, reste un défi dans les zones très biodiversées comme le Pacifique tropical. Dans ce contexte, les biais à la fois du chalut et de l'acoustique de coque ne permettent pas de remonter à la description complète des organismes présents dans les couches diffusantes. Certaines zones, comme les couches diffusantes profondes qui sont relativement stables dans le temps (profondeur > 300m) sont mieux décrites que les autres. Les processus de la couche euphotique sont probablement beaucoup trop variables spatio-temporellement pour être capturés ponctuellement par un chalut couplé à une mesure acoustique. L'utilisation des données multi-fréquentielles, permet de mieux comprendre la composition des couches diffusantes à partir des données d'échosondeur de coque (e.g. [Jech and Michaels, 2006](#); [Chacate et al., 2024](#)). [Peña, \(2018\)](#) propose notamment une revue des différentes méthodes de classifications applicables aux données multifréquences pour estimer le contenu des couches diffusantes. Ces méthodes, relativement robustes, ont le désavantage d'être limitées par la portée de la plus haute fréquence utilisée, ce qui au-delà du 70 kHz, limite l'étude au haut de la couche mésopélagique (profondeur < 400m). Réussir à concilier le contenu des chaluts et ce qui est vu à différentes profondeurs sur les sondeurs de coques au passage du bateau apparaît donc, à nouveau, difficile.

6.1.1 Le profileur WBAT : une nouvelle vision du problème

Le WBAT, ou tout autre profileur acoustique large bande, vient apporter un nouvel éclairage sur la compréhension du lien acoustique/biologie. Ces données acquises aux plus près des couches diffusantes permet de calculer une densité d'organismes en utilisant l'écho-comptage, ce qui est impossible à faire dans la zone mésopélagique avec un échosondeur de coque. Ces profils de densité apportent un élément clé de la compréhension des écosystèmes en indiquant combien d'organismes sont présents dans le volume échantillonné. Les profils réalisés pendant WARMALIS ne duraient que 45mn, ce qui est relativement court. Acquérir des données larges bandes avec le WBAT pendant plusieurs heures pourrait permettre d'augmenter la quantité de données disponibles et de mieux échantillonner toute la colonne d'eau, en réalisant des paliers tous les 50m par exemple. La méthode d'écho-comptage a néanmoins des limites assez contraignantes puisqu'elle n'est pas utilisable dans les zones trop denses, ce qui peut obliger à devoir retirer certaines couches diffusantes qui étaient justement notre intérêt premier.

Pour interpréter les données acoustiques acquises dans les couches diffusantes, une des solutions est d'exploiter la réponse en fréquence des TS détectées. Pour ce faire, les cibles détectées sont d'abord reliées entre elles lorsqu'une même cible est détectée par plusieurs pings consécutifs, créant ainsi une trace (ou track) composée de plusieurs détectations d'une même cible dans le temps. Cette étape peut être réalisée de manière semi-automatisée à l'aide d'algorithmes comme [Blackman, \(1986\)](#). Toutes les cibles qu'il est impossible de distinguer des autres pour obtenir une trace nette sont écartées du jeu de donnée. Cette méthodologie ne permet plus d'estimer la densité ou le nombre de cibles détectées car on retire une grande partie des cibles détectées, mais revient à sélectionner un échantillon composé des « meilleures » cibles. En faisant l'hypothèse que les cibles sont réparties de manière homogène dans les couches étudiées, ce travail permet de décrire la réponse en fréquence

des organismes présents. Les réponses en fréquences des cibles sont ensuite comparées aux réponses théoriques des organismes pour déterminer la proportion de différents types de réflecteurs présents dans les couches. Ces grands groupes distinguent surtout les inclusions gazeuses des organismes fluid-like. Ce travail est actuellement en cours de développement sur nos données. On peut aussi se demander quel est l'impact des paramètres d'acquisition du WBAT choisis avant le début de W1 sur la détection des organismes (choix de la durée d'impulsion par exemple pour améliorer la résolution entre les cibles). Cet impact sera exploré dans la prochaine campagne d'essais qui y sera dédiée. A terme, une fois le lien établi entre les réponses des TS à partir du WBAT et les grands groupes d'organismes, il serait envisageable d'utiliser uniquement des profils WBAT pour estimer la proportion des réflecteurs dans les couches diffusantes. En combinant cette information à l'estimation de densité des cibles par écho-comptage il serait possible de déterminer la composition des couches en se cantonnant à des catégories simples (fluid-like vs résonants). Même si cette méthode permettrait de diminuer les échantillonnages et analyses par chalutage, elle reste, malgré tout, mise en œuvre sur des campagnes dédiées et restera donc ponctuelle.

6.1.2 Perspectives méthodologiques

Ainsi, il reste encore beaucoup d'améliorations méthodologiques à réaliser pour estimer l'abondance et la biomasse du micronecton dans le milieu pélagique et pour comprendre son lien à l'environnement. La migration nyctémérale impactant l'intégralité de la structure des couches diffusantes, il est essentiel de capturer la variabilité des couches diffusantes entre le jour et la nuit. Acquérir des informations seulement pendant une partie du cycle ne permet pas d'avoir une image complète du compartiment biologique de l'écosystème. Dans les cas de WARMALIS, les profils WBAT et les chaluts sont acquis seulement de nuit, il est donc difficile de conclure sur l'abondance et la biodiversité de ces écosystèmes sans avoir d'information sur la structure des couches diurnes, une fois que les organismes ont migré en profondeur. A l'avenir, et notamment lorsque l'objet d'étude est la quantification des flux de migration des organismes pris en compte dans le calcul de la pompe biologique, il paraît essentiel d'augmenter drastiquement la durée des stations de mesure. Une station d'au moins 24h, pendant laquelle il est possible de répliquer toutes les opérations liées aux prélèvements biologiques (profils acoustiques, chaluts...) de jour et de nuit serait pertinente. Ce type d'échantillonnage a été effectué récemment durant les campagnes APERO (Assessing marine biogenic matter Production, Export and Remineralization) en Atlantique nord, demandant des mesures intensives et il sera intéressant d'en voir les résultats. On note toutefois que ces résultats demeureront, comme les nôtres, localisés dans le temps et dans l'espace et le problème d'étendre ces résultats ponctuels à des écosystèmes variés restera entier si on en reste aux méthodes d'acquisition actuelles.

Enfin, utiliser des sondeurs acoustiques ancrés sur le fond marin ou sur une ligne de mouillage pourrait être très utile pour acquérir des données périodiques sur une grande plage temporelle et à divers échelles (e.g. échelle des ondes internes, marées, cycles diurnes, saisonniers et interannuels). Cette approche permet une acquisition longue durée à un endroit donné, permettant d'estimer la variabilité des quantités de micronecton et de sa structuration dans la colonne d'eau en fonction des marées, du cycle jour-nuit, des saisons, de la variabilité interannuelle etc... (e.g. ENSO ; [Kaartvedt et al., 2009](#); [Cutter et al., 2022](#)). Même si des mesures acquises sur un point de mouillage fixe demeurent assujetties à un lieu, cette approche paraît sans doute plus généralisable que la multiplication de campagnes à la mer, si, comme on l'a vu, des grands écosystèmes peuvent être considérés comme ayant des fonctionnements propres, au premier ordre. Dans ce cas, les stations de mesures pourraient être situées au centre de ces grands écosystèmes.

Dans certains cas, définir les limites d'un écosystème peut s'avérer compliqué dans les zones où les masses d'eaux sont influencées par la variabilité interannuelle et se déplacent, comme c'est le cas de la Warm Pool. Si on considère la variabilité interannuelle des campagnes WARMALIS, on remarque que W1 et W2 se sont déroulées lors d'une phase La Niña et W3 en El Niño. La **Figure 6.1** montre la SST et son anomalie par rapport aux normales climatologiques pendant W1, W2 et W3. La **Figure 6.2** indique la valeur de la salinité de surface (SSS) mesurée par le thermo-salinographe pendant ces trois campagnes. W1 et W2 sont marquées par une anomalie de température négative autour de l'équateur et une Warm Pool restreinte à l'extrême ouest du Pacifique, près de la Papouasie Nouvelle-Guinée. Ces situations sont caractéristiques de La Niña qui s'est déroulée exceptionnellement sur 3 années 2019-2022. Pendant W3 un phénomène El Niño avait suivi, caractérisé par une anomalie de température positive autour de l'équateur au centre et à l'est du Pacifique indiquant un déplacement vers l'est des masses d'eaux chaudes de la warm pool. Au-delà de la température, cette oscillation peut-être visualisée à travers les données collectées de SSS le long de nos campagnes (**Figure 6.2**). Celles-ci indiquent aussi clairement ce déplacement des masses d'eau de la Warm Pool vers l'est. Pendant W3, les eaux sont très dessalées (env. 34 psu) à l'ouest de 180°. Au contraire, lors de W1 cette zone dessalée n'apparaît pas dans l'acquisition autour de l'équateur. La Warm Pool s'est donc déplacée massivement entre W1 et W3.

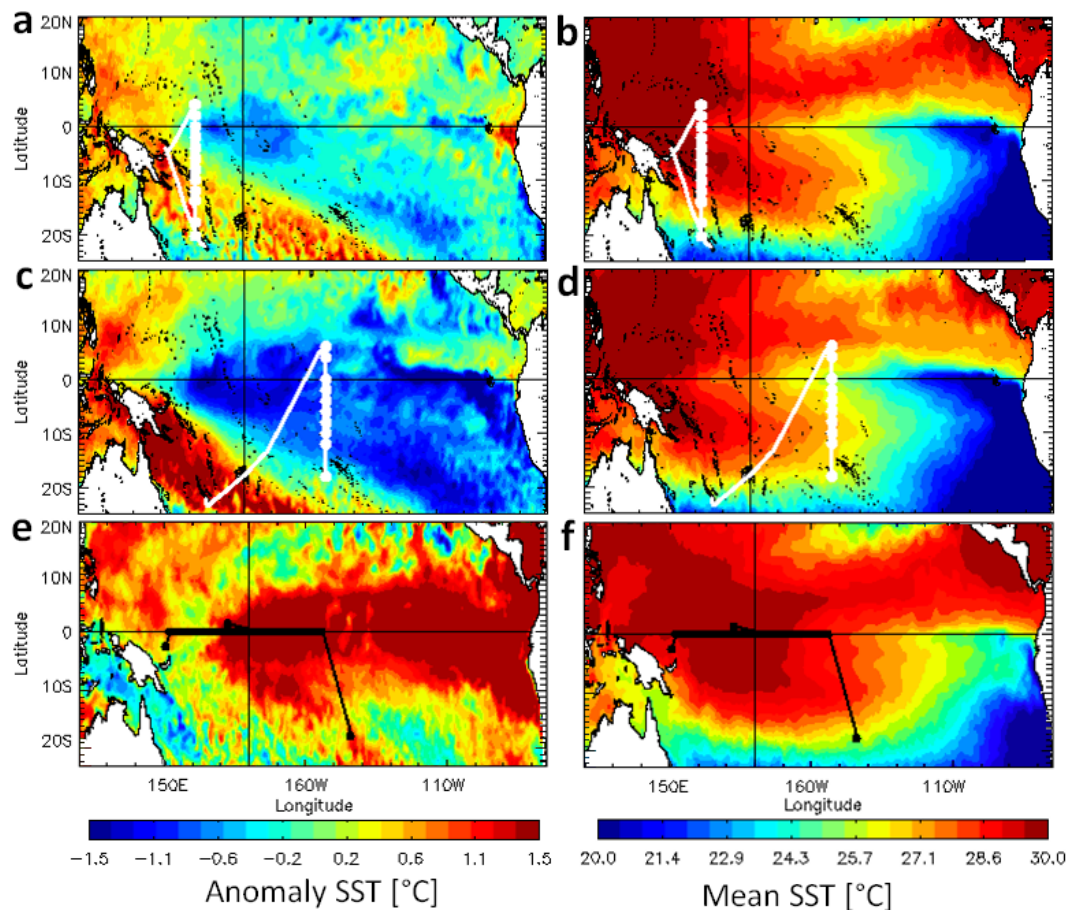


Figure 6.1. Anomalie moyenne de température et température moyenne de surface obtenues pendant a, b) W1, c, d) W2 et e, f) W3. Le trajet des campagnes W1 et W2 est indiqué en blanc et W3 en noir. Les cercles indiquent les stations de mesure.

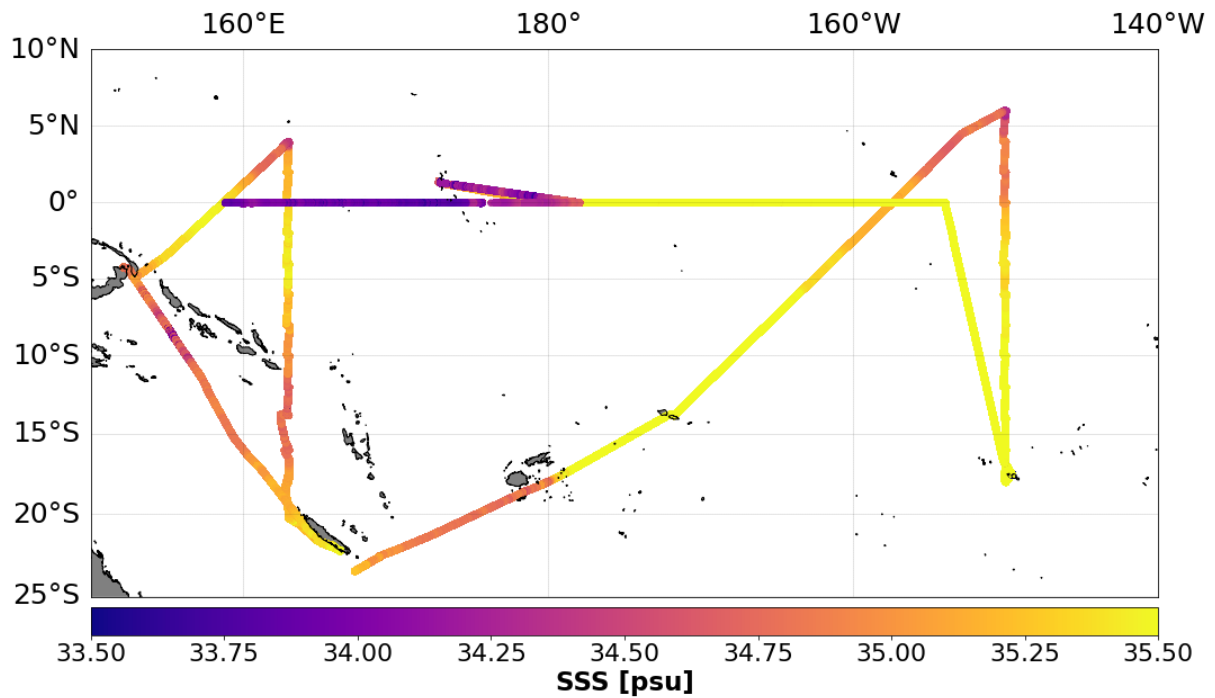


Figure 6.2. Salinité de surface pendant W1, W2 et W3 mesurée par le thermo-salinographe.

Ce déplacement des masses d'eau caractéristiques d'ENSO ne peut pas être visible dans les clusters biologiques (Figure 5.7). Seuls deux points d'intersection existent entre W1 et W3 dans la zone de déplacement de la Warm Pool. Le cluster de la Warm Pool s'arrête à 162°E, là où commencent les données W1 qui sont majoritaires dans cette zone d'échantillonnage. La méthode de clustering employée ici ne capture donc pas la variabilité interannuelle. Il sera nécessaire d'organiser des campagnes répétées le long des mêmes parcours afin de mieux comprendre comment la distribution du micronecton varie d'une année à l'autre dans cette région où la variabilité interannuelle est significative. L'étude de la variabilité interannuelle demandera d'effectuer une classification séparée sur chaque campagne, pour ne pas moyenniser les signaux provenant de plusieurs phases de l'ENSO différentes. Il est probable que cela nécessitera des collaborations internationales.

6.2. Le découpage écosystémique

Nous avons vu que les différents écosystèmes étaient marqués par des caractéristiques physiques et biologiques différentes qui impactaient la structuration du micronecton entre la surface et 1000 m de profondeur. L'acoustique, un proxy de la biomasse du micronecton, est un outil très utile pour définir ces écosystèmes, d'autant qu'elle permet un échantillonnage de grande échelle. Notre étude apporte un nouvel éclairage sur la Warm Pool, qui a peu été étudiée à travers le prisme du micronecton. Malgré la variabilité entre les campagnes (notamment la bascule ENSO entre W2 et W3), nous avons pu mettre en évidence la spécificité des structures physiques et acoustiques de cette zone, avec des couches diffusantes très fines en surface pendant la nuit et de fortes agrégations dans la couche euphotique de jour. Cette singularité est sans doute l'une des clés qui permettra de comprendre l'abondance des thons et bonites dans cette zone, en complément d'autres méthodes telles que la modélisation de ces écosystèmes. Les résultats obtenus ici à grande échelle sur le découpage en zones cohérentes montre qu'il est sans doute possible de raisonner en provinces biogéographiques incluant le micronecton (Ariza et al., 2022a; Peña, 2024), que cela soit pour son lien avec les autres compartiments du réseau trophique (e.g. prédateurs supérieurs et thons) ou pour son importance dans la pompe biologique. Comprendre les échelles spatiales qui organisent les grands

écosystèmes est essentiel, car les dynamiques en jeu d'une zone à l'autre sont variables. Ces différences rendent ardu l'établissement précis d'une estimation d'abondance du micronecton ou de flux migratoires à l'échelle du globe, tant les structurations varient au sein d'un même océan. Trouver un compromis entre les différentes échelles, et diviser les études à l'échelle du globe en sous parties tenant compte des spécificités de plusieurs écorégions, pourraient permettre de mieux comprendre le rôle du micronecton dans l'écosystème pélagique.

Nous l'avons vu, une des grandes limitations de nos études réside dans le caractère ponctuel spatial et temporel de nos observations. Si comprendre le monde réel via des observations est essentiel, l'utilisation de modèles peut étendre ces observations dans l'espace et dans le temps, permettant ainsi une meilleure compréhension des processus régionaux et la réalisation de bilans de biomasse et de carbone à plusieurs échelles. Ces modèles sont capables de fournir des données sur le micronecton et ses prédateurs à différentes échelles temporelles et spatiales, offrant des perspectives sur les futurs possibles. Cependant, ils doivent être rigoureusement validés par les observations avant d'être utilisés. Le modèle SEAPODYM par exemple, similaire aux modèles océanographiques ou météorologiques, assimile des données telles que les captures de thons et leurs déplacements pour simuler les biomasses des espèces avec un certain succès, notamment pour la bonite (Senina et al., 2008; Lehodey et al., 2013; Bell et al., 2021). Dans le cas du micronecton, SEAPODYM offre une représentation simplifiée des dynamiques spatiales de plusieurs groupes fonctionnels de Mid-Trophic Level (MTL) associés aux couches épi- et mésopélagiques. Mais si les paramètres du modèle de thons sont estimés grâce aux captures, le modèle de biomasse de micronecton reste très incertain car il n'inclut pas d'estimations des paramètres et ne peut être validé directement par des données acoustiques qui sont d'une autre nature. A titre d'information les sorties moyennes du modèle durant W1 à W3 sont normalisées et présentées le long des radiales de nos campagnes (Figure 6.3b). On y voit qu'à l'est de 180° de longitude, le maximum de biomasse de micronecton est modélisé par SEAPODYM aux latitudes 5°N et 5°S, alors que le maximum de densité acoustique (normalisée également en Figure 6.3a) est enregistré autour de l'équateur. La zone d'upwelling équatorial est donc très différente dans les deux méthodes d'estimation. La distribution de la biomasse par SEAPODYM dans la zone proche du gyre du Pacifique sud est plus proche de la distribution de la densité acoustique, avec des valeurs faibles dans les deux cas entre 5°S et 20°S.

Dans les années à venir, un défi majeur consistera à concilier les données acoustiques, qui offrent la seule représentation homogène spatio-temporelle de la distribution du micronecton, avec les estimations de biomasse issues de modèles trophiques tels que SEAPODYM. Pour y parvenir, il est essentiel de trouver des méthodes permettant de relier les estimations acoustiques aux compartiments de biomasse et aux espèces simulées par ce type de modèle, en d'autres termes, de créer un lien entre les données acoustiques, les biomasses et les abondances des espèces.

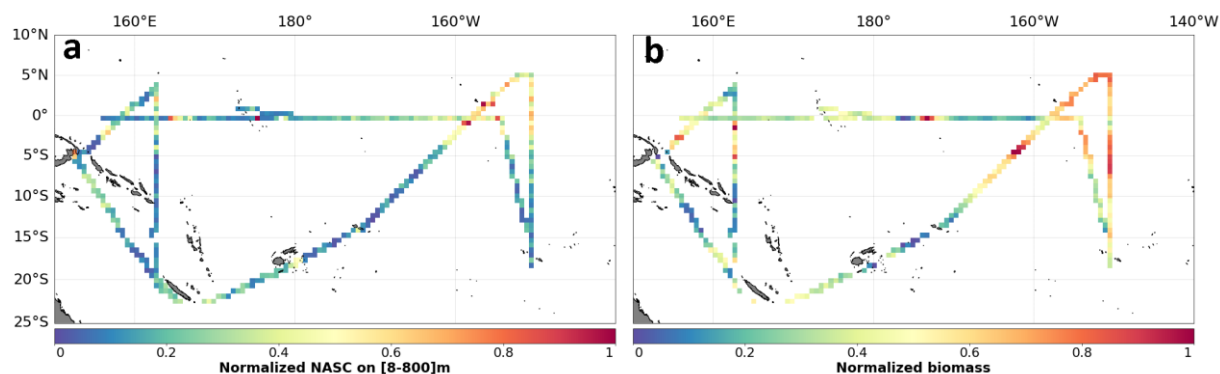


Figure 6.3. (a) NASC normalisé et intégré sur la verticale entre 8 et 800m de profondeur sur le trajet des campagnes W1, W2 et W3 en fonction des coordonnées géographiques. (b) Prédictions de la biomasse normalisées entre la surface et 800m de profondeur par le modèle SEAPODYM-MTL, extraites sur le trajet de W1, W2 et W3. La distribution de la biomasse est moyennée sur la durée de chaque campagnes W1, W2 et W3.

6.3. Systématisation et mise en commun des acquisitions de données

Outre le travail en cohérence avec les modèles écosystémiques, l'un des problèmes rencontrés est le manque de données acquises en haute mer et dans le Pacifique tropical en particulier, notamment sur les données acoustiques. Planifier plus de campagnes scientifiques à la mer n'est pas une solution qui pourra combler seule ce manque de données. Les campagnes en mer sont coûteuses, nécessitent un énorme travail de planification et des navires scientifiques disponibles pour les mettre en œuvre. Dans le cas des campagnes WARMALIS, le choix a été fait de ne réaliser que des mesures nocturnes car les navires de la Flotte Océanographique Française disponibles dans le Pacifique ne permettent pas le déploiement d'un équipage assez grand pour travailler 24h sur 24. Ces contraintes humaines et matérielles indiquent qu'il serait intéressant de profiter de mesures d'opportunité sur des navires commerciaux ou de pêche pour acquérir une plus grande quantité de données de manière automatique. Le CSIRO (Australie) développe la pose de sondeurs acoustiques sur des navires de pêche pour acquérir des données acoustiques en mer de Tasman, en toutes saisons et sur une large aire géographique. Ce type de mesures est très intéressant pour enregistrer les variations saisonnières et interannuelles des écosystèmes. En complément des données de sondeurs de coque, le WBAT qui est autonome et facile à déployer, pourrait être utilisé plus largement pour pouvoir aider à interpréter les densités d'organismes et les réponses des cibles en large bande, en l'utilisant systématiquement dans les campagnes en mer dans le Pacifique et pourquoi pas, sur des voiliers de plaisance ou des drones autonomes (e.g. saildrones). Pour compléter l'effort sur l'étude des écosystèmes et leur variabilité spatio-temporelle, particulièrement dans le contexte du changement climatique, il est également important de tirer profit des bases de données historiques déjà existantes pour composer de vastes jeux de données comme réalisé par [Ariza et al., \(2022a\)](#) et [Receveur et al., \(2024\)](#). Pour ceci, la mise en commun des jeux de données calibrées et aux formats compatibles est indispensable et nécessite la coordination et la coopération des différents groupes travaillant sur le micronecton. On peut, de même, souhaiter que les données de chalutage de micronecton puissent également être mises en commun dans une vaste base de données internationale, à l'image du travail de [Woods et al., \(2022\)](#) en Antarctique.

Les données acquises dans le cadre de cette thèse viennent donc compléter les informations sur les écosystèmes pélagiques du Pacifique sud à travers l'étude du micronecton. Ces informations sont essentielles pour élaborer des politiques efficaces de protection des milieux à travers les MPA océaniques, la réglementation des pêches sur les organismes mésopélagiques et des activités

polluantes telles que l'extraction minière. Avec les changements environnementaux alarmants observés et qui vont s'accroître sous l'effet du changement climatique, il est d'une importance capitale de poursuivre et intensifier l'acquisition des connaissances sur les mécanismes complexes qui influent sur l'écologie des espèces de micronecton et leur impact sur les écosystèmes.

Annexe A

Tableau A.1. Transducers and acquisition parameters of hull-mounted acoustics data with a EK60 on R/V Alis.

Transducer	ES38B	ES70-7C
Signal	CW	CW
Beam pattern	Split-beam	Split-beam
Bandwidth (kHz)	38	70
Pulse duration (μ s)	512/1024 ^a	512/1024 ^a
Transmit power (W)	2000	600
3 dB beam width	7°	7°
Calibration sphere	Tungsten Carbide (6% Cobalt) (WC-Co)	Tungsten Carbide (6% Cobalt) (WC-Co)
Sphere size (Φ in mm)	38.1	38.1
Duty cycle (ping interval in s)	3	3

a. 512 for NEC1, NEC2, NEC3, NEC4, NEC5, WAL and 1024 for KANA, WARM.

Tableau A.2. Swimbladder gas contents used in analysis and their associated references to categorize fish in *fish with swimbladders* or *fish without swimbladder*. The column "Taxa" indicates the taxon name. Organisms that could not be identified at the species level are listed under higher levels of classification (genus and family) for which a reference for absence/presence of swimbladder is available. SWB column indicates the presence/absence of swimbladder with **1** = No swimbladder, **2** = Swimbladder present with gas at adult stage only, **3** = Swimbladder always present with gas, **4** = Swimbladder present with gas at juvenile stage only. N. ind column defines the number of individuals of this taxa caught in the whole dataset. The references associated are indicated in the last column, with "X-ray" referring to personal communications from E. Vourey based on X-ray observations (2022) and "X-ray - larval" referring to personal communication from E. Vourey based on X-ray observations specifically in larval stage (mainly leptocephali; 2022). Taxa are listed in descending order based on the frequency of occurrences (N.ind). The data were gathered by E. Vourey, P. Machful and L. Wirotaroeno, SPC.

Taxa	SWB	N.ind	Reference
<i>Ceratoscopelus warmingii</i>	3	11753	Yasuma et al. (2010) ; Davison (2011)
<i>Polyipnus</i> sp.	3	2704	X-ray
<i>Bolinichthys longipes</i>	3	1679	X-ray ; Davison (2011)
<i>Hygophum hygomii</i>	3	1537	Priede (2017)
<i>Diaphus perspicillatus</i>	4	955	Priede (2017)
Bathymyrinae	2	655	X-ray - larval
<i>Hygophum reinhardtii</i>	3	635	Priede (2017) ; Davison (2011)
<i>Argyropelecus aculeatus</i>	3	562	Priede (2017)
<i>Naso</i> sp.	3	519	X-ray
<i>Lobianchia gemellarii</i>	1	484	Davison (2011)
<i>Benthoosema suborbitale</i>	3	452	X-ray
<i>Gonostoma atlanticum</i>	3	425	Marshall (1951)
<i>Symbolophorus evermanni</i>	3	408	X-ray
<i>Diaphus splendidus</i>	4	407	X-ray ; Priede (2017)
<i>Diaphus malayanus</i>	3	372	Priede (2017)
Acanthuridae	3	357	X-ray
<i>Argyropelecus hemigymnus</i>	3	353	Priede (2017) ; Davison (2011)
Engraulidae	3	348	Whitehead et Baxter (1989)
<i>Chauliodus</i> sp.	1	311	Davison (2011)
<i>Dasyscopelus obtusirostris</i>	3	281	X - ray
<i>Diaphus signatus</i>	3	226	Priede (2017)
<i>Diaphus regani</i>	4	210	Priede (2017)
<i>Decapterus tabl</i>	3	199	Boylan et al. (2011)
<i>Lampadena urophaos</i>	3	195	Davison (2011)
<i>Vinciguerria nimbaria</i>	3	189	Priede (2017) ; Davison (2011)
<i>Diplospinus multistriatus</i>	3	182	Davison (2011)
Congrinae	2	175	X-ray - larval
<i>Argyropelecus sladeni</i>	3	156	Priede (2017) ; Davison (2011)
<i>Notoscopelus caudispinosus</i>	3	156	Yasuma et al. (2003) for <i>Notoscopelus japonicus</i> ; Davison (2011)
Nemichthyidae	2	153	X-ray - larval
<i>Polyipnus aquavitus</i>	3	147	Priede (2017)
<i>Diaphus mollis</i>	3	129	Priede (2017)
<i>Encrasicholina punctifer</i>	3	116	Whitehead et Baxter (1989)
<i>Chauliodus sloani</i>	1	112	Davison (2011)
<i>Myctophum asperum</i>	4	110	Yasuma et al. (2010) ; Priede (2017)
<i>Diaphus kapalae</i>	3	110	Priede (2017)
<i>Decapterus macarellus</i>	3	91	Boylan et al. (2011)

<i>Diaphus brachycephalus</i>	3	82	Priede (2017)
<i>Diaphus luetkeni</i>	4	81	Priede (2017)
Congridae	2	72	X-ray - larval
<i>Diaphus parri</i>	3	69	Priede (2017)
<i>Diaphus fragilis</i>	4	61	Priede (2017)
<i>Arothron</i> sp.	3	52	Chanet et al. (2014)
<i>Argyropelecus</i> sp.	3	47	Priede (2017) ; Davison (2011)
Tetraodontidae	3	46	Chanet et al. (2014)
Paralepididae	1	44	McCune and Carlson (2004) ; Marohn et al. (2021)
Chlorophthalmidae	1	44	McCune and Carlson (2004)
<i>Scopelosaurus hoedti</i>	1	39	McCune and Carlson (2004)
<i>Idiacanthus fasciola</i>	1	36	Davison (2011) for <i>Idiacanthus antrostomus</i>
<i>Astronesthes</i> sp.	3	34	Priede (2017)
<i>Benthalbella</i> sp.	1	30	McCune and Carlson (2004)
Pomacanthidae	3	30	X-ray
Acanthurinae	3	29	X-ray
Sternoptychidae	3	28	Priede (2017)
Muraenidae	2	20	X-ray - larval
<i>Monacoa grimaldii</i>	3	20	Priede (2017)
Bothidae	4	20	McCune and Carlson (2004)
Chlopsidae	2	20	X-ray - larval
Scopelarchidae	1	19	McCune and Carlson (2004)
<i>Cubiceps</i> sp.	4	19	Horn (1975)
<i>Isistius brasiliensis</i>	1	18	Smith and Heemstra (1986)
<i>Vinciguerria poweriae</i>	3	17	Priede (2017)
<i>Bregmaceros</i> sp.	3	17	Smith and Heemstra (1986) ; Brooks (1976)
<i>Pterycombus petersii</i>	1	14	McEachran and Fechhelm (2006)
<i>Cubiceps pauciradiatus</i>	4	14	Horn (1975)
<i>Sternoptyx pseudobscura</i>	3	14	Priede (2017) ; Davison (2011)
Monacanthidae	3	13	Chanet et al. (2014)
<i>Sternoptyx diaphana</i>	3	12	Priede (2017) ; Davison (2011)
<i>Brama orcini</i>	1	12	McEachran and Fechhelm (2006)
Balistidae	3	11	Chanet et al. (2014)
<i>Scopelarchus guentheri</i>	1	11	McCune and Carlson (2004)
<i>Nealotus tripes</i>	3	11	Observations from Nectalis surveys
<i>Myctophum spinosum</i>	4	11	Priede (2017)
<i>Melanolagus bericoides</i>	1	11	McCune and Carlson (2004)
<i>Brama</i> sp.	1	11	McEachran and Fechhelm (2006)
<i>Astronesthes splendidus</i>	3	11	Priede (2017)
<i>Lestidium bigelowi</i>	1	10	Smith and Heemstra (1986) ; McCune and Carlson (2004)
Sternoptychinae	3	10	Priede (2017)
Holocentridae	3	10	Smith and Heemstra (1986)
<i>Poromitra</i> sp.	1	9	Beamish et al. (1999)
<i>Priacanthus macracanthus</i>	3	8	Davison (2011), length-dependent
Trachipteridae	1	7	McCune and Carlson (2004)
<i>Pervagor</i> sp.	3	7	Chanet et al. (2014)
<i>Ranzania laevis</i>	1	7	McCune and Carlson (2004)

<i>Pseudalutarius nasicornis</i>	3	7	Chanet et al. (2014)
Synodontidae	1	7	Smith and Heemstra (1986)
Bramidae	1	6	McEachran and Fechhelm (2006)
<i>Cyprinocirrhites polyactis</i>	1	6	Smith and Heemstra (1986)
<i>Lestrolepis japonica</i>	1	6	McCune and Carlson (2004)
<i>Chaetodon</i> sp.	3	6	Webb et al. (2006)
<i>Lactoria fornasini</i>	3	6	Chanet et al. (2014)
<i>Coccorella atlantica</i>	1	5	McCune and Carlson (2004)
<i>Scombrobrax heterolepis</i>	3	5	Bond and Uyeno (1981)
Bathylagidae	1	5	Dornan et al. (2019) ; Davison (2011)
Hemiramphidae	3	4	Collette and Nauen (1983)
Priacanthidae	3	4	Smith and Heemstra (1986)
<i>Sternoptyx pseudodiaphana</i>	3	4	Priede (2017)
<i>Katsuwonus pelamis</i>	1	4	Collette and Nauen (1983)
<i>Taractichthys</i> sp.	1	4	McEachran and Fechhelm (2006)
<i>Lestidiops</i> sp.	1	4	McCune and Carlson (2004)
<i>Pteraclis</i> sp.	1	4	McEachran and Fechhelm (2006)
<i>Lestrolepis</i> sp.	1	4	McCune and Carlson (2004)
Apogonidae	3	4	Fraser (1972)
<i>Exocoetus</i> sp.	3	3	Collette and Nauen (1983)
<i>Evermannella</i> sp.	1	3	McCune and Carlson (2004)
<i>Stolephorus</i> sp.	3	3	Whitehead et Baxter (1989)
<i>Sphyaenops bairdianus</i>	3	3	McEachran and Fechhelm (2006)
<i>Scopelarchus</i> sp.	1	3	McCune and Carlson (2004)
Caristiidae	1	3	McEachran and Fechhelm (2006)
<i>Lestidium</i> sp.	1	3	McCune and Carlson (2004)
<i>Sudis</i> sp.	1	3	McCune and Carlson (2004)
<i>Priacanthus</i> sp.	3	3	Smith and Heemstra (1986)
Evermannellidae	1	3	McCune and Carlson (2004)
<i>Stemonosudis</i> sp.	1	3	McCune and Carlson (2004)
<i>Lampris</i> sp.	3	3	Smith and Heemstra (1986)
<i>Cubiceps baxteri</i>	4	2	Horn (1975)
<i>Canthigaster</i> sp.	3	2	Chanet et al. (2014)
<i>Macroparalepis</i> sp.	1	2	McCune and Carlson (2004)
<i>Amarsipus carlsbergi</i>	4	2	Horn (1975)
<i>Tetrosomus reipublicae</i>	3	2	Chanet et al. (2014)
<i>Scopelarchus analis</i>	1	2	McCune and Carlson (2004)
<i>Ostracion</i> sp.	3	2	Chanet et al. (2014) ; Ahlstrom et al. (1984)
<i>Benthalbella infans</i>	1	2	McCune and Carlson (2004)
<i>Sternoptyx obscura</i>	3	2	Priede (2017) ; Davison (2011)
Lutjanidae	3	2	Ahlstrom et al. (1984)
<i>Masturus lanceolatus</i>	1	2	McCune and Carlson (2004)
Istiophoridae	3	2	Smith and Heemstra (1986)
<i>Taractichthys steindachneri</i>	1	2	McEachran and Fechhelm (2006)
Lampridae	3	1	Smith and Heemstra (1986)
<i>Notolepis</i> sp.	1	1	McCune and Carlson (2004) ; Dornan et al. (2019)
<i>Rosenblattichthys</i> sp.	1	1	McCune and Carlson (2004)

<i>Polymixia</i> sp.	3	1	Smith and Heemstra (1986)
<i>Lampanyctus pusillus</i>	3	1	Ahlstrom et al. (1984)
<i>Brama brama</i>	1	1	McEachran and Fechhelm (2006)
<i>Bregmaceros atlanticus</i>	3	1	Smith and Heemstra (1986)
<i>Scopelarchoides danae</i>	1	1	McCune and Carlson (2004)
<i>Taractichthys longipinnis</i>	1	1	McEachran and Fechhelm (2006)
<i>Xiphias gladius</i>	3	1	Mejuto and García-Cortés (2014)
<i>Anoplogaster cornuta</i>	4	1	Kotlyar (1986)
<i>Stomias boa</i>	1	1	Marohn et al. (2021)
<i>Magnisudis indica</i>	1	1	McCune and Carlson (2004)
<i>Argyripnus</i> sp.	3	1	Priede (2017)
<i>Coccorella atrata</i>	1	1	McCune and Carlson (2004)
<i>Lampris guttatus</i>	3	1	Smith and Heemstra (1986)
<i>Lactoria diaphana</i>	3	1	Chanet et al. (2014)
<i>Lophotus</i> sp.	3	1	Smith and Heemstra (1986)
<i>Lagocephalus</i> sp.	3	1	Chanet et al. (2014)
Lethrinidae	3	1	Ahlstrom et al. (1984)
Diodontidae	3	1	Chanet et al. (2014)
<i>Zembrasoma</i> sp.	3	1	Ahlstrom et al. (1984)
<i>Ruvettus pretiosus</i>	1	1	Priede (2017)
<i>Magnisudis</i> sp.	1	1	McCune and Carlson (2004)
<i>Ammodytoides</i> sp.	1	1	McCune and Carlson (2004)
<i>Scopelarchus michaelisarsii</i>	1	1	McCune and Carlson (2004)
<i>Auxis thazard</i>	1	1	McCune and Carlson (2004); Collette and Nauen (1983)
Exocoetidae	3	1	Collette and Nauen (1983)
<i>Lestrolepis intermedia</i>	1	1	McCune and Carlson (2004)
<i>Acanthocybium solandri</i>	3	1	McCune and Carlson (2004); Collette and Nauen (1983)
<i>Scopelosaurus smithii</i>	1	1	McCune and Carlson (2004)

Références Tableau A.2

Ahlstrom, Elbert H. (Elbert Halvor), Ichthyologists, A.S. of, Herpetologists, Service, U.S.N.M.F., 1984. Ontogeny and systematics of fishes : based on an international symposium dedicated to the memory of Elbert Halvor Ahlstrom. American Society of Ichthyologists and Herpetologists, c1984.

Beamish, R.J., Leask, K.D., Ivanov, O.A., Balanov, A.A., Orlov, A.M., Sinclair, B., 1999. The ecology, distribution, and abundance of midwater fishes of the Subarctic Pacific gyres. Progress in Oceanography 43, 399–442. [https://doi.org/10.1016/S0079-6611\(99\)00017-8](https://doi.org/10.1016/S0079-6611(99)00017-8)

Bond, C.E., Uyeno, T., 1981. Remarkable changes in the vertebrae of perciform fish *Scombrolabrax* with notes on its anatomy and systematics. Japanese Journal of Ichthyology 28.

Boylan, S.M., Harms, C.A., Waltzek, T., Law, J.M., Garner, M., Cassell, J., Fatzinger, M.H., Govett, P., 2011. Clinical report: hyperplastic adipose lids in mackerel scad, *Decapterus macarellus* (Cuvier). Journal of Fish Diseases 34, 921–925.

Brooks, A.L., 1976. Swimbladder Allometry of Selected Midwater Fish Species: Defense Technical Information Center, Fort Belvoir, VA. <https://doi.org/10.21236/ADA021579>

- Chanet, B., Guintard, C., Lecointre, G., 2014. The gas bladder of puffers and porcupinefishes (Acanthomorpha: Tetraodontiformes): Phylogenetic interpretations. *Journal of Morphology* 275, 894–901. <https://doi.org/10.1002/jmor.20266>
- Collette, B.B., Nauen, C.E., 1983. *Scombrids of the World: An Annotated and Illustrated Catalogue of Tunas, Mackerels, Bonitos, and Related Species Known to Date*, FAO Fisheries Synopsis. FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION OF THE UNITED NATIONS, Rome.
- Davison, P., 2011. The specific gravity of mesopelagic fish from the northeastern Pacific Ocean and its implications for acoustic backscatter. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 68, 2064–2074.
- Dornan, T., Fielding, S., Saunders, R.A., Genner, M.J., 2019. Swimbladder morphology masks Southern Ocean mesopelagic fish biomass. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 286, 20190353. <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.0353>
- Fraser, T., 1972. *Comparative Osteology Of The Shallow Water Cardinal Fishes (perciformes: Apogonidae) With Reference To The Systematics And Evolution Of The Family*. Bull. J. L. B. Smith Inst. Ich. Rhodes Univ. Grahamstown 34.
- Horn, M.H., 1975. Swimbladder state and structure in relation to behaviour and mode of life in stromateoid fishes. *Fish Bull* 73, 95–109.
- Kotlyar, A., 1986. Classification and distribution of the fishes of the family Anoplogasteridae (Beryciformes). *Journal of Ichthyology* 27, 133–153.
- Marohn, L., Schaber, M., Freese, M., Pohlmann, J.D., Wysujack, K., Czudaj, S., Blancke, T., Hanel, R., 2021. Distribution and diel vertical migration of mesopelagic fishes in the Southern Sargasso Sea — observations through hydroacoustics and stratified catches. *Mar. Biodivers.* 51, 87. <https://doi.org/10.1007/s12526-021-01216-6>
- Marshall, N., 1951. Bathypelagic fishes as sound scatterers in the ocean. *Journal of Marine Research* 10.
- McCune, A.R., Carlson, R.L., 2004. Twenty ways to lose your bladder: common natural mutants in zebrafish and widespread convergence of swim bladder loss among teleost fishes. *Evolution & development* 6, 246–259.
- McEachran, J., Fechhelm, J., 2006. *Fishes of the Gulf of Mexico, Volume 2: Scorpaeniformes to Tetraodontiformes*. <https://doi.org/10.7560/706347>
- Mejuto, J., García-Cortés, B., 2014. Reproductive activity of swordfish *Xiphias gladius*, in the Atlantic Ocean inferred on the basis of macroscopic indicators. *Rev. biol. mar. oceanogr.* 49, 427–447. <https://doi.org/10.4067/S0718-19572014000300003>
- Priede, I.G., 2017. *Deep-Sea Fishes: Biology, Diversity, Ecology and Fisheries*. Cambridge University Press, Cambridge. <https://doi.org/10.1017/9781316018330>
- Smith, M. M., Heemstra, P. C. (Eds.). (2012). *Smiths' sea fishes*. Springer Science & Business Media.
- Webb, J.F., Smith, W.L., Ketten, D.R., 2006. The laterophysic connection and swim bladder of butterflyfishes in the genus *Chaetodon* (Perciformes: Chaetodontidae). *J Morphol* 267, 1338–1355. <https://doi.org/10.1002/jmor.10480>

Whitehead, P.J.P., Blaxter, J.H.S., 1989. Swimbladder form in clupeoid fishes. *Zoological Journal of the Linnean Society* 97, 299–372. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1989.tb00107.x>

Yasuma, H., Sawada, K., Ohshima, T., Miyashita, K., Aoki, I., 2003. Target strength of mesopelagic lanternfishes (family Myctophidae) based on swimbladder morphology. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 60, 584–591.

Yasuma, H., Sawada, K., Takao, Y., Miyashita, K., Aoki, I., 2010. Swimbladder condition and target strength of myctophid fish in the temperate zone of the Northwest Pacific. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 67, 135–144.

Tableau A.3. Statistical distributions of input parameters of scattering models used in the uncertainty analysis. Uniform distribution with minimum and maximum values for g : density ratio, $L/2a$: length-to-width ratio, L/a : length-to-half-width, p_{swb} : percentage of fish body volume used to estimate swimbladder volume, L : length of the animal (in mm). The distribution of most parameters are centred around the reference value chosen in the scattering model or chosen from literature when available. Parameters distribution were evaluated from Love (1978), Lawson et al. (2004), Lavery et al. (2007), Yasuma et al. (2010) and Blanluet et al. (2019).

Parameter	Density contrast (g)	Sound speed contrast (h)	L/a	
Acoustic category				
Fishes without swimbladder	U(1.010, 1.020)	U(1.037, 1.0127)	U(3, 8)	
Amphipods	U(1.050, 1.065)	U(1.050, 1.065)	U(5, 10)	
Euphausiids, Decapods<25mm	U(1.004, 1.020)	U(1.007, 1.030)	U(8.5, 12.5)	
Euphausiids, Decapods>25mm	U(5.485 $\cdot 10^{-4} + 1.001$, 5.485 $\cdot 10^{-4} + 1.005$)	U(5.942 $\cdot 10^{-4} + 1.001$, 5.942 $\cdot 2 \cdot 10^{-4} + 1.007$)	U(8.5, 12.5)	
Gelatinous	U(0.995, 1.010)	U(0.995, 1.010)	U(7.5, 12.5)	
Squids	U(1.020, 1.043)	U(1.007, 1.053)	U(4, 8)	
Jellyfishes	U(1.010, 1.030)	U(1.010, 1.030)	NA	
Reflection coefficient (R)				
Gastropods	U(0.2, 0.8)			
	α_f (fish body)	θ	p_{swb}	b/a (gas inclusion)
Fish with swimbladder	U(3,8)	U(0,30)	U(1, 5.0)	U(1, 4)
Pneumatophore	NA	U(10,50)	NA	U(1.35, 3.35)

Tableau A.4. Performance comparison (AICc, Akaike Information Criteria corrected) of the principal GLM model tested for predicting $\Delta S_{v,38}$ day, $\Delta S_{v,38}$ night, $\Delta S_{v,70}$ day and $\Delta S_{v,70}$ night. In each cases, the GLM tested are indicated in lines. The predictors included in the different models tested are indicated with '+' and a blank space is left for parameters not included. Among the included parameters, '*' indicates those associated to a p-value<0.05 and when nothing is indicated: p-value>0.05. The AICc difference between the model with the lowest AICc and all the other models tested for each combination of frequency and time-period is shown in the dAICc column. In each $\Delta S_{v,f}$ day/night scenario, the model with the lowest AICc among all tested is highlighted in bold.

Predicted variable	Time-period	Predictors							AICc	dAICc
		d_{trawl}	$\log_{10}(\rho_{SWB})$	$\log_{10}(\rho_{crust})$	$\log_{10}(\rho_{gelat})$	% Biomass fish SWB	% Biomass crustaceans	% Biomass gelatinous		
$\Delta S_{v,38}$	DAY	+	+	+	+	+	+	+	336.9	15.2
		+	+						326.5	4.7
		+	+						323.9	2.2
			+						321.7	0
									323.5	1.7
									536.0	10.0
	NIGHT	+	+						625.0	99.1
		+	+						525.9	0
		+	+						533.9	8.0
		+	+						616.7	91.0
			+						630.0	104.0
									219.8	11.9
$\Delta S_{v,70}$	DAY	+	+	+	+	+	+	+	219.8	11.9
			+						208.0	0
		+	+						213.0	5.0
			+						210.7	2.8
			+						437.0	7.1
			+						430.0	0
	NIGHT	+	+						457.1	27.3
		+	+						433.5	3.6
		+	+						515.3	85.5
			+						471.2	41.4

Annexe B

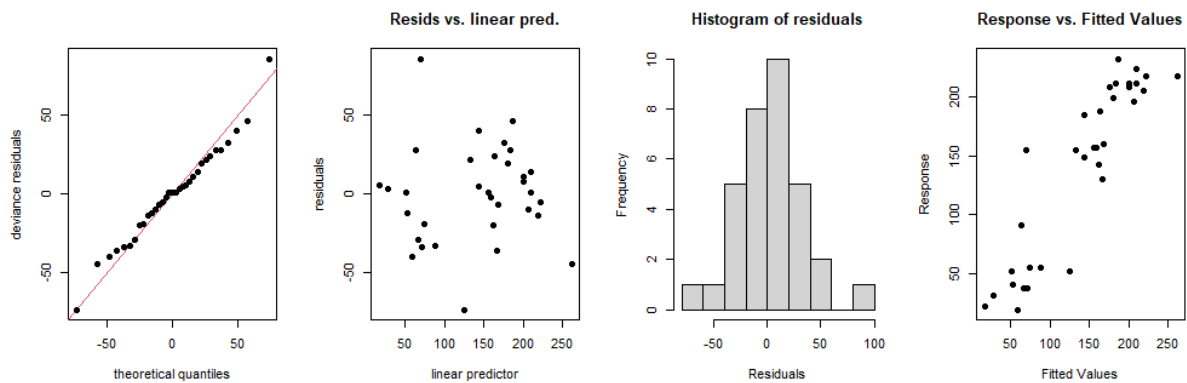


Figure B.1. Graphiques quantile-quantile (Q-Q) et GAM tests d'analyse des résidus du GAM étudiant l'impact des variables environnementales sur Bas de SSL de nuit. Les graphiques quantile-quantile normaux (1^{er} graphique) se rapprochent d'une ligne droite, suggérant une distribution raisonnable. Les graphiques des résidus par rapport au prédicteur linéaire (2^e graphique) ne montrent pas de signes d'hétéroscédasticité. L'histogramme des résidus (3^e graphique) semble conforme à la normalité. Les graphiques de réponse par rapport aux valeurs ajustées montrent des relations linéaires positives (4^e graphique).

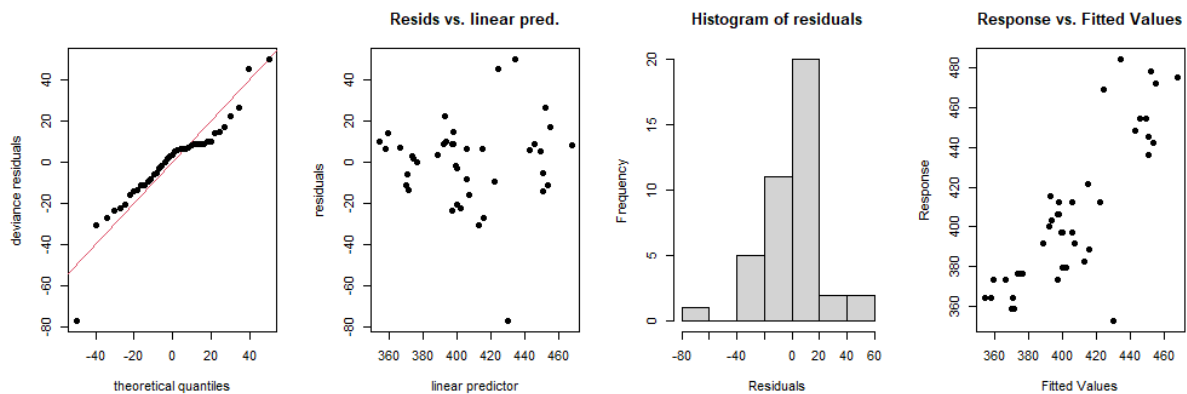


Figure B.2 Graphiques quantile-quantile (Q-Q) et GAM tests d'analyse des résidus du GAM étudiant l'impact des variables environnementales sur Haut de SSL de jour. Les graphiques quantile-quantile normaux (1^{er} graphique) ne suivent pas parfaitement une ligne droite, suggérant une distribution qui n'est pas entièrement normale, avec des valeurs fortes aux extrémités de la distribution. Les graphiques des résidus par rapport au prédicteur linéaire (2^e graphique) ne montrent pas de signes d'hétéroscédasticité. L'histogramme des résidus (3^e graphique) indique des résidus qui se rapprochent d'une distribution normale, mais présentent des valeurs extrêmes fortes. Les graphiques de réponse par rapport aux valeurs ajustées montrent des relations linéaires positives (4^e graphique).

Références

- Agersted, M. D., Khodabandeloo, B., Liu, Y., Melle, W., and Klevjer, T. A. 2021a. Application of an unsupervised clustering algorithm on *in situ* broadband acoustic data to identify different mesopelagic target types. *ICES Journal of Marine Science*, 78: 2907–2921.
- Agersted, M. D., Khodabandeloo, B., Klevjer, T. A., García-Seoane, E., Strand, E., Underwood, M. J., and Melle, W. 2021b. Mass estimates of individual gas-bearing mesopelagic fish from *in situ* wideband acoustic measurements ground-truthed by biological net sampling. *ICES Journal of Marine Science*, 78: 3658–3673.
- Ainslie, M. A., and Leighton, T. G. 2011. Review of scattering and extinction cross-sections, damping factors, and resonance frequencies of a spherical gas bubble. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 130: 3184–3208.
- Aksnes, D., Løtvedt, A., Lindemann, C., Calleja, M., Morán, X., Kaarvedt, S., and Thingstad, T. 2023. Effects of migrating mesopelagic fishes on the biological carbon pump. *Marine Ecology Progress Series*, 717: 107–126.
- Albonetti, L., Maiello, G., Cariani, A., Carpentieri, P., Ferrari, A., Sbrana, A., Shum, P., *et al.* 2023. DNA metabarcoding of trawling bycatch reveals diversity and distribution patterns of sharks and rays in the central Tyrrhenian Sea. *ICES Journal of Marine Science*, 80: 664–674.
- Albouy, C., Archambault, P., Appeltans, W., Araújo, M. B., Beauchesne, D., Cazelles, K., Cirtwill, A. R., *et al.* 2019. The marine fish food web is globally connected. *Nature Ecology & Evolution*, 3: 1153–1161.
- Allain, V., and Menkes, C. 2011a. NECTALIS-1 cruise, Alis R/V. Sismar. <https://campagnes.flotteoceanographique.fr/campagnes/11100050/>.
- Allain, V., and Menkes, C. 2011b. NECTALIS-2 cruise, Alis R/V. Sismar. <https://campagnes.flotteoceanographique.fr/campagnes/11100070/>.
- Allain, V., Nicol, S., Polovina, J., Coll, M., Olson, R., Griffiths, S., Dambacher, J., *et al.* 2012. International workshop on opportunities for ecosystem approaches to fisheries management in the Pacific Ocean tuna fisheries. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 22: 29–33.
- Allain, V., and Menkes, C. 2014. NECTALIS-3 cruise, Alis R/V. Sismar. <https://campagnes.flotteoceanographique.fr/campagnes/14004900/>.
- Allain, V., and Menkes, C. 2015. NECTALIS-4 cruise, Alis R/V. Sismar. <https://campagnes.flotteoceanographique.fr/campagnes/15004000/>.
- Allain, V., and Menkes, C. 2016. NECTALIS-5 cruise, Alis R/V. Sismar. <https://campagnes.flotteoceanographique.fr/campagnes/16004200/>.
- Allain, V., and Menkes, C. 2018. WALLALIS cruise, Alis R/V. Sismar. <https://campagnes.flotteoceanographique.fr/campagnes/18000523/>.
- Allken, V., Rosen, S., Handegard, N. O., and Malde, K. 2021. A deep learning-based method to identify and count pelagic and mesopelagic fishes from trawl camera images. *ICES Journal of Marine Science*, 78: 3780–3792.
- Andersen, L. N., Chu, D., Heimvoll, H., Korneliussen, R., Macaulay, G. J., and Ona, E. 2021. Quantitative processing of broadband data as implemented in a scientific splitbeam echosounder. *arXiv*. <https://arxiv.org/abs/2104.07248>.
- Anderson, T. R., Martin, A. P., Lampitt, R. S., Trueman, C. N., Henson, S. A., and Mayor, D. J. 2019. Quantifying carbon fluxes from primary production to mesopelagic fish using a simple food web model. *ICES Journal of Marine Science*, 76: 690–701.
- Anderson, V. C. 1950. Sound scattering from a fluid sphere. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 22: 426–431.
- Andreeva, I. B. 1964. Scattering of sound by air bladders of fish in deep sound-scattering ocean layers. English translation in *Sov. Phys. Acoust.*, 10: 17–20.

- Annasawmy, P., Ternon, J.-F., Cotel, P., Cherel, Y., Romanov, E. V., Roudaut, G., Lebourges-Dhaussy, A., *et al.* 2019. Micronekton distributions and assemblages at two shallow seamounts of the south-western Indian Ocean: Insights from acoustics and mesopelagic trawl data. *Progress in Oceanography*, 178: 102161.
- Archibald, K. M., Siegel, D. A., and Doney, S. C. 2019. Modeling the Impact of Zooplankton Diel Vertical Migration on the Carbon Export Flux of the Biological Pump. *Global Biogeochemical Cycles*, 33: 181–199.
- Ariza, A., Garijo, J. C., Landeira, J. M., Bordes, F., and Hernández-León, S. 2015. Migrant biomass and respiratory carbon flux by zooplankton and micronekton in the subtropical northeast Atlantic Ocean (Canary Islands). *Progress in Oceanography*, 134: 330–342.
- Ariza, A., Landeira, J. M., Escánez, A., Wienerroither, R., Aguilar de Soto, N., Røstad, A., Kaartvedt, S., *et al.* 2016. Vertical distribution, composition and migratory patterns of acoustic scattering layers in the Canary Islands. *Journal of Marine Systems*, 157: 82–91.
- Ariza, A., Lengaigne, M., Menkes, C., Lebourges-Dhaussy, A., Receveur, A., Gorgues, T., Habasque, J., *et al.* 2022a. Global decline of pelagic fauna in a warmer ocean. *Nature Climate Change*, 12: 928–934.
- Ariza, A., Lebourges-Dhaussy, A., Nerini, D., Pauthenet, E., Roudaut, G., Assunção, R., Tosetto, E., *et al.* 2022b. Acoustic seascape partitioning through functional data analysis. *Journal of Biogeography*: jbi.14534.
- Arreguín-Sánchez, F. 1996. Catchability: a key parameter for fish stock assessment. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* volume, 6: 22.
- Assunção, R., Lebourges-Dhaussy, A., Da Silva, A. C., Roudaut, G., Ariza, A., Eduardo, L. N., Queiroz, S., *et al.* 2023. Fine-scale vertical relationships between environmental conditions and sound scattering layers in the Southwestern Tropical Atlantic. *PLOS ONE*, 18: e0284953.
- Assunção, R. V., Silva, A. C., Roy, A., Bourlès, B., Silva, C. H. S., Ternon, J.-F., Araujo, M., *et al.* 2020. 3D characterisation of the thermohaline structure in the southwestern tropical Atlantic derived from functional data analysis of in situ profiles. *Progress in Oceanography*, 187: 102399.
- Barbin, L., Lebourges-Dhaussy, A., Allain, V., Receveur, A., Lehodey, P., Habasque, J., Vourey, E., *et al.* 2024. Comparative analysis of day and night micronekton abundance estimates in west Pacific between acoustic and trawl surveys. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 204: 104221.
- Barham, E. G. 1966. Deep Scattering Layer Migration and Composition: Observations from a Diving Saucer. *Science*, 151: 1399–1403.
- Bassett, C., De Robertis, A., and Wilson, C. D. 2018. Broadband echosounder measurements of the frequency response of fishes and euphausiids in the Gulf of Alaska. *ICES Journal of Marine Science*, 75: 1131–1142.
- Bassett, C., Lavery, A. C., Stanton, T. K., and Cotter, E. D. 2020. Frequency- and depth-dependent target strength measurements of individual mesopelagic scatterers. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 148: EL153–EL158.
- Bell, J. D., Johnson, J. E., and Hobday, A. J. 2011. Vulnerability of Tropical Pacific Fisheries and Aquaculture to Climate Change. Secretariat of the Pacific Community, Noumea, New Caledonia.
- Bell, J. D., Senina, I., Adams, T., Aumont, O., Calmettes, B., Clark, S., Dessert, M., *et al.* 2021. Pathways to sustaining tuna-dependent Pacific Island economies during climate change. *Nature Sustainability*, 4: 900–910.
- Benfield, M. C., Lavery, A. C., Wiebe, P. H., Greene, C. H., Stanton, T. K., and Copley, N. J. 2003. Distributions of physonect siphonulae in the Gulf of Maine and their potential as important sources of acoustic scattering. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 60: 14.
- Benoit-Bird, K. J. 2009. The effects of scattering-layer composition, animal size, and numerical density on the frequency response of volume backscatter. *ICES Journal of Marine Science*, 66: 582–593.

- Benoit-Bird, K. J., Au, W. W. L., and Wisdom, D. W. 2009. Nocturnal light and lunar cycle effects on diel migration of micronekton. *Limnology and Oceanography*, 54: 1789–1800.
- Benoit-Bird, K. J., and Lawson, G. L. 2016. Ecological insights from pelagic habitats acquired using active acoustic techniques. *Annual Review of Marine Science*, 8: 463–490.
- Benoit-Bird, K. J., Moline, M. A., and Southall, B. L. 2017. Prey in oceanic sound scattering layers organize to get a little help from their friends. *Limnology and Oceanography Letters*, 62: 2788–2798.
- Benoit-Bird, K. J., and Moline, M. A. 2021. Vertical migration timing illuminates the importance of visual and nonvisual predation pressure in the mesopelagic zone. *Limnology and Oceanography*, 66: 3010–3019.
- Benoit-Bird, K. J., Waluk, C. M., Martin, E. J., Reisenbichler, K. R., Sherlock, R. E., McGill, P. R., and Robison, B. H. 2023. Schrödinger’s fish: Examining the robotic observer effect on pelagic animals. *Limnology and Oceanography: Methods*: lom3.10565.
- Bertrand, A., Le Borgne, R., and Josse, E. 1999. Acoustic characterisation of micronekton distribution in French Polynesia. *Marine Ecology Progress Series*, 191: 127–140.
- Bertrand, A., Bard, F.-X., and Josse, E. 2002. Tuna food habits related to the micronekton distribution in French Polynesia. *Marine Biology*, 140: 1023–1037.
- Bertrand, A., Ballón, M., and Chaigneau, A. 2010. Acoustic Observation of Living Organisms Reveals the Upper Limit of the Oxygen Minimum Zone. *PLoS ONE*, 5: e10330.
- Bessey, C., Neil Jarman, S., Simpson, T., Miller, H., Stewart, T., Kenneth Keesing, J., and Berry, O. 2021. Passive eDNA collection enhances aquatic biodiversity analysis. *Communications Biology*, 4: 236.
- Bethke, E., Arrhenius, F., Cardinale, M., and Håkansson, N. 1999. Comparison of the selectivity of three pelagic sampling trawls in a hydroacoustic survey. *Fisheries Research*, 44: 15–23.
- Bianchi, D., Galbraith, E. D., Carozza, D. A., Mislán, K. A. S., and Stock, C. A. 2013. Intensification of open-ocean oxygen depletion by vertically migrating animals. *Nature Geoscience*, 6: 545–548.
- Bianchi, D., and Mislán, K. A. S. 2016. Global patterns of diel vertical migration times and velocities from acoustic data: Global patterns of diel vertical migration. *Limnology and Oceanography*, 61: 353–364.
- Bisson, K., McMonagle, H., Iglesias, I., Halfter, S., and Gallo, N. 2023. Five reasons to take the precautionary approach to deep sea exploitation. *Communications Earth & Environment*, 4: 152.
- Blackburn, M. 1968. Micronekton of the eastern tropical Pacific Ocean: Family composition, distribution, abundance, and relations to tuna. *Fisheries Bulletin US*, 67: 71–115.
- Blackman, S. S. 1986. Multiple-target tracking with radar applications. Dedham.
- Blanluet, A., Doray, M., Berger, L., Romagnan, J.-B., Le Bouffant, N., Lehuta, S., and Petitgas, P. 2019. Characterization of sound scattering layers in the Bay of Biscay using broadband acoustics, nets and video. *PLOS ONE*, 14: e0223618.
- Blanluet, A., Game, E. T., Dunn, D. C., Everett, J. D., Lombard, A. T., and Richardson, A. J. 2023. Evaluating ecological benefits of oceanic protected areas. *Trends in Ecology & Evolution*: 39: 175–187.
- Bonnet, S., Caffin, M., Berthelot, H., and Moutin, T. 2017. Hot spot of N₂ fixation in the western tropical South Pacific pleads for a spatial decoupling between N₂ fixation and denitrification. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114.
- Bopp, L. 2021. “Birth” of the modern ocean twilight zone. *Science*, 371: 1099–1100.
- Boswell, K. M., D’Elia, M., Johnston, M. W., Mohan, J. A., Warren, J. D., Wells, R. J. D., and Sutton, T. T. 2020. Oceanographic Structure and Light Levels Drive Patterns of Sound Scattering Layers in a Low-Latitude Oceanic System. *Frontiers in Marine Science*, 7: 51.
- Boyd, P. W., and Trull, T. W. 2007. Understanding the export of biogenic particles in oceanic waters: Is there consensus? *Progress in Oceanography*, 72: 276–312.
- Boyd, P. W., Claustre, H., Levy, M., Siegel, D. A., and Weber, T. 2019. Multi-faceted particle pumps drive carbon sequestration in the ocean. *Nature*, 568: 327–335.

- Braun, C. D., Arostegui, M. C., Thorrold, S. R., Papastamatiou, Y. P., Gaube, P., Fontes, J., and Afonso, P. 2022. The Functional and Ecological Significance of Deep Diving by Large Marine Predators. *Annual Review of Marine Science*, 14: 129–159.
- Brierley, A. S., Axelsen, B. E., Boyer, D. C., Lynam, C. P., Didcock, C. A., Boyer, H. J., Sparks, C. A. J., *et al.* 2004. Single-target echo detections of jellyfish. *ICES Journal of Marine Science*, 61: 383–393.
- Brierley, A. S. 2014. Diel vertical migration. *Current Biology*, 24: R1074–R1076.
- Brill, R. W., Block, B. A., Boggs, C. H., Bigelow, K. A., Freund, E. V., and Marcinek, D. J. 1999. Horizontal movements and depth distribution of large adult yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) near the Hawaiian Islands, recorded using ultrasonic telemetry: implications for the physiological ecology of pelagic fishes. *Marine Biology*, 133: 395–408.
- Bris, N. L., and Levin, L. A. 2020. Climate change cumulative impacts on deep-sea ecosystems. *In* *Natural Capital and Exploitation of the Deep Ocean*, pp. 161–182. Oxford University Press.
- Brodeur, R. D., Seki, M. P., Pakhomov, E. A., and Suntsov, A. V. 2004. Micronekton - What are they and why are they important? *PICES Press*, 13: 7–11.
- Bryndum-Buchholz, A., Tittensor, D. P., Blanchard, J. L., Cheung, W. W. L., Coll, M., Galbraith, E. D., Jennings, S., *et al.* 2019. Twenty-first-century climate change impacts on marine animal biomass and ecosystem structure across ocean basins. *Global Change Biology*, 25: 459–472.
- Buesseler, K. O., Jin, D., Kourantidou, M., Levin, D. S., Ramakrishna, K., and Renaud, P. 2022. The ocean twilight zone's role in climate change. Woods Hole Oceanographic Institution.
- Burgos, J. M., and Horne, J. K. 2008. Characterization and classification of acoustically detected fish spatial distributions. *ICES Journal of Marine Science*, 65: 1235–1247.
- Cade, D. E., and Benoit-Bird, K. J. 2014. An automatic and quantitative approach to the detection and tracking of acoustic scattering layers. *Limnology and Oceanography: Methods*, 12: 742–756.
- Cade, D. E., and Benoit-Bird, K. J. 2015. Depths, migration rates and environmental associations of acoustic scattering layers in the Gulf of California. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 102: 78–89.
- Calise, L., and Knutsen, T. 2012. Multifrequency target strength of northern krill (*Meganyctiphanes norvegica*) swimming horizontally. *ICES Journal of Marine Science*, 69: 119–130.
- Canganella, F., and Kato, C. 2014. Deep-Ocean Ecosystems. eLS. <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/9780470015902.a0003192.pub2>.
- Cascão, I., Domokos, R., Lammers, M. O., Santos, R. S., and Silva, M. A. 2019. Seamount effects on the diel vertical migration and spatial structure of micronekton. *Progress in Oceanography*, 175: 1–13.
- Casey, J. M., and Myers, R. A. 1998. Diel variation in trawl catchability: is it as clear as day and night? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 55: 2329–2340.
- Cavan, E. L., Laurenceau-Cornec, E. C., Bressac, M., and Boyd, P. W. 2019. Exploring the ecology of the mesopelagic biological pump. *Progress in Oceanography*, 176: 102125.
- Chacate, O. E., Coetzee, J. C., and Axelsen, B. E. 2024. Hydro-acoustic classification and abundance estimation of mesopelagic fish in deep scattering layers (DSL) of the Indian Ocean. *ICES Journal of Marine Science: fsae028*.
- Choy, C., Wabnitz, C., Weijerman, M., Woodworth-Jefcoats, P., and Polovina, J. 2016. Finding the way to the top: how the composition of oceanic mid-trophic micronekton groups determines apex predator biomass in the central North Pacific. *Marine Ecology Progress Series*, 549: 9–25.
- Christensen, V., Coll, M., Piroddi, C., Steenbeek, J., Buszowski, J., and Pauly, D. 2014. A century of fish biomass decline in the ocean. *Marine Ecology Progress Series*, 512: 155–166.
- Chu, D., Foote, K. G., and Stanton, T. K. 1993. Further analysis of target strength measurements of Antarctic krill at 38 and 120 kHz: Comparison with deformed cylinder model and inference of orientation distribution. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 93: 2985–2988.
- Chu, D., and Stanton, T. K. 1998. Application of pulse compression techniques to broadband acoustic scattering by live individual zooplanktona): 17.

- Chu, D., and Ye, Z. 1999. A phase-compensated distorted wave Born approximation representation of the bistatic scattering by weakly scattering objects: Application to zooplankton. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 106: 1732–1743.
- Claustre, H., Sciandra, A., and Vaultot, D. 2008. Introduction to the special section bio-optical and biogeochemical conditions in the South East Pacific in late 2004: the BIOSOPE program. *Biogeosciences*, 5: 679–691.
- Clay, C. S., and Horne, J. K. 1994. Acoustic models of fish: The Atlantic cod (*Gadus morhua*). *The Journal of the Acoustical Society of America*, 96: 1661–1668.
- Costello, M. J., Cheung, A., and De Hauwere, N. 2010. Surface Area and the Seabed Area, Volume, Depth, Slope, and Topographic Variation for the World's Seas, Oceans, and Countries. *Environmental Science & Technology*, 44: 8821–8828.
- Cote, D., McClenaghan, B., Desforges, J., Fahner, N. A., Hajibabaei, M., Chawarski, J., Roul, S., *et al.* 2023. Comparing eDNA metabarcoding and conventional pelagic netting to inform biodiversity monitoring in deep ocean environments. *ICES Journal of Marine Science*: fsad169.
- Cotter, E., Bassett, C., and Lavery, A. 2021a. Comparison of mesopelagic organism abundance estimates using *in situ* target strength measurements and echo-counting techniques. *JASA Express Letters*, 1: 040801.
- Cotter, E., Bassett, C., and Lavery, A. 2021b. Classification of broadband target spectra in the mesopelagic using physics-informed machine learning. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 149: 3889–3901.
- Criales-Hernández, M. I., Schwaborn, R., Graco, M., Ayón, P., Hirche, H.-J., and Wolff, M. 2008. Zooplankton vertical distribution and migration off Central Peru in relation to the oxygen minimum layer. *Helgoland Marine Research*, 62: 85–100.
- Cutter, G. R., Reiss, C. S., Nylund, S., and Watters, G. M. 2022. Antarctic Krill Biomass and Flux Measured Using Wideband Echosounders and Acoustic Doppler Current Profilers on Submerged Moorings. *Frontiers in Marine Science*, 9: 784469.
- Czudaj, S., Koppelman, R., Möllmann, C., Schaber, M., and Fock, H. O. 2021. Community structure of mesopelagic fishes constituting sound scattering layers in the eastern tropical North Atlantic. *Journal of Marine Systems*, 224: 103635.
- Dandonneau, Y. 1999. Introduction to special section: Biogeochemical conditions in the equatorial Pacific in late 1994. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 104: 3291–3295.
- Davies, T. K., Martin, S., Mees, C., Chassot, E., and Kaplan, D. M. 2012. A review of the conservation benefits of marine protected areas for pelagic species associated with fisheries.
- Davis, M., Faurby, S., and Svenning, J.-C. 2018. Mammal diversity will take millions of years to recover from the current biodiversity crisis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115: 11262–11267.
- Davison, P., Lara-Lopez, A., and Anthony Koslow, J. 2015a. Mesopelagic fish biomass in the southern California current ecosystem. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 112: 129–142.
- Davison, P. C., Checkley, D. M., Koslow, J. A., and Barlow, J. 2013. Carbon export mediated by mesopelagic fishes in the northeast Pacific Ocean. *Progress in Oceanography*, 116: 14–30.
- Davison, P. C., Koslow, J. A., and Kloser, R. J. 2015b. Acoustic biomass estimation of mesopelagic fish: backscattering from individuals, populations, and communities. *ICES Journal of Marine Science*, 72: 1413–1424.
- De Robertis, A., Taylor, K., Wilson, C. D., and Farley, E. V. 2017a. Abundance and distribution of Arctic cod (*Boreogadus saida*) and other pelagic fishes over the U.S. Continental Shelf of the Northern Bering and Chukchi Seas. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 135: 51–65.
- De Robertis, A., Taylor, K., Williams, K., and Wilson, C. D. 2017b. Species and size selectivity of two midwater trawls used in an acoustic survey of the Alaska Arctic. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 135: 40–50.

- Delcroix, T., Alory, G., Cravatte, S., Corrège, T., and McPhaden, M. J. 2011. A gridded sea surface salinity data set for the tropical Pacific with sample applications (1950–2008). *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 58: 38–48.
- Demer, D. A., Berger, L., Bernasconi, M., Bethke, E., Boswell, K. M., Chu, D., Domokos, R., *et al.* 2015. Calibration of acoustic instruments. *ICES Cooperative Research Report*, 326: 133.
- Demer, D. A., Andersen, L. N., Basset, C., and Berger, L. 2017. 2016 USA Norway EK80 Workshop Report: Evaluation of a wideband echosounder for fisheries and marine ecosystem science. ICES.
- Dornan, T., Fielding, S., Saunders, R. A., and Genner, M. J. 2019. Swimbladder morphology masks Southern Ocean mesopelagic fish biomass. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 286: 20190353.
- Dornan, T., Fielding, S., Saunders, R. A., and Genner, M. J. 2022. Large mesopelagic fish biomass in the Southern Ocean resolved by acoustic properties. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 289: 20211781.
- Drazen, J. C., Smith, C. R., Gjerde, K. M., Haddock, S. H. D., Carter, G. S., Choy, C. A., Clark, M. R., *et al.* 2020. Midwater ecosystems must be considered when evaluating environmental risks of deep-sea mining. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117: 17455–17460.
- Ducklow, H., Cimino, M., Dunton, K. H., Fraser, W. R., Hopcroft, R. R., Ji, R., Miller, A. J., *et al.* 2022. Marine Pelagic Ecosystem Responses to Climate Variability and Change. *BioScience*, 72: 827–850.
- Dunn, M., Pedersen, G., Basedow, S. L., Daase, M., Falk-Petersen, S., Bachelot, L., Camus, L., *et al.* 2023. Inverse method applied to autonomous broadband hydroacoustic survey detects higher densities of zooplankton in near-surface aggregations than vessel-based net survey. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 80: 451–467.
- Dunning, J., Jansen, T., Fenwick, A. J., and Fernandes, P. G. 2023. A new in-situ method to estimate fish target strength reveals high variability in broadband measurements. *Fisheries Research*, 261: 106611.
- Durden, J. M., Lallier, L. E., Murphy, K., Jaeckel, A., Gjerde, K., and Jones, D. O. B. 2018. Environmental Impact Assessment process for deep-sea mining in ‘the Area’. *Marine Policy*, 87: 194–202.
- Eduardo, L. N., Mincarone, M. M., Villarins, B. T., Frédou, T., Lira, A. S., Bertrand, A., and Lucena-Frédou, F. 2019. Length–weight relationships of eleven mesopelagic fishes from oceanic islands of the Southwestern Tropical Atlantic. *Journal of Applied Ichthyology*, 35: 605–607.
- Eduardo, L. N., Lucena-Frédou, F., Lanco Bertrand, S., Lira, A. S., Mincarone, M. M., Nunes, G. T., Frédou, T., *et al.* 2023. From the light blue sky to the dark deep sea: Trophic and resource partitioning between epipelagic and mesopelagic layers in a tropical oceanic ecosystem. *Science of The Total Environment*, 878: 163098.
- Eldin, G., Delcroix, T., and Rodier, M. 2004. The frontal area at the eastern edge of the western equatorial Pacific warm pool in April 2001. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 109: 2003JC002088.
- Escalle, L., Gaertner, D., Chavance, P., Murua, H., Simier, M., Pascual-Alayón, P. J., Ménard, F., *et al.* 2019. Catch and bycatch captured by tropical tuna purse-seine fishery in whale and whale shark associated sets: comparison with free school and FAD sets. *Biodiversity and Conservation*, 28: 467–499.
- Escobar-Flores, P. C., Ladróit, Y., and O’Driscoll, R. L. 2019. Acoustic assessment of the micronekton community on the Chatham Rise, New Zealand, using a semi-automated approach. *Frontiers in Marine Science*, 6: 507.
- Eyring, C. F., Christensen, R. J., and Raitt, R. W. 1948. Reverberation in the Sea. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 20: 462–475.
- FAO. 2018. The state of world fisheries and aquaculture. Meeting the sustainable development goals. Rome.

- Feuillade, C., and Nero, R. W. 1998. A viscous-elastic swimbladder model for describing enhanced-frequency resonance scattering from fish. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 103: 3245–3255.
- Fieux, M., and Andrié, C. 2019. *L'océan planétaire*. Les Presses de l'ENSTA.
- Fjeld, K., Tiller, R., Grimaldo, E., Grimsmo, L., and Standal, I.-B. 2023. Mesopelagics—New gold rush or castle in the sky? *Marine Policy*, 147: 105359.
- Foote, K. G. 1983. Linearity of fisheries acoustics, with addition theorems. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 73: 1932–1940.
- Foote, K. G., Knudsen, H. P., Vestnes, G., MacLennan, D. N., and Simmonds, E. J. 1987. Calibration of acoustic instruments for fish density estimation: A practical guide. ICES Cooperative Research Reports (CRR).
- Foote, K. G., and Traynor, J. J. 1988. Comparison of walleye pollock target strength estimates determined from *in situ* measurements and calculations based on swimbladder form. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 83: 9–17.
- Foote, K. G., and Francis, D. T. I. 2002. Comparing Kirchhoff-approximation and boundary-element models for computing gadoid target strengths. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 111: 1644–1654.
- Fox, J., and Weisberg, S. 2019. *An R Companion to Applied Regression*. Sage, Thousand Oaks CA. <https://www.john-fox.ca/Companion/index.html>.
- Froese, R., Thorson, J. T., and Reyes, R. B. 2014. A Bayesian approach for estimating length-weight relationships in fishes. *Journal of Applied Ichthyology*, 30: 78–85.
- Furusawa, M. 1988. Prolate spheroidal models for predicting general trends of fish target strength. *Journal of the Acoustical Society of Japan (E)*, 9: 13–24.
- Gasparin, F., Ganachaud, A., and Maes, C. 2011. A western boundary current east of New Caledonia: Observed characteristics. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 58: 956–969.
- Gastauer, S., Chu, D., and Cox, M. J. 2019. ZooScatR—An R package for modelling the scattering properties of weak scattering targets using the distorted wave Born approximation. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 145: EL102–EL108.
- Gastauer, S., Nickels, C. F., and Ohman, M. D. 2022. Body size- and season-dependent diel vertical migration of mesozooplankton resolved acoustically in the San Diego Trough. *Limnology and Oceanography*, 67: 300–313.
- Gatto, A., Sadik-Zada, E. R., Özbek, S., Kieu, H., and Nguyen Huynh, N. T. 2023. Deep-sea fisheries as resilient bioeconomic systems for food and nutrition security and sustainable development. *Resources, Conservation and Recycling*, 197: 106907.
- Geoffroy, M., Langbehn, T., Priou, P., Varpe, Ø., Johnsen, G., Le Bris, A., Fisher, J. A. D., *et al.* 2021. Pelagic organisms avoid white, blue, and red artificial light from scientific instruments. *Scientific Reports*, 11: 14941.
- Gjøsaeter, J., and Kawaguchi, K. 1980. A review of the world resources of mesopelagic fish. FAO Fisheries Technical Paper.
- Gorska, N., Schmidt, B., Węśławski, J. M., Grabowski, M., Dragan-Górska, A., Szczucka, J., and Beszczynska-Möller, A. 2023. Fish in Kongsfjorden under the influence of climate warming. *Frontiers in Marine Science*, 10: 1213081.
- Govindarajan, A. F., McCartin, L., Adams, A., Allan, E., Belani, A., Francolini, R., Fujii, J., *et al.* 2022. Improved biodiversity detection using a large-volume environmental DNA sampler with in situ filtration and implications for marine eDNA sampling strategies. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 189: 103871.
- Govindarajan, A. F., Llopiz, J. K., Caiger, P. E., Jech, J. M., Lavery, A. C., McMonagle, H., Wiebe, P. H., *et al.* 2023. Assessing mesopelagic fish diversity and diel vertical migration with environmental DNA. *Frontiers in Marine Science*, 10: 1219993.
- Graham, W., Martin, D., and Martin, J. 2003. In situ quantification and analysis of large jellyfish using a novel video profiler. *Marine Ecology Progress Series*, 254: 129–140.

- Grassian, B., Roman, C., Warren, J. D., and Casagrande, D. 2023. High-resolution measurements of the epipelagic and mesopelagic ocean by a profiling vehicle equipped with environmental sensors and a broadband echosounder. *Limnology and Oceanography: Methods*, 21: 106–125.
- Grimaldo, E., Herrmann, B., Brčić, J., Cerbule, K., Brinkhof, J., Grimsmo, L., and Jacques, N. 2022. Prediction of potential net panel selectivity in mesopelagic trawls. *Ocean Engineering*, 260: 111964.
- Hampton, J., Lehodey, P., Senina, I., Nicol, S., Scutt Phillips, J., and Tiamere, K. 2023. Limited conservation efficacy of large-scale marine protected areas for Pacific skipjack and bigeye tunas. *Frontiers in Marine Science*, 9: 1060943.
- Hansen, A. N., and Visser, A. W. 2016. Carbon export by vertically migrating zooplankton: an optimal behavior model: Optimal vertical migration and carbon export. *Limnology and Oceanography*, 61: 701–710.
- Haslett, R. W. G. 1965. Acoustic backscattering cross sections of fish at three frequencies and their representation on a universal graph. *British Journal of Applied Physics*, 16: 1143–1150.
- Hays, G. C. 2003. A review of the adaptive significance and ecosystem consequences of zooplankton diel vertical migrations. *Hydrobiologia*, 503: 163–170.
- Hazen, E. L. 2022. Climate change ‘heard’ in the ocean depths. *Nature Climate Change*, 12: 891–892.
- He, X., Jeffery, N. W., Stanley, R. R. E., Hamilton, L. C., Rubidge, E. M., and Abbott, C. L. 2023. eDNA metabarcoding enriches traditional trawl survey data for monitoring biodiversity in the marine environment. *ICES Journal of Marine Science: fsad083*.
- Heino, M., Porteiro, F. M., Sutton, T. T., Falkenhaus, T., Godø, O. R., and Piatkowski, U. 2011. Catchability of pelagic trawls for sampling deep-living nekton in the mid-North Atlantic. *ICES Journal of Marine Science*, 68: 377–389.
- Henschke, N., Everett, J. D., Richardson, A. J., and Suthers, I. M. 2016. Rethinking the Role of Salps in the Ocean. *Trends in Ecology & Evolution*, 31: 720–733.
- Hernandez-Leon, S., Franchy, G., Moyano, M., Menéndez, I., Schmoker, C., and Putzeys, S. 2010. Carbon sequestration and zooplankton lunar cycles: Could we be missing a major component of the biological pump? *Limnology and Oceanography*, 55: 2503–2512.
- Hernández-León, S., Olivar, M. P., Fernández de Puellas, M. L., Bode, A., Castellón, A., López-Pérez, C., Tuset, V. M., *et al.* 2019. Zooplankton and Micronekton Active Flux Across the Tropical and Subtropical Atlantic Ocean. *Frontiers in Marine Science*, 6: 535.
- Hidalgo, M., and Browman, H. I. 2019. Developing the knowledge base needed to sustainably manage mesopelagic resources. *ICES Journal of Marine Science*, 76: 609–615.
- Hill Cruz, M., Kriest, I., and Getzlaff, J. 2023. Diving deeper: Mesopelagic fish biomass estimates comparison using two different models. *Frontiers in Marine Science*, 10: 1121569.
- Hoagland, P., Jin, D., Holland, M., Kostel, K., Taylor, E., Renier, N., and Holmes, M. 2019. Value beyond view: illuminating the human benefits of the ocean twilight zone. Woods Hole Oceanographic Institution, Woods Hole, MA. <https://hdl.handle.net/1912/25013>.
- Holliday, D. V. 1972. Resonance Structure in Echoes from Schooled Pelagic Fish. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 51: 1322–1332.
- Holliday, D. V., and Pieper, R. E. 1980. Volume scattering strengths and zooplankton distributions at acoustic frequencies between 0.5 and 3 MHz. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 67: 135–146.
- Horne, J. K. 2000. Acoustic approaches to remote species identification: a review: Acoustic species identification. *Fisheries Oceanography*, 9: 356–371.
- Irigoien, X., Klevjer, T. A., Røstad, A., Martinez, U., Boyra, G., Acuña, J. L., Bode, A., *et al.* 2014. Large mesopelagic fishes biomass and trophic efficiency in the open ocean. *Nature Communications*, 5: 3271.
- Izard, L., Fonvieille, N., Merland, C., Koubbi, P., Nerini, D., Habasque, J., Lebourges-Dhaussy, A., *et al.* 2024. Decomposing acoustic signal reveals the pelagic response to a frontal system. *Journal of Marine Systems*, 243: 103951.

- Jech, J. M., and Michaels, W. L. 2006. A multifrequency method to classify and evaluate fisheries acoustics data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 63: 2225–2235.
- Jech, J. M., Horne, J. K., Chu, D., Demer, D. A., Francis, D. T. I., Gorska, N., Jones, B., *et al.* 2015. Comparisons among ten models of acoustic backscattering used in aquatic ecosystem research. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 138: 3742–3764.
- Jech, J. M., Lawson, G. L., and Lowe, M. R. 2018. Comparing acoustic classification methods to estimate krill biomass in the Georges Bank region from 1999 to 2012: Georges Bank krill biomass. *Limnology and Oceanography: Methods*, 16: 680–695.
- Jennings, S., Pinnegar, J. K., Polunin, N. V. C., and Boon, T. W. 2001. Weak cross-species relationships between body size and trophic level belie powerful size-based trophic structuring in fish communities. *Journal of Animal Ecology*, 70: 934–944.
- Johnson, M. W. 1948. Sound as a tool in marine ecology, from data on biological noises and the deep scattering layer. *Journal of Marine Research*, 7.
- Jones, B. A., Lavery, A. C., and Stanton, T. K. 2009. Use of the distorted wave Born approximation to predict scattering by inhomogeneous objects: Application to squid. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 125: 73–88.
- Josse, E., Bach, P., and Dagorn, L. 1998. Simultaneous observations of tuna movements and their prey by sonic tracking and acoustic surveys. *Hydrobiologia*, 371: 61–69.
- Kaartvedt, S., Røstad, A., Klevjer, T., and Staby, A. 2009. Use of bottom-mounted echo sounders in exploring behavior of mesopelagic fishes. *Marine Ecology Progress Series*, 395: 109–118.
- Kaartvedt, S., Staby, A., and Aksnes, D. 2012. Efficient trawl avoidance by mesopelagic fishes causes large underestimation of their biomass. *Marine Ecology Progress Series*, 456: 1–6.
- Kassambara, K. 2023. rstatix: Pipe-Friendly Framework for Basic Statistical Tests. R package version 0.7.2. <https://rpkgs.datanovia.com/rstatix/>.
- Khodabandelloo, B., Agersted, M. D., Klevjer, T., Macaulay, G. J., and Melle, W. 2021a. Estimating target strength and physical characteristics of gas-bearing mesopelagic fish from wideband *in situ* echoes using a viscous-elastic scattering model. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 149: 673–691.
- Khodabandelloo, B., Ona, E., Macaulay, G. J., and Korneliussen, R. 2021b. Nonlinear crosstalk in broadband multi-channel echosounders. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 149: 87–101.
- Kieser, R., and Mulligan, T. J. 1984. Analysis of Echo Counting Data: A Model. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 41: 451–458.
- Kimura, D. K., and Somerton, D. A. 2006. Review of Statistical Aspects of Survey Sampling for Marine Fisheries. *Reviews in Fisheries Science*, 14: 245–283.
- Klevjer, T., Melle, W., Knutsen, T., Strand, E., Korneliussen, R., Dupont, N., Salvanes, A. G. V., *et al.* 2020a. Micronekton biomass distribution, improved estimates across four north Atlantic basins. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 180: 104691.
- Klevjer, T. A., Kaartvedt, S., and Bamstedt, U. 2009. In situ behaviour and acoustic properties of the deep living jellyfish *Periphylla periphylla*. *Journal of Plankton Research*, 31: 793–803.
- Klevjer, T. A., Irigoien, X., Røstad, A., Fraile-Nuez, E., Benítez-Barrios, V. M., and Kaartvedt, S. 2016. Large scale patterns in vertical distribution and behaviour of mesopelagic scattering layers. *Scientific Reports*, 6: 19873.
- Klevjer, T. A., Melle, W., Knutsen, T., and Aksnes, D. L. 2020b. Vertical distribution and migration of mesopelagic scatterers in four north Atlantic basins. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 180: 104811.
- Kloser, R. J., Ryan, T., Sakov, P., Williams, A., and Koslow, J. A. 2002. Species identification in deep water using multiple acoustic frequencies. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 59: 13.
- Kloser, R. J., Ryan, T. E., Young, J. W., and Lewis, M. E. 2009. Acoustic observations of micronekton fish on the scale of an ocean basin: potential and challenges. *ICES Journal of Marine Science*, 66: 998–1006.

- Kloser, R. J., Ryan, T. E., Keith, G., and Gershwin, L. 2016. Deep-scattering layer, gas-bladder density, and size estimates using a two-frequency acoustic and optical probe. *ICES Journal of Marine Science*, 73: 2037–2048.
- Kolody, D., and Hoyle, S. 2015. Evaluation of tag mixing assumptions in western Pacific Ocean skipjack tuna stock assessment models. *Fisheries Research*, 163: 127–140.
- Korneliussen, R. J. (Ed). 2018. Acoustic target classification. ICES Cooperative Research Report: 144. ICES.
- Kwong, L. E., Pakhomov, E. A., Sunstov, A. V., Seki, M. P., Brodeur, R. D., Pakhomova, L. G., and Domokos, R. 2018. An intercomparison of the taxonomic and size composition of tropical macrozooplankton and micronekton collected using three sampling gears. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 135: 34–45.
- Landry, M. R., Selph, K. E., Taylor, A. G., Décima, M., Balch, W. M., and Bidigare, R. R. 2011. Phytoplankton growth, grazing and production balances in the HNLC equatorial Pacific. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 58: 524–535.
- Lavery, A. C., and Stanton, T. K. 2002. Acoustic scattering models of zooplankton. *Bioacoustics*, 12: 268–271.
- Lavery, A. C., Stanton, T. K., McGehee, D. E., and Chu, D. 2002. Three-dimensional modeling of acoustic backscattering from fluid-like zooplankton. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 111: 1197–1210.
- Lavery, A. C., Wiebe, P. H., Stanton, T. K., Lawson, G. L., Benfield, M. C., and Copley, N. 2007. Determining dominant scatterers of sound in mixed zooplankton populations. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 122: 3304–3326.
- Lawson, G. L., Wiebe, P. H., Ashjian, C. J., Gallager, S. M., Davis, C. S., and Warren, J. D. 2004. Acoustically-inferred zooplankton distribution in relation to hydrography west of the Antarctic Peninsula. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 51: 2041–2072.
- Le Borgne, R., and Landry, M. R. 2003. EBENE: A JGOFS investigation of plankton variability and trophic interactions in the equatorial Pacific (180°). *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 108: 2001JC001252.
- Lehodey, P., Bertignac, M., Hampton, J., Lewis, A., and Picaut, J. 1997. El Niño Southern Oscillation and tuna in the western Pacific. *Nature*, 389: 715–718.
- Lehodey, P., Hampton, J., Brill, R. W., Nicol, S., Senina, I., Calmettes, B., Pörtner, H. O., *et al.* 2011. Vulnerability of oceanic fisheries in the tropical Pacific to climate change. *In* *Vulnerability of Tropical Pacific Fisheries and Aquaculture to Climate Change*, p. 952. Noumea, New Caledonia: Secretariat of the Pacific Community. <https://purl.org/spc/digilib/doc/en9j3>.
- Lehodey, P., Senina, I., Calmettes, B., Hampton, J., and Nicol, S. 2013. Modelling the impact of climate change on Pacific skipjack tuna population and fisheries. *Climatic Change*, 119: 95–109.
- Lehodey, P., Conchon, A., Senina, I., Domokos, R., Calmettes, B., Jouanno, J., Hernandez, O., *et al.* 2015. Optimization of a micronekton model with acoustic data. *ICES Journal of Marine Science*, 72: 1399–1412.
- Lehodey, P., Bertrand, A., Hobday, A. J., Kiyofuji, H., McClatchie, S., Menkès, C. E., Pilling, G., *et al.* 2020. ENSO Impact on Marine Fisheries and Ecosystems. *In* *Geophysical Monograph Series*, 1st edn, pp. 429–451. Ed. by M. J. McPhaden, A. Santoso, and W. Cai. Wiley. <https://agupubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/9781119548164.ch19>.
- Lengaigne, M., Boulanger, J.-P., Menkes, C., Delecluse, P., and Slingo, J. 2004. Westerly Wind Events in the Tropical Pacific and their Influence on the Coupled Ocean-Atmosphere System: A Review. *In* *Geophysical Monograph Series*, pp. 49–69. Ed. by C. Wang, S. P. Xie, and J. A. Carton. American Geophysical Union, Washington, D. C. <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1029/147GM03>.
- Longhurst, A. R. 2007. Toward an ecological geography of the sea. *In* *Ecological Geography of the Sea*, pp. 1–17. Elsevier.
- Love, R. H. 1978. Resonant acoustic scattering by swimbladder-bearing fish. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 64: 571–580.

- Lucca, B. M., Ressler, P. H., Harvey, H. R., and Warren, J. D. 2021. Individual variability in sub-Arctic krill material properties, lipid composition, and other scattering model inputs affect acoustic estimates of their population. *ICES Journal of Marine Science*, 78: 1470–1484.
- Lüdecke, D. 2018. ggeffects: Tidy Data Frames of Marginal Effects from Regression Models. *Journal of Open Source Software*, 3: 772.
- Mackenzie, K. V. 1981. Nine-term equation for sound speed in the oceans. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 70: 807–812.
- MacLennan, D. N., Fernandes, P. G., and Dalen, J. 2002. A consistent approach to definitions and symbols in fisheries acoustics. *ICES Journal of Marine Science*, 59: 365–369.
- Maes, C., Picaut, J., Kuroda, Y., and Ando, K. 2004. Characteristics of the convergence zone at the eastern edge of the Pacific warm pool. *Geophysical Research Letters*, 31: 2004GL019867.
- Mair, A. M., Fernandes, P. G., Lebourges-Dhaussy, A., and Brierley, A. S. 2005. An investigation into the zooplankton composition of a prominent 38-kHz scattering layer in the North Sea. *Journal of Plankton Research*, 27: 623–633.
- Marohn, L., Schaber, M., Freese, M., Pohlmann, J. D., Wysujack, K., Czudaj, S., Blancke, T., *et al.* 2021. Distribution and diel vertical migration of mesopelagic fishes in the Southern Sargasso Sea — observations through hydroacoustics and stratified catches. *Marine Biodiversity*, 51: 87.
- Marouchos, A., Sherlock, M., Kloser, R., Ryan, T., and Cordell, J. 2016. A profiling acoustic and optical system (pAOS) for pelagic studies; Prototype development and testing. *In* OCEANS 2016 - Shanghai, pp. 1–6. IEEE, Shanghai, China. <http://ieeexplore.ieee.org/document/7485399/>.
- Martin, A., Boyd, P., Buesseler, K., Cetinic, I., Claustre, H., Giering, S., Henson, S., *et al.* 2020. The oceans' twilight zone must be studied now, before it is too late. *Nature*, 580: 26–28.
- Mauchline, J. 1981. Measurement of body length of *Euphausia superba* Dana. *In* BIOMASS Handbook, pp. 4–9.
- Mazerolle, M. 2023. AICcmodavg: Model selection and multimodel inference based on (Q)AIC(c). R package version 2.3.2.
- McClatchie, S., Thorne, R. E., Grimes, P., and Hanchet, S. 2000. Ground truth and target identification for fisheries acoustics. *Fisheries Research*, 47: 173–191.
- McClatchie, S., and Dunford, A. 2003. Estimated biomass of vertically migrating mesopelagic fish off New Zealand. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 50: 1263–1281.
- McFadden, D. 1973. Conditional logit analysis of qualitative choice behavior.
- McGehee, D. E., O'Driscoll, R. L., and Traykovski, L. V. M. 1998. Effects of orientation on acoustic scattering from Antarctic krill at 120 kHz. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 45: 1273–1294.
- McMonagle, H., Llopiz, J. K., Hilborn, R., and Essington, T. E. 2023. High uncertainty in fish bioenergetics impedes precision of fish-mediated carbon transport estimates into the ocean's twilight zone. *Progress in Oceanography*, 217: 103078.
- Menkes, C., and Allain, V. 2021. WARMALIS 1 cruise, Alis R/V. Simer. <https://campagnes.flotteoceanographique.fr/campagnes/18000710/>.
- Millennium Ecosystem Assessment. 2005. *Ecosystems and Human Well-being: Synthesis*. Island Press, Washington, DC.
- Miyashita, K. 1996. Swimming behaviour and target strength of isada krill (*Euphausia pacifica*). *ICES Journal of Marine Science*, 53: 303–308.
- Moore, S., and Squires, D. 2016. Governing the Depths: Conceptualizing the Politics of Deep Sea Resources. *Global Environmental Politics*, 16: 101–109.
- Murray, J. W., Leborgnelt, R., and Dandonneau, Y. 1997. JGOFS studies in the equatorial Pacific. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 44: 1759–1763.
- Netburn, A. N., and Koslow, A. J. 2015. Dissolved oxygen as a constraint on daytime deep scattering layer depth in the southern California current ecosystem. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 104: 149–158.
- Norheim, E., Klevjer, T., and Aksnes, D. 2016. Evidence for light-controlled migration amplitude of a sound scattering layer in the Norwegian Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 551: 45–52.

- Norse, E. A., Brooke, S., Cheung, W. W. L., Clark, M. R., Ekeland, I., Froese, R., Gjerde, K. M., *et al.* 2012. Sustainability of deep-sea fisheries. *Marine Policy*, 36: 307–320.
- Nowicki, M., DeVries, T., and Siegel, D. A. 2022. Quantifying the Carbon Export and Sequestration Pathways of the Ocean’s Biological Carbon Pump. *Global Biogeochemical Cycles*, 36: e2021GB007083.
- Odum, E. P., and Barrett, G. W. 1971. *Fundamentals of Ecology*. Fifth Edition.
- Olu, K., and Allain, V. 2020. KANARECUP cruise, Alis R/V. Sismar. <https://campagnes.flotteoceanographique.fr/campagnes/18001103/>.
- Pakhomov, E., and Yamamura, O. 2010. PICES Scientific Report No. 38. 38. North Pacific Marine Science Organization (PICES).
- Pauly, T., and Penrose, J. D. 1998. Laboratory target strength measurements of free-swimming Antarctic krill (*Euphausia superba*). *The Journal of the Acoustical Society of America*, 103: 3268–3280.
- Paxton, J. R. 1979. Nominal genera and species of lanternfishes (family Myctophidae). *Contributions in science, Natural History Museum of Los Angeles County*, 322: 1–28.
- Pearre, S. 2003. Eat and run? The hunger/satiation hypothesis in vertical migration: history, evidence and consequences. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 78: 1–79.
- Peña, M., Olivar, M. P., Balbín, R., López-Jurado, J. L., Iglesias, M., and Miquel, J. 2014. Acoustic detection of mesopelagic fishes in scattering layers of the Balearic Sea (western Mediterranean). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 71: 1186–1197.
- Peña, M., Villanueva, R., Escánez, A., and Ariza, A. 2018. Opportunistic acoustic recordings of (potential) orangeback flying squid *Sthenoteuthis pteropus* in the Central Eastern Atlantic. *Journal of Marine Systems*, 179: 31–37.
- Peña, M. 2018. Robust clustering methodology for multi-frequency acoustic data: A review of standardization, initialization and cluster geometry. *Fisheries Research*, 200: 49–60.
- Peña, M., Cabrera-Gómez, J., and Domínguez-Brito, A. C. 2020. Multi-frequency and light-avoiding characteristics of deep acoustic layers in the North Atlantic. *Marine Environmental Research*, 154: 104842.
- Peña, M., and Vélez-Belchí, P. 2023. Shaping of deep scattering layers by the seascape dynamics in the Canary islands. *Progress in Oceanography*, 210: 102953.
- Peña, M., Andrès, L., and González-Quirós, R. 2023. Target strength of Cyclothone species with fat-filled swimbladders. *Journal of Marine Systems*, 240: 103884.
- Peña, M. 2024. Atlantic versus Mediterranean deep scattering layers around the Iberian peninsula. *Progress in Oceanography*, 221: 103211.
- Perrot, Y., Brehmer, P., Habasque, J., Roudaut, G., Behagle, N., Sarré, A., and Lebourges-Dhaussy, A. 2018. Matecho: An Open-Source Tool for Processing Fisheries Acoustics Data. *Acoustics Australia*, 46: 241–248.
- Philander, S. G. 1990. El Niño, La Niña, and the southern oscillation. *International geophysics series*, 46: 1–289.
- Picaut, J., Ioualalen, M., Menkes, C., Delcroix, T., and McPhaden, M. J. 1996a. Mechanism of the Zonal Displacements of the Pacific Warm Pool: Implications for ENSO. *Science*, 274: 1486–1489.
- Picaut, J., Ioualalen, M., Menkes, C., Delcroix, T., and McPhaden, M. J. 1996b. Mechanism of the Zonal Displacements of the Pacific Warm Pool: Implications for ENSO. *Science*, 274: 1486–1489.
- Picaut, J., Ioualalen, M., Delcroix, T., Masia, F., Murtugudde, R., and Vialard, J. 2001. The oceanic zone of convergence on the eastern edge of the Pacific warm pool: A synthesis of results and implications for El Niño-Southern Oscillation and biogeochemical phenomena. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 106: 2363–2386.
- Priede, I. G. 2017. *Deep-Sea Fishes: Biology, Diversity, Ecology and Fisheries*. Cambridge University Press. <https://www.cambridge.org/core/product/identifier/9781316018330/type/book>.
- Prince, E. D., and Goodyear, C. P. 2006. Hypoxia-based habitat compression of tropical pelagic fishes. *Fisheries Oceanography*, 15: 451–464.

- Proud, R., Cox, M. J., Wotherspoon, S., and Brierley, A. S. 2015. A method for identifying Sound Scattering Layers and extracting key characteristics. *Methods in Ecology and Evolution*, 6: 1190–1198.
- Proud, R., Cox, M. J., and Brierley, A. S. 2017. Biogeography of the global ocean's mesopelagic zone. *Current Biology*, 27: 113–119.
- Proud, R., Cox, M., Le Guen, C., and Brierley, A. 2018. Fine-scale depth structure of pelagic communities throughout the global ocean based on acoustic sound scattering layers. *Marine Ecology Progress Series*, 598: 35–48.
- Proud, R., Handegard, N. O., Kloser, R. J., Cox, M. J., Brierley, A. S., and Demer, D. 2019. From siphonophores to deep scattering layers: uncertainty ranges for the estimation of global mesopelagic fish biomass. *ICES Journal of Marine Science*, 76: 718–733.
- R Core Team. 2023. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria.
- Ramirez-Llodra, E., Brandt, A., Danovaro, R., De Mol, B., Escobar, E., German, C. R., Levin, L. A., *et al.* 2010. Deep, diverse and definitely different: unique attributes of the world's largest ecosystem. *Biogeosciences*, 7: 2851–2899.
- Receveur, A. 2019. Micronekton spatial ecology: distribution, diversity and importance for the structure of the southwest Pacific pelagic ecosystem.
- Receveur, A., Menkes, C., Allain, V., Lebourges-Dhaussy, A., Nerini, D., Mangeas, M., and Ménard, F. 2020a. Seasonal and spatial variability in the vertical distribution of pelagic forage fauna in the Southwest Pacific. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 175: 104655.
- Receveur, A., Vourey, E., Lebourges-Dhaussy, A., Menkes, C., Ménard, F., and Allain, V. 2020b. Biogeography of micronekton assemblages in the natural park of the Coral Sea. *Frontiers in Marine Science*, 7: 449.
- Receveur, A., Menkes, C., Lengaigne, M., Ariza, A., Bertrand, A., Dutheil, C., Cravatte, S., *et al.* 2024. Life oases in oceanic eddies are more exception than the rule. *Submitted*. *Nature Communications*.
- Reygondeau, G., Longhurst, A., Martinez, E., Beaugrand, G., Antoine, D., and Maury, O. 2013. Dynamic biogeochemical provinces in the global ocean. *Global Biogeochemical Cycles*, 27: 1046–1058.
- Reynolds, R. W., Smith, T. M., Liu, C., Chelton, D. B., Casey, K. S., and Schlax, M. G. 2007. Daily High-Resolution-Blended Analyses for Sea Surface Temperature. *Journal of Climate*, 20: 5473–5496.
- Richter, D. deB., and Billings, S. A. 2015. 'One physical system': Tansley's ecosystem as Earth's critical zone. *New Phytologist*, 206: 900–912.
- Rosen, S., and Holst, J. C. 2013. DeepVision in-trawl imaging: Sampling the water column in four dimensions. *Fisheries Research*, 148: 64–73.
- Rosen, S., García-Seoane, E., Underwood, M., Klevjer, T., and Melle, W. 2020. Application of simultaneous trawl-mounted optic and acoustic methods to study the mesopelagic ecosystem. *OSM 2020*.
- Ryan, T. E., Kloser, R. J., and Macaulay, G. J. 2009. Measurement and visual verification of fish target strength using an acoustic-optical system attached to a trawl net. *ICES Journal of Marine Science*, 66: 1238–1244.
- Saba, G. K., Burd, A. B., Dunne, J. P., Hernández-León, S., Martin, A. H., Rose, K. A., Salisbury, J., *et al.* 2021. Toward a better understanding of fish-based contribution to ocean carbon flux. *Limnology and Oceanography*, 66: 1639–1664.
- Saijo, D., Mitani, Y., Abe, T., Sasaki, H., Goetsch, C., Costa, D. P., and Miyashita, K. 2017. Linking mesopelagic prey abundance and distribution to the foraging behavior of a deep-diving predator, the northern elephant seal. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 140: 163–170.
- Salvanes, A. G. V., and Kristoffersen, J. B. 2001. Mesopelagic Fishes. *In Encyclopedia of Ocean Sciences*, pp. 1711–1717. Elsevier. <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/B012227430X00012X>.

- Salvetat, J., Lebourges-Dhaussy, A., Travassos, P., Gastauer, S., Roudaut, G., Vargas, G., and Bertrand, A. 2020. In situ target strength measurement of the black triggerfish *Melichthys niger* and the ocean triggerfish *Canthidermis sufflamen*. *Marine and Freshwater Research*, 71: 1118.
- Santana-Falcón, Y., and Séférian, R. 2022. Climate change impacts the vertical structure of marine ecosystem thermal ranges. *Nature Climate Change*, 12: 935–942.
- Sarmiento-Lezcano, A. N., Olivar, M. P., Caballero, M. J., Couret, M., Hernández-León, S., Castellón, A., and Peña, M. 2023. Swimbladder properties of *Cyclothone* spp. in the northeast Atlantic Ocean and the Western Mediterranean Sea. *Frontiers in Marine Science*, 10: 1093982.
- Savoca, M. S., Czapanskiy, M. F., Kahane-Rapport, S. R., Gough, W. T., Fahlbusch, J. A., Bierlich, K. C., Segre, P. S., *et al.* 2021. Baleen whale prey consumption based on high-resolution foraging measurements. *Nature*, 599: 85–90.
- Sawada, K., Furusawa, M., and Williamson, N. J. 1993. Conditions for the precise measurement of fish target strength in situ. *The Journal of the Marine Acoustics Society of Japan*, 20: 73–79.
- Schadeberg, A., Kraan, M., Groeneveld, R., Trilling, D., and Bush, S. 2023. Science governs the future of the mesopelagic zone. *npj Ocean Sustainability*, 2: 2.
- Schaefer, K. M., and Fuller, D. W. 2002. Movements, behavior, and habitat selection of bigeye tuna (*Thunnus obesus*) in the eastern equatorial Pacific, ascertained through archival tags.
- Scouling, B., Chu, D., Ona, E., and Fernandes, Paul. G. 2015. Target strengths of two abundant mesopelagic fish species. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 137: 989–1000.
- Scouling, B., Gastauer, S., MacLennan, D. N., Fässler, S. M. M., Copland, P., Fernandes, P. G., and Demer, D. 2017. Effects of variable mean target strength on estimates of abundance: the case of Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*). *ICES Journal of Marine Science*, 74: 822–831.
- Scouling, B., Chu, D., Ona, E., and Fernandes, Paul. G. 2022. Erratum: “Target strengths of two abundant mesopelagic fish species”. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 151: 3398–3398.
- Scouling, B., Ryan, T., Downie, R., Ross, A. S., Myers, J., and Kloser, R. 2023. Variability in acoustic backscatter and fish school abundance at a shallow water CCS site. *International Journal of Greenhouse Gas Control*, 126: 103912.
- Senina, I., Sibert, J., and Lehodey, P. 2008. Parameter estimation for basin-scale ecosystem-linked population models of large pelagic predators: Application to skipjack tuna. *Progress in Oceanography*, 78: 319–335.
- Sharma, R. 2015. Environmental Issues of Deep-Sea Mining. *Procedia Earth and Planetary Science*, 11: 204–211.
- Siegel, D. A., DeVries, T., Cetinić, I., and Bisson, K. M. 2023. Quantifying the Ocean’s Biological Pump and Its Carbon Cycle Impacts on Global Scales. *Annual Review of Marine Science*, 15: 329–356.
- Simmonds, E. J. 2003. Weighting of acoustic and trawl-survey indices for the assessment of North Sea herring. *ICES Journal of Marine Science*, 60: 463–471.
- Simmonds, J., and MacLennan, D. 2005. *Fisheries Acoustics, Theory and Practice*.
- Sobradillo, B., Boyra, G., Martínez, U., Carrera, P., Peña, M., and Irigoien, X. 2019. Target Strength and swimbladder morphology of Mueller’s pearlside (*Maurolicus muelleri*). *Scientific Reports*, 9: 17311.
- Song, Y., Wang, C., and Sun, D. 2022. Both Dissolved Oxygen and Chlorophyll Explain the Large-Scale Longitudinal Variation of Deep Scattering Layers in the Tropical Pacific Ocean. *Frontiers in Marine Science*, 9: 782032.
- Soule, M. 1997. Performance of a new phase algorithm for discriminating between single and overlapping echoes in a split-beam echosounder. *ICES Journal of Marine Science*, 54: 934–938.
- St. John, M. A., Borja, A., Chust, G., Heath, M., Grigorov, I., Mariani, P., Martin, A. P., *et al.* 2016. A dark hole in our understanding of marine ecosystems and their services: perspectives from the mesopelagic community. *Frontiers in Marine Science*, 3: 31.
- Stanton, T., Wiebe, P. H., Chu, D., Benfield, M. C., Scanlon, L., Martin, L., and Eastwood, L. R. 1994. On acoustic estimates of zooplankton biomass. *ICES Journal of Marine Science*, 51: 505–512.

- Stanton, T., and Chu, D. 2000. Review and recommendations for the modelling of acoustic scattering by fluid-like elongated zooplankton: euphausiids and copepods. *ICES Journal of Marine Science*, 57: 793–807.
- Stanton, T. K. 1988. Sound scattering by cylinders of finite length. II. Elastic cylinders. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 83: 64–67.
- Stanton, T. K. 1989a. Sound scattering by cylinders of finite length. III. Deformed cylinders. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 86: 691–705.
- Stanton, T. K. 1989b. Simple Approximate Formulas for Backscattering of Sound by Spherical and Elongated Objects. *The Journal of the Acoustical Society of America*: 12.
- Stanton, T. K., Chu, D., Wiebe, P. H., and Clay, C. S. 1993. Average echoes from randomly oriented random-length finite cylinders: Zooplankton models. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 94: 3463–3472.
- Stanton, T. K., Chu, D., and Wiebe, P. H. 1998a. Sound scattering by several zooplankton groups. II. Scattering models. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 103: 236–253.
- Stanton, T. K., Chu, D., Wiebe, P. H., Martin, L. V., and Eastwood, R. L. 1998b. Sound scattering by several zooplankton groups. I. Experimental determination of dominant scattering mechanisms. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 103: 225–235.
- Stanton, T. K., Chu, D., Wiebe, P. H., Eastwood, R. L., and Warren, J. D. 2000. Acoustic scattering by benthic and planktonic shelled animals. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 108: 535–550.
- Stanton, T. K., Chu, D., Jech, J. M., and Irish, J. D. 2010. New broadband methods for resonance classification and high-resolution imagery of fish with swimbladders using a modified commercial broadband echosounder. *ICES Journal of Marine Science*, 67: 365–378.
- Stanton, T. K., Sellers, C. J., and Jech, J. M. 2012. Resonance classification of mixed assemblages of fish with swimbladders using a modified commercial broadband acoustic echosounder at 1–6 kHz. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 69: 854–868.
- Steinberg, D. K., and Landry, M. R. 2017. Zooplankton and the Ocean Carbon Cycle. *Annual Review of Marine Science*, 9: 413–444.
- Stoens, A., Menkès, C., Dandonneau, Y., and Mémerly, L. 1998. New production in the equatorial Pacific: a coupled dynamical–biogeochemical model. *Fisheries Oceanography*, 7: 311–316. Blackwell Science Ltd Oxford UK.
- Stoens, A., Menkès, C., Radenac, M., Dandonneau, Y., Grima, N., Eldin, G., Mémerly, L., *et al.* 1999. The coupled physical–new production system in the equatorial Pacific during the 1992–1995 El Niño. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 104: 3323–3339.
- Sutton, T. T. 2013. Vertical ecology of the pelagic ocean: classical patterns and new perspectives. *Journal of Fish Biology*, 83: 1508–1527.
- Thorvaldsen, K. G. 2018. Improved density measurements of mesopelagic fish and the presence of physonect siphonophores in sound scattering layers, measured with multifrequency acoustics and a stereo camera mounted on a lowered probe.
- Thurber, A. R., Sweetman, A. K., Narayanaswamy, B. E., Jones, D. O. B., Ingels, J., and Hansman, R. L. 2014. Ecosystem function and services provided by the deep sea. *Biogeosciences*, 11: 3941–3963.
- Tittensor, D. P., Mora, C., Jetz, W., Lotze, H. K., Ricard, D., Berghe, E. V., and Worm, B. 2010. Global patterns and predictors of marine biodiversity across taxa. *Nature*, 466: 1098–1101.
- Tont, S. A. 1976. Deep scattering layers: patterns in the Pacific. *Rep Calif Coop Ocean Fish Invest*, 18: 112–117.
- Traynor, J. 1996. Target-strength measurements of walleye pollock (*Theragra chalcogramma*) and Pacific whiting (*Merluccius productus*). *ICES Journal of Marine Science*, 53: 253–258.
- Trenkel, V., Ressler, P., Jech, M., Giannoulaki, M., and Taylor, C. 2011. Underwater acoustics for ecosystem-based management: state of the science and proposals for ecosystem indicators. *Marine Ecology Progress Series*, 442: 285–301.

- Trenkel, V. M., Berger, L., Bourguignon, S., Doray, M., Fablet, R., Massé, J., Mazauric, V., *et al.* 2009. Overview of recent progress in fisheries acoustics made by Ifremer with examples from the Bay of Biscay. *Aquatic Living Resources*, 22: 433–445.
- Turin, G. 1960. An introduction to matched filters. *IEEE Transactions on Information Theory*, 6: 311–329.
- Underwood, M. J., García-Seoane, E., Klevjer, T. A., Macaulay, G. J., and Melle, W. 2020. An acoustic method to observe the distribution and behaviour of mesopelagic organisms in front of a trawl. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 180: 104873.
- Underwood, M. J., Utne Palm, A. C., Øvredal, J. T., and Bjordal, Å. 2021. The response of mesopelagic organisms to artificial lights. *Aquaculture and Fisheries*, 6: 519–529.
- Urmy, S. S., De Robertis, A., and Bassett, C. 2023. A Bayesian inverse approach to identify and quantify organisms from fisheries acoustic data. *ICES Journal of Marine Science: fsad102*.
- Van Haren, H., and Compton, T. J. 2013. Diel Vertical Migration in Deep Sea Plankton Is Finely Tuned to Latitudinal and Seasonal Day Length. *PLoS ONE*, 8: e64435.
- Verma, A., Kloser, R. J., and Duncan, A. J. 2017. Potential use of broadband acoustic methods for micronekton classification. *Acoustics Australia*, 45: 353–361.
- Vichi, M., Allen, J. I., Masina, S., and Hardman-Mountford, N. J. 2011. The emergence of ocean biogeochemical provinces: A quantitative assessment and a diagnostic for model evaluation. *Global Biogeochemical Cycles*, 25.
- Virtanen, P., Gommers, R., Oliphant, T. E., Haberland, M., Reddy, T., Cournapeau, D., Burovski, E., *et al.* 2020. SciPy 1.0: fundamental algorithms for scientific computing in Python. *Nature Methods*, 17: 261–272.
- Ward, J. H. 1963. Hierarchical Grouping to Optimize an Objective Function. *Journal of the American Statistical Association*, 58: 236–244.
- Warren, J. 2001. In situ measurements of acoustic target strengths of gas-bearing siphonophores. *ICES Journal of Marine Science*, 58: 740–749.
- Warren, J. D., and Smith, J. N. 2007. Density and sound speed of two gelatinous zooplankton: Ctenophore (*Mnemiopsis leidyi*) and lion’s mane jellyfish (*Cyanea capillata*). *The Journal of the Acoustical Society of America*, 122: 574–580.
- Warren, J. D., and Wiebe, P. H. 2008. Accounting for biological and physical sources of acoustic backscatter improves estimates of zooplankton biomass. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 65: 1321–1333.
- Westman, W. E. 1977. How Much Are Nature’s Services Worth? Measuring the social benefits of ecosystem functioning is both controversial and illuminating. *Science*, 197: 960–964.
- Weston, D. E. 1966. Acoustic Interaction Effects in Arrays of Small Spheres. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 39.
- Wiebe, P. H., Lavery, A. C., and Lawson, G. L. 2023. Biogeographic variations in diel vertical migration determined from acoustic backscattering in the northwest Atlantic Ocean. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 193: 103887.
- Williams, K., Rooper, C. N., De Robertis, A., Levine, M., and Towler, R. 2018. A method for computing volumetric fish density using stereo cameras. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 508: 21–26.
- Willis, A. J. 1997. The Ecosystem: An Evolving Concept Viewed Historically. *Functional Ecology*, 11: 268–71.
- Wood, S. N. 2017. *Generalized Additive Models: An Introduction with R* (2nd edition).
- Woodley, S., Locke, H., Laffoley, D., MacKinnon, K., Sandwith, T., and Smart, J. 2019. A review of evidence for area-based conservation targets for the post-2020 global biodiversity framework. *Parks*, 31–46.
- Woods, B., Trebilco, R., Walters, A., Hindell, M., Duhamel, G., Flores, H., Moteki, M., *et al.* 2022. Myctobase, a circumpolar database of mesopelagic fishes for new insights into deep pelagic prey fields. *Scientific Data*, 9: 404.

- Yasuma, H., Takao, Y., Sawada, K., Miyashita, K., and Aoki, I. 2006. Target strength of the lanternfish, *Stenobrachius leucopsarus* (family Myctophidae), a fish without an airbladder, measured in the Bering Sea. *ICES Journal of Marine Science*, 63: 683–692.
- Yasuma, H., Sawada, K., Takao, Y., Miyashita, K., and Aoki, I. 2010. Swimbladder condition and target strength of myctophid fish in the temperate zone of the Northwest Pacific. *ICES Journal of Marine Science*, 67: 135–144.
- Ye, Z. 1997. Low-frequency acoustic scattering by gas-filled prolate spheroids in liquids. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 101: 1945–1952.
- Young, J. W., Hunt, B. P. V., Cook, T. R., Llopiz, J. K., Hazen, E. L., Pethybridge, H. R., Ceccarelli, D., *et al.* 2015. The trophodynamics of marine top predators: Current knowledge, recent advances and challenges. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 113: 170–187.