

PUBLICATIONS DU CENTRE NATIONAL POUR L'EXPLOITATION DES
OCÉANS

Rapports Scientifiques et Techniques N° 45

DYNAMIQUE DES
POPULATIONS MARINES
EXPLOITÉES

Tome 1
CONCEPTS ET MODÈLES

par
Alain LAUREC
et
Jean-Claude LE GUEN

CNEXO/Centre Océanologique de Bretagne
1981

A paraître

Tome 2 : Ajustement des modèles

Tome 3 : Échantillonnage et collecte des données

ISSN 0339 2899

© Centre National pour l'Exploitation des Océans, 1981.

PUBLICATIONS DU CENTRE NATIONAL
POUR L'EXPLOITATION DES OCÉANS

Rapports Scientifiques et Techniques N° 45

DYNAMIQUE
DES POPULATIONS MARINES
EXPLOITÉES

Tome 1
CONCEPTS ET MODÈLES

par
Alain LAUREC
et
Jean-Claude LE GUEN

CNEXO/Centre Océanologique de Bretagne
DOCUMENTATION

B.P. 337-29273 BREST CEDEX
Tél. (98) 45.80.55 - Téléx Oceanex 940627F



Groupe de Support Général de Gestion des Stocks

DIRECTION DES PÊCHES MARITIMES — CNEXO — ISTPM — ORSTOM

Par une Convention Interministérielle d'octobre 1979, entre :

**La Direction des Pêches maritimes
au Ministère de la Mer**

et

L'Institut Scientifique et Technique des Pêches Maritimes, /ISTPM

Le Centre National pour l'Exploitation des Océans, CNEXO

L'Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer, ORSTOM

Le Groupe de Support Général de Gestion des Stocks (G.S.G.) a été créé pour une durée de trois années, et installé au Centre Océanologique de Bretagne.

Il a pour tâche d'assurer la coordination des actions de recherche dans le domaine de la gestion rationnelle des stocks halieutiques. Ses tâches s'articulent autour de trois thèmes essentiels :

- le premier, est l'examen et la coordination des propositions de programmes de recherche halieutique.
- le deuxième est l'aide directe à la Direction des Pêches Maritimes dans l'élaboration des dossiers spécifiques tels la refonte du système de collecte des statistiques, les priorités dans le recrutement du personnel et plus largement dans les négociations internationales.
- le troisième est l'assistance technique aux experts scientifiques participant aux groupes de travail internationaux en évaluation des stocks et la formation permanente de chercheurs.

Il est constitué de six spécialistes de la dynamique des populations appliquée à la gestion des stocks et à l'aménagement des pêcheries. Chacun des trois organismes de recherche constitutifs a mis à la disposition du Directeur des Pêches Maritimes, Président du Comité Directeur de la Recherche Halieutique, deux personnes. Le groupe est assisté pour les aspects économiques par un chercheur en économie des pêches de l'Université de Bretagne Occidentale.

Le G.S.G. organise chaque année un séminaire de perfectionnement en dynamique des populations exploitées. En 1980, le thème était l'adéquation et l'ajustement des modèles. Le document présenté «Dynamique des populations marines exploitées» a été élaboré comme support de ce premier séminaire. En 1981, le thème porte sur les statistiques et l'échantillonnage.

Jean-Claude LE GUEN et Renaud PIANET - ORSTOM

Alain MAUCORPS et Robert CHEVALIER - ISTPM

Alain LAUREC et Jean-Yves LE GALL - CNEXO

Richard CONGAR - Université de Bretagne Occidentale

Élisabeth BADIA-VIALATO - Secrétariat

Monique RAGUENES - Informatique

Préface

Christian BROISSIER
Directeur des Pêches Maritimes

C'est avec grand plaisir et un soupçon de fierté que j'accepte de préfacer ce volume consacré aux méthodes de base en dynamique des populations marines exploitées.

Plaisir, d'abord, car Alain LAUREC et Jean-Claude LE GUEN possèdent, outre leurs qualités professionnelles reconnues au niveau international, un grand sens de l'humain, sans lequel nulle entreprise touchant à la mer ne saurait atteindre sa véritable dimension.

Fierté, ensuite, de voir paraître ce volume qui marque la progression des équipes françaises dans un domaine essentiel et jusqu'ici largement dominé par des équipes étrangères.

De fait, la mise en œuvre par la France de moyens importants pour définir et mener une véritable politique de gestion des ressources biologiques marines est récente. La surexploitation des stocks halieutiques, l'introduction des zones économiques exclusives par les pays possédant des façades maritimes et les renchérissements successifs du coût de l'énergie sont autant de facteurs qui ont remis en cause la rentabilité de toutes les entreprises de pêche et précipité une prise de conscience : la mer n'est plus inépuisable.

C'est donc à une véritable révolution que nous assistons : de prédateur aveugle, le pêcheur doit devenir gérant d'un patrimoine collectif. Cette gestion ne peut se faire sans une connaissance aussi précise que possible de l'état de la ressource et des possibilités d'exploitation des différents stocks. En ce sens, l'ouvrage de MM. LAUREC et LE GUEN constitue un outil de base indispensable à la bonne formation des halieutes, à qui incombera la mission d'éclairer et de conseiller les responsables de la gestion de la ressource.

Cependant, il ne faudrait pas croire que le problème de la gestion des stocks sera résolu lorsque cette connaissance sera parfaite, si elle l'est un jour. Car, s'il est impossible de gérer rationnellement un bien dont on ignore la valeur, il n'est pas suffisant de connaître les stocks pour gérer les pêcheries.

L'un des buts d'une politique des pêches est, en effet, de tirer un maximum de bénéfices des espaces océaniques. Ces bénéfices peuvent prendre des formes diverses : emplois directs et induits, production alimentaire, exportation de technologies, redressement de la balance du commerce extérieur, maintien de certains tissus sociaux, etc. Il appartient évidemment aux autorités politiques de définir des priorités entre ces différentes formes de bénéfices tirés de la mer.

Il est du ressort des services administratifs de recenser les moyens d'action disponibles et de présenter aux scientifiques des scénarios de réglementation du maillage, de l'accès à la ressource, des captures, etc. Il est clair que la connaissance de l'état des stocks ne suffira pas aux biologistes pour prédire les effets des actions envisagées sur la ressource. Il faudra aussi estimer l'effet des différentes pêcheries sur ces stocks, comparer les coûts et bénéfices de chacune de ces pêcheries et introduire l'aléatoire du recrutement dans des modèles jusqu'ici déterministes. Alors pourra-t-on présenter aux autorités politiques des solutions alternatives dont les bénéfices et contraintes à court et moyen termes seraient raisonnablement explicites, pour aboutir à une véritable gestion des pêcheries.

Au sein de l'important effort collectif sur la voie duquel la France est engagée, cet ouvrage constitue donc, à la fois, une base solide et un premier pas. Or, il n'est pas de long voyage qui ne commence par un premier pas...

RÉSUMÉ

Ce livre constitue le premier volet d'un tryptique destiné à effectuer une revue des méthodes essentielles en dynamique des populations marines exploitées. Il est consacré à la définition des concepts de base, à la présentation des modèles courants. Dans la discussion des concepts, ce volume s'attache à clarifier les notions relatives aux deux parties dont les relations font l'objet de la dynamique des populations exploitées : le stock et la flottille de pêche. Ceci amène notamment à préciser la définition d'un stock, sa relation avec la notion de population biologique, à analyser les problèmes de définition de la capturabilité. Les concepts d'intensité, d'effort, de puissance de pêche, une analyse des relations entre abondance et capture par unité d'effort sont ensuite présentés.

Après une brève réflexion générale sur la modélisation, la deuxième partie de cet ouvrage présente les modèles eux-mêmes, en abordant successivement les modèles dits globaux et structuraux. Un effort est fait pour couvrir non seulement les versions les plus anciennes, mais aussi les variantes récentes, pour détailler les relations entre ces différentes variantes, offrir un formulaire de base, enfin, discuter les hypothèses majeures et les prolongements souhaitables ou en cours.

ABSTRACT

This book constitutes the first of a series of three volumes, the purpose of which is to cover the principal methods used in fish population dynamics. It is devoted to the definition of the main concepts, and the presentation of the usual mathematical models. The second volume will deal with the fitting of the models, and the estimation of parameters. The third will be devoted to sampling problems. These volumes will be recollections of communications presented during ad hoc seminars, hold in Brest (GSG/COB) in 1980 and 1981.

The first part deals with the basic concepts related to the two components whose relationship is being described by the population dynamics, namely the fish stock, to its relations with biological populations, and to the partition of catchability into its components (vulnerability, availability...). The second chapter of this part is devoted to the quantification of exploitation. This leads to a discussion of nominal and effective fishing effort and fishing intensity. A brief review of the use of catch per unit of effort as an index of abundance is followed by a discussion of the concept of fishing power.

The second part starts with some general remarks on mathematical modelling (chapter III), then comes to the two classical categories of models : global (surplus production) models (chapter IV), and structural models (chapter V). Chapter IV is mainly a review, based upon the SCHAEFER and PELLA-TOMLINSON models. Some less classical formulas from the recent literature are also introduced. Attention is paid to the underlying hypotheses and to the limitation of such models. The reader is finally referred to papers presenting the developments that could make it possible to overcome some of these limitations. Chapter V is based upon the classical BEVERTON and HOLT and RICKER models, and the yield per recruit concepts. This field is however enlarged. Other commonly used variants of structural models are presented with an effort being made to clarify the real differences between all these variants. Special attention is also paid to so-called regenerative models and to the use of spawning-biomass or fecundity per recruit, which are likely to become commonly used in the coming years. In all cases, special attention is paid to the presentation of the basic formulas, that the reader might have to use if faced with a practical problem. Finally, a discussion of the underlying hypotheses takes place, before a brief review of the main developments, where the reader is referred to the appropriate literature.

PREMIÈRE PARTIE

CONCEPTS FONDAMENTAUX

CHAPITRE I

POPULATION-STOCK

I. - POPULATION ET STRUCTURES D'AGE

- I-1. - POPULATION AU SENS HALIEUTIQUE
- I-2. - LA POPULATION, SYSTÈME OUVERT
- I-3. - GROUPE D'AGE ET COHORTE
 - I-3-1. - Pyramide des âges
 - I-3-2. - Cohortes et microcohortes

II. - PHASE EXPLOITABLE

- II-1. - RECRUTEMENT ET RÉFORME PAR MIGRATION
 - II-1-1. - Recrutement
 - II-1-2. - Réforme
 - II-1-3. - Accessibilité
- II-2. - GÉNÉRALISATION
 - II-2-1. - Recrutement
 - A) Comportement des jeunes animaux
 - B) Définition empirique
 - C) Prise en compte de plusieurs métiers
 - II-2-2. - Réforme
- II-3. - STOCK

III. - PHASE EXPLOITÉE

- III-1. - LIMITES DE LA PHASE EXPLOITÉE
 - III-1-1. - Le cas du chalut
 - A) Échappement
 - B) Évitement
 - C) Phase exploitée
 - III-1-2. - Généralisation

III-2. - LA CAPTURABILITÉ ET SES VARIATIONS

III-2-1. - La capturabilité et ses composantes

- A) Un cas simple
- B) Cas général

III-2-2. - Variations de vulnérabilité selon l'âge et/ou la taille

- A) Sélectivité d'un chalut et échappement
- B) Cas général

III-2-3. - Variations de vulnérabilité selon d'autres facteurs que la taille

- A) Saison et/ou sexe
- B) Hydrologie, courantologie
- C) Rythme nycthéméral
- D) Nature du fond et profondeur
- E) Interactions avec la sélectivité

III-2-4. - Sélectivité et vecteur capturabilité

IV. - STOCKS

IV-1. - LE CAS IDÉAL

IV-2. - PORTÉE PRATIQUE DES HYPOTHÈSES

IV-2-1. - Hypothèses et modèles

IV-2-2. - Robustesse des conclusions

IV-3. - LE STOCK : UNE UNITÉ DE GESTION

CHAPITRE II

CARACTÉRISATION ET QUANTIFICATION DE L'EXPLOITATION EFFORT ET PUISSANCE DE PÊCHE

I. - EFFORT ET INTENSITÉ DE PÊCHE

I-1. - L'APPROCHE INTRINSÈQUE OU LE POINT DE VUE DU PÊCHEUR

I-2. - L'APPROCHE EXTRINSÈQUE OU LE POINT DE VUE DU POISSON

I-2-1. - Effort et mortalité par pêche

I-2-2. - Effort effectif

I-3. - INTENSITÉ DE PÊCHE

I-3-1. - Intensité de pêche locale

I-3-2. - Intensité totale ou globale

II. - ABONDANCE ET PRISE PAR UNITÉ D'EFFORT

II-1. - LE CAS SIMPLE

II-1-1. - Proportionnalité entre p.u.e. et abondance, constance de la capturabilité

II-1-2. - Capturabilité et probabilité de captures

II-2. - QUELQUES COMPLICATIONS

II-2-1. - Efforts effectifs et nominaux, variations de capturabilité

II-2-2. - Impact des structures spatiales

A) Macrostructures

B) Distributions en bancs

- II-2-3. - Variations de capturabilité selon le stock et l'effort
 - A) Variations selon la taille du stock
 - B) Interactions entre engins

III. - PUISSANCES DE PÊCHE

- III-1. - PUISSANCES EFFECTIVES ET THÉORIQUES
 - III-1-1. - Définition des puissances
 - III-1-2. - Explication des puissances effectives et puissances théoriques
 - III-1-3. - Variations dans le temps
- III-2. - PUISSANCES LOCALES ET GLOBALES
- III-3. - DIFFÉRENCES DE SÉLECTIVITÉ ENTRE MÉTIERS
 - III-3-1. - Puissance par âge et puissance moyenne
 - III-3-2. - Estimation de l'effort par les captures et d'un indice d'abondance

SECONDE PARTIE MODÈLES MATHÉMATIQUES USUELS

CHAPITRE III : NOTION DE MODÈLE MATHÉMATIQUE

- I. - CONSTRUCTION D'UN MODÈLE
 - I-1. - CHOIX DES PHÉNOMÈNES PRIS EN COMPTE
 - I-2. - DESCRIPTION MATHÉMATIQUE
 - I-3. - ESTIMATION DES PARAMÈTRES
- II. - DISCUSSION DES MODÈLES
- III. - CHOIX DU MODÈLE ET DILEMMES
 - III-1. - MODÈLES SIMPLES ET COMPLEXES
 - III-2. - MODÈLES GLOBAUX ET STRUCTURAUX
 - III-3. - MODÈLES DÉTERMINISTES ET MODÈLES STOCHASTIQUES

CHAPITRE IV : APPROCHE SYNTHÉTIQUE OU GLOBALE

- I. - NOTION D'ÉQUILIBRE ET DE BIOMASSE ÉQUILIBRÉE
- II. - MODÈLES DITS DE SCHAEFER OU DE GRAHAM-SCHAEFER
- III. - MODÈLE GÉNÉRALISÉ DE PELLA ET TOMLINSON
 - III-1. - DÉFINITION
 - III-2. - MODÈLE EXPONENTIEL
 - III-3. - REPARAMÉTRAGE DE FLETCHER

IV. - PRÉVISIONS A L'AIDE DES MODÈLES GLOBAUX

IV-1. - SITUATIONS D'ÉQUILIBRE

IV-1-1. - Modèle de Schaefer

IV-1-2. - Modèle généralisé et modèle exponentiel

IV-2. - SITUATIONS DE TRANSITION

IV-2-1. - Faits qualitatifs

IV-2-2. - Formulation mathématique

IV-2-3. - Situations de transition et gestion d'une pêcherie

V. - HYPOTHÈSES REQUISES

V-1. - CAPTURABILITÉ GLOBALE ET STRUCTURES DÉMOGRAPHIQUES

V-2. - CONSTANCE DES DIAGRAMMES D'EXPLOITATION

V-3. - DUALITÉ DES HYPOTHÈSES

V-3-1. - Hypothèses relatives aux situations d'équilibre

V-3-2. - Hypothèses relatives aux situations de transition

V-4. - PROLONGEMENT DES MODÈLES

V-4-1. - Variations de capturabilité selon la taille du stock

V-4-2. - Stocks composites

V-4-3. - Stocks multispécifiques

V-4-4. - Variations non monotones du taux naturel d'accroissement

V-4-5. - Prise en compte de délais

V-4-6. - Modèles stochastiques

CHAPITRE V : APPROCHE ANALYTIQUE OU STRUCTURALE

I. - MODÉLISATION DE LA PHASE RECRUTÉE

I-1. - FORMULES ESSENTIELLES

I-1-1. - Notations

I-1-2. - Captures en nombres

A) Formules générales

B) Mortalités constantes

C) p.u.e. en nombre et abondance

I-1-3. - Croissance pondérale et captures en poids

A) Évolution de la biomasse d'une cohorte/âge de biomasse maximale

B) Captures pondérales

C) p.u.e. en poids et abondance

I-2. - LE MODÈLE DE BEVERTON ET HOLT

I-2-1. - Mortalité

I-2-2. - Croissance

A) Croissance linéaire, Von Bertalanffy et la querelle

B) Croissance pondérale

I-2-3. - Formules donnant la production

A) Production sur un intervalle

B) Production globale d'une cohorte

I-3. - LE MODÈLE EXPONENTIEL DE RICKER

I-3-1. - Discrétilisation

I-3-2. - Diagramme et régime de mortalité par pêche

I-3-3. - Mortalité et survie

I-3-4. - Croissance

I-3-5. - Calculs de production

A) Captures en nombres

B) Captures en poids

C) Ventilation des captures selon plusieurs flottilles

I-4. - PROLONGEMENTS DU MODÈLE DE BEVERTON ET HOLT, CONVERGENCE AVEC LE MODÈLE DE RICKER

I-4-1. - Variantes du modèle de Beverton et Holt

A) Allométrie

B) Discrétilisation de l'échelle des temps

- I-4-2. - De Beverton et Holt à Ricker
- A) Convergences et divergences
 - B) Description de la croissance pondérale
 - C) Mortalité et récapitulation
 - D) Modèle arithmétique de Ricker

I-5. - PRÉVISIONS

- I-5-1. - Situations d'équilibre
- A) Bilan annuel sur le stock et bilan pour une cohorte sur son existence
 - B) Évolution du rendement par recrue selon l'effort
 - C) Modifications de l'âge de première capture
 - D) Isoplètes de rendement par recrue
 - E) Limites et améliorations des isoplètes classiques
- I-5-2. - Simulations et situation de transition

II. - INTÉGRATION COMPLÈTE DU CYCLE VITAL

II-1. - RELATIONS STOCK-RECRUTEMENT

- II-1-1. - Régulation d'une population et mécanismes compensatoires
- II-1-2. - Les courbes classiques
- II-1-3. - Courbes nouvelles
 - A) Relation de Shepherd
 - B) Phénomènes dépendants

II-2. - MODÈLES AUTORÉGÉNÉRANTS

- II-2-1. - Fécondité par recrue
- II-2-2. - Détermination du recrutement équilibré
- II-2-3. - Prévisions
 - A) A l'équilibre
 - B) Situations de transition et simulations
- II-2-4. - Modèles globaux et structuraux
 - A) Liens théoriques
 - B) Utilisation pratique des deux types de modèle

III. - HYPOTHÈSES ET DÉVELOPPEMENT DES MODÈLES

III-1. - HYPOTHÈSES D'ISOLEMENT ET HOMOGÉNÉITÉ

- III-1-1. - Isolement
- III-1-2. - Homogénéité

III-2. - AUTRES HYPOTHÈSES

III-3. - ESTIMATION DES PARAMÈTRES ET PRÉVISION

III-4. - VERS DE NOUVEAUX MODÈLES

- III-4-1. - Homogénéité
- III-4-2. - Description de la croissance et de la mortalité
- III-4-3. - Croissance et mortalité naturelle dépendant de la densité
- III-4-4. - Taille du stock et capturabilité
- III-4-5. - Modèles plurispecifiques
- III-4-6. - Hydroclimats et modèles aléatoires
 - A) Introduction d'une dimension stochastique dans la relation stock-recrutement
 - B) Gestion des stocks à l'aide de modèles stochastiques

Le temps du monde fini commence.

Paul Valéry

Regards sur le monde actuel.

Le temps n'est plus où les ressources halieutiques paraissaient inépuisables. Le terme de surexploitation est désormais familier à chacun. Il n'est pas toujours doté d'un sens précis. Par ailleurs, son spectre hante à ce point les esprits que toute raréfaction d'une espèce exploitée tend à lui être attribuée. De tous côtés on évoque la nécessité d'une gestion rationnelle des stocks, sans préciser ce que ceci recouvre, sans apprécier l'importance réelle du problème. Pour en débattre sérieusement, il faut avant toute chose disposer de modèles prévisionnels qui rendent compte de l'impact de la pêche sur les stocks. Ceci est l'objet même de la dynamique des populations marines exploitées.

Toutes les populations animales et végétales peuvent faire l'objet d'une étude dynamique. Toutefois, celle-ci est particulièrement intéressante lorsque biomasse et structure démographique varient largement en fonction de facteurs connus et mesurables : ceci est précisément le cas des populations exploitées par l'homme, car souvent cette exploitation est la source principale des variations observées.

L'importance économique de la pêche des poissons, crustacés, mollusques et autres organismes aquatiques, l'intérêt qui pousse les pêcheurs à tirer le rendement maximal des peuplements naturels, la nécessité pour les autorités responsables d'assurer la sauvegarde des stocks par des mesures réglementaires appropriées, constituent de puissants motifs pour orienter en priorité les recherches de dynamique sur les populations exploitées dans les pêcheries. En outre, l'existence de statistiques, portant sur de forts tonnages et suivies d'année en année, facilite le travail des biologistes en leur fournissant une masse d'informations qui permet de suivre l'évolution de la population exploitée.

Parmi ses missions, le Groupe de Support Général de Gestion des Stocks s'est vu chargé d'aider les halieutes français à perfectionner leurs connaissances dans ce domaine. C'est dans cet esprit qu'a été conçu cet ouvrage, qui constitue le premier volet d'un tryptique que nous espérons mener à bien, avec l'aide d'autres spécialistes, dans les mois à venir.

Cet ensemble ne sera ni une initiation, parce que trop volumineux, ni un bilan exhaustif, parce que trop limité. Il correspond à un moyen terme. Il s'adresse à un public dont les connaissances sont réelles, mais vieillies ou circonscrites à quelques sujets. Nous souhaiterions concrètement préparer les lecteurs à une discussion, telle qu'elle peut se dérouler dans une réunion internationale sur les pêches. Nous revenons sur les bases, pour éventuellement rafraîchir les connaissances, tout en introduisant les voies de progrès apparues ces dernières années. Notre souci de limiter ce volume interdit d'étudier de façon détaillée toutes ces pistes. Les références bibliographiques nécessaires seront alors fournies. A cet égard, allusion sera souvent faite à des ouvrages et articles de base, dont nous ne prétendons pas rendre la lecture inutile. A titre historique, il est intéressant de rappeler les articles de BARANOV (1918), GRAHAM (1935). Ceux de SCHAEFER (1954-1957) peuvent toujours être lus avec le plus grand profit. Le livre de BEVERTON et HOLT (1957) reste d'une remarquable actualité. L'usage courant n'en a retenu que l'introduction d'un modèle. Il est beaucoup plus riche. RICKER (1975) a récemment mis à jour

son manuel (1958) qui, par la richesse de la réflexion et des exemples, reste irremplaçable. Comme ouvrage de référence, il faut encore évoquer le manuel de GULLAND (1969). L'ouvrage du même auteur (GULLAND, 1974) aborde les problèmes concrets de gestion des stocks et illustre l'utilisation des résultats des recherches. L'ouvrage collectif édité par GULLAND (1977) est probablement la synthèse la plus vaste sur la dynamique des stocks marins. Le livre de CUSHING (1975) déborde quant à lui le domaine de l'halieutique, mais permet ainsi de se situer utilement dans un cadre général d'éologie marine. Enfin, en français, outre la traduction du manuel de GULLAND (1969), une traduction du dernier ouvrage de RICKER a été publiée en 1980. Parmi les documents français, en plus des articles d'initiation, deux ouvrages sont particulièrement importants : le manuel de POSTEL (1973) et les cours du séminaire F.A.O./C.N.E.X.O. de 1976 (F.A.O., 1977).

Un tryptique est prévu. Le premier volet est consacré à une description des concepts fondamentaux et des modèles usuels. Le deuxième tome traitera des techniques d'ajustement des modèles, en regroupant des communications présentées lors du séminaire organisé en septembre 1980 à Brest. Un troisième tome sera dévolu à la collecte des données et aux problèmes d'échantillonnage.

Pour ce premier volume, deux axes ont été annoncés : concepts fondamentaux et modèles usuels qui correspondent à deux parties différentes. La première s'attache à bien définir et caractériser les "forces en présence", le stock et les flotilles de pêche. Une attention particulière sera accordée à la définition des concepts et du vocabulaire correspondant. La deuxième partie, consacrée à la présentation des modèles essentiels, offre une synthèse comportant les formules les plus importantes que l'halieute puisse être amené à utiliser.

Tenter une synthèse sur un sujet désormais aussi vaste et aussi varié que la dynamique des populations marines exploitées comporte une part de présomption. C'est pourquoi les auteurs savent à quel point l'aide quotidienne de leurs collègues du G.S.G. a pu être précieuse, en leur apportant un champ d'expérience singulièrement élargi. Ils se doivent également de reconnaître leur dette à l'égard des spécialistes qui ont bien voulu lire de façon critique une première version de cet ouvrage : M. Serge GARCIA de la F.A.O., M. Serge FRONTIER de la faculté des sciences de Lille, MM. Benoît MESNIL et Yvon MORIZUR de l'I.S.T.P.M. Il convient de souligner les mérites de Mme Elisabeth BADIA-VILATO, qui est parvenue à assurer une première frappe à partir des manuscrits qu'elle était peut-être seule à pouvoir déchiffrer.

Première partie

CONCEPTS FONDAMENTAUX

L'expérience l'a montré : l'essentiel des confusions, des difficultés et des discussions tourne plus autour des concepts que des formulations mathématiques. L'exemple même en est fourni par la notion d'effort de pêche. C'est pourquoi ces sujets font l'objet d'une présentation relativement fouillée que le lecteur complétera par les ouvrages et articles cités.

L'introduction de concepts amène à préciser le vocabulaire. On se trouve alors partagé entre deux préoccupations : d'une part, le souci d'éviter toute ambiguïté et de délimiter au mieux la portée des différents termes, d'autre part, la crainte de tomber dans la querelle sémantique. Le problème se complique du fait que la littérature laisse souvent apparaître des divergences entre auteurs, même en se limitant aux halieutes francophones. Pour remédier à cette situation regrettable, on choisit un moyen terme, en proposant l'ensemble de définitions qui paraît le mieux adapté, tout en indiquant au besoin des usages différents.

Pour appuyer les discussions de nombreux exemples sont présentés. Ils ont été empruntés essentiellement à la littérature en langue française pour situer l'illustration dans un domaine que le lecteur a les meilleures chances de connaître.



CHAPITRE PREMIER

POPULATION - STOCK

L'exposé est souvent centré sur un cas simple et, plus particulièrement, celui d'un stock exploité par les chalutiers, où les animaux n'arrivent sur les lieux de pêche qu'au-delà d'un certain âge. Cela pour une double raison : historiquement, ce cas a fait l'objet de travaux essentiels dans le développement de la dynamique des populations ; en pratique, il correspond à un nombre important de pêcheries. A partir du cas particulier, on esquisse une généralisation.

I. - POPULATION ET STRUCTURES D'AGE

I-1. - POPULATION AU SENS HALIEUTIQUE

Lorsqu'apparaît en halieutique le terme de **population**, c'est pratiquement selon l'usage classique en génétique des populations.

Selon DAGET et LE GUEN (1975) : "Une population halieutique est l'ensemble des individus vivant dans un écosystème déterminé et possédant des caractères communs transmissibles par hérédité. La notion de population ainsi définie implique la monospécificité, mais elle est plus restrictive que celle d'espèce, de sous-espèce ou de race géographique, car l'écosystème considéré peut être choisi d'étendue réduite. On parlera de la population d'un océan, d'un lac, d'une portion de rivière ou d'un secteur maritime, alors que l'espèce ou la sous-espèce à laquelle cette population se rattache peut avoir une aire de répartition plus étendue". Dans l'idéal, il n'existe aucun échange avec des individus extérieurs à la population et, à l'intérieur, aucune barrière ne freine les échanges génétiques entre sous-ensembles.

Apparaît ainsi une double exigence d'**isolement** et d'**homogénéité**. Ce terme d'homogénéité peut avoir deux sens : **uniformité des caractéristiques individuelles** ou brassage total à l'intérieur de l'ensemble. C'est le second sens qui est ici évoqué, mais certains modèles font également appel au premier. Le brassage correspond à la notion de population panmictique (CALAPRICE, 1980).

Ces conditions ne sont jamais remplies intégralement, notamment en ce qui concerne l'homogénéité. Souvent, il existe à l'intérieur de la population des compartiments entre lesquels les échanges sont faibles, voire très épisodiques. On parle alors de **sous-populations**. La distinction comporte toujours une part d'arbitraire. Une sous-population suffisamment isolée peut être considérée en pratique comme une population.

On retiendra les idées générales et on évitera les querelles sémantiques et dogmatiques pour admettre que les classifications sont toujours imparfaites. La notion même d'espèce est très délicate, or on aborde une question plus difficile encore : définir des unités génétiques à l'intérieur de l'espèce (CALAPRICE, 1980).

I-2. - LA POPULATION, SYSTÈME OUVERT

"Une population est un système bioénergétique ouvert qui échange constamment de l'énergie avec son environnement. Une partie de l'énergie empruntée au milieu extérieur est transformée en matière vivante. Par le jeu de la reproduction, de la croissance individuelle et éventuellement de l'immigration en provenance d'autres populations de la même espèce, la biomasse, c'est-à-dire le poids total de matière vivante, tend à augmenter. En même temps, l'émigration éventuelle et surtout la mortalité, y compris celle due aux prédateurs et à l'exploitation par l'homme, tendent à réduire la biomasse. Si le bilan est positif, la population s'accroît; dans le cas inverse, elle décline. La dynamique des populations a pour objet d'étudier les effets de ces forces antagonistes, non en termes de bilan énergétique mais en termes de biomasse et de structure démographique" (DAGET et LE GUEN, 1975).

I-3. - GROUPE D'AGE ET COHORTE

I-3-1. - PYRAMIDE DES AGES

La population comporte en général à tout moment des animaux d'âges différents. Il existe alors une pyramide des âges ou, selon l'expression consacrée mais étymologiquement impropre, une **structure démographique**. Dans le cas le plus favorable, la reproduction prend place chaque année sur une courte période qui est la même pour l'ensemble de la population. Dans ce cas, on distingue aisément des groupes d'animaux nés la même année. A chaque année est ainsi associé ce que l'on appellera un **groupe d'âge**. Le groupe 0 correspond aux animaux de moins d'un an. Le groupe 1 désigne les animaux ayant plus d'un an et moins de deux.

Dans la réalité, les dates de naissance ne sont pas connues avec une grande précision, d'autant que la reproduction peut s'étaler sur quelques semaines, voire quelques mois. On fait ainsi appel à une convention : *le groupe auquel appartient un poisson est défini par référence au nombre de "premier janvier" qu'a connu l'animal*. Un poisson né en août est dit du groupe 0 jusqu'au 31 décembre. Il passe au 1^{er} janvier dans le groupe 1. Cette convention est, sinon systématique, du moins courante.

Il arrive également qu'il soit difficile de déterminer l'âge exact des vieux animaux. Le groupe 6+ désigne alors l'ensemble des animaux des groupes 6, 7, 8, etc.

I-3-2. - COHORTES ET MICROCOHORTES

Si la reproduction se déroule pour toute la population sur une courte période à l'intérieur d'une année, l'ensemble des animaux nés une année est aisément identifié. Il constitue une **cohorte**, caractérisée par son année de naissance, qui correspond à un millésime. A un moment donné, la répartition d'une population en cohortes, ou en groupes d'âge, correspond au même critère. Au fil des années, une même cohorte passe d'un groupe d'âge à l'autre. Les expressions de classes d'âge ou de classes annuelles peuvent encore être rencontrées : *la classe d'âge correspond au groupe d'âge, la classe annuelle à la cohorte (annuelle)*. Le terme de classe est donc en lui-même ambigu.

Le cas favorable évoqué, où la reproduction se concentre sur de courtes périodes, se trouve de façon relativement courante en zone tempérée. Il n'en va pas toujours ainsi en zone inter-tropicale. On parle toujours de classes d'âge mais la définition d'une cohorte peut devenir plus floue. La reproduction peut se faire à plusieurs époques, parfois décalées d'une zone à l'autre dans une même population. On parle parfois de cohorte pour un groupe d'animaux nés sur une même courte période et parfois la même zone. Pour une même population, sur une année, plusieurs cohortes pourront donc être représentées. Une illustration pourrait en être trouvée dans les études sur la sardinelle (*Sardinella eba*, GHENO et POINSARD, 1968).

Pour être précis, il faudrait soit préciser cohorte annuelle pour l'ensemble des animaux nés une année, et utiliser cohorte en un sens plus vaste où le laps de temps pourrait être variable, soit ne parler de cohortes que dans le cas de cohortes annuelles, et parler pour les ensembles plus limités de **microcohortes** ou de **minicohortes** selon l'échelle (FONTENEAU, comm. pers.). La distinction est d'autant plus utile que souvent on différencie les microcohortes dans les jeunes stades, pour ne plus considérer ultérieurement que les cohortes annuelles.

II. - PHASE EXPLOITABLE

II-1. - RECRUTEMENT ET RÉFORME PAR MIGRATION

Ce cas simple suppose un seul engin et des lieux de pêches délimités. La pêche peut être ou non effectivement pratiquée au moment de l'étude. C'est pourquoi, par la suite et sauf indication contraire, en parlant de lieux de pêche on entendra pêche potentielle. On peut s'interroger à l'infini sur ce que signifie potentielle, mais en pratique, pour une pêcherie donnée, on considérera simplement les zones où techniquement, sans modifications des procédés de capture, on pourrait opérer des captures commerciales. Le poisson est accessible quand il est présent sur les lieux de pêche. Des migrations peuvent faire varier son accessibilité.

II-1-1. - RECRUTEMENT

Il est assez rare que sur les lieux de pêche tous les âges soient représentés dans les mêmes proportions que pour l'ensemble de la population. Souvent, il existe une ségrégation entre poissons âgés et jeunes, notamment entre reproducteurs et immatures.

On connaît des cas extrêmes comme celui des saumons, poissons amphibiotes, qui se reproduisent dans les rivières et les fleuves. Les tacons restent d'une à quelques années en eau douce, la durée de ce séjour étant d'autant plus longue que l'habitat est plus septentrional. Devenus "smolts", les saumons vont en mer, y passent une ou plusieurs années, puis reviennent sur les frayères pour s'y reproduire. Les anguilles ont un cycle biologique inverse : les adultes vivent dans les eaux continentales et descendent en mer pour frayer. Les jeunes de l'anguille d'Europe (*Anguilla vulgaris*) restent deux ans et demi dans l'Atlantique avant d'entrer en eau douce.

Beaucoup d'autres espèces possèdent des aires de ponte bien délimitées et des nurseries où les jeunes séjournent avant de se joindre aux adultes.

Les plies de mer du Nord *Pleuronectes platessa* se reproduisent dans les eaux littorales peu profondes et c'est seulement au bout de trois à quatre ans que les jeunes émigrent vers les zones de pêche. Dans les régions tropicales, nombre de poissons marins littoraux et de crevettes pénièdes passent le début de leur vie dans les eaux dessalées des lagunes ou des estuaires.

Larves et alevins ont, en effet, besoin d'une nourriture différente de celle des individus plus âgés. Ils ont également besoin d'être protégés contre la préation des autres espèces ou même de leur propre espèce, les carnassiers n'hésitant pas à pratiquer le cannibalisme et à dévorer leur propre progéniture lorsque celle-ci passe à leur portée. *Le recrutement est le processus par lequel la fraction la plus jeune de la population s'intègre pour la première fois à l'ensemble des poissons "accessibles".* On définit ainsi un âge au recrutement ou âge de recrutement, auquel on associe une taille moyenne au recrutement. Un individu franchissant l'âge seuil est une recrue. *L'ensemble des recrues constitue le recrutement, ce qui donne un second sens au terme.* L'effectif de cet ensemble est lui aussi appelé recrutement et noté **R**.

II-1-2. - RÉFORME

Le processus inverse du recrutement, que l'on pourrait appeler réforme, conduit les individus à quitter définitivement les lieux de pêche au-delà d'un certain âge. Le phénomène n'est pas aussi courant que le recrutement par migration. Il n'est pourtant pas très rare. La difficulté majeure est peut-être de distinguer les effets d'une telle migration de la mortalité naturelle. En terme de production pour la pêcherie, il est équivalent qu'un animal soit mort ou réformé. Pour la reproduction, il n'y a toutefois pas équivalence entre mortalité et migration. Un animal réformé peut apporter une contribution importante à la fécondité du stock.

II-1-3. - ACCESSIBILITÉ

La phase accessible est limitée par l'âge de recrutement et l'âge éventuel de réforme : *l'accessibilité correspond à une présence physique sur les lieux de pêche.* Elle est quantifiée, pour un âge donné, par le taux de présence sur les lieux de pêche.

Entre le recrutement et l'éventuelle réforme, l'accessibilité ne reste pas nécessairement constante, les migrations éloignant et ramenant alternativement les poissons sur les lieux de pêche.

Les migrations saisonnières sont très courantes. C'est le cas des *Pseudotolithus elongatus* capturés par les chalutiers près de l'estuaire du Congo, pour lesquels l'âge moyen au recrutement est de deux ans. L'accessibilité du stock sur les fonds de pêche est fonction de la crue du Congo. En période de crue, les *Pseudotolithus elongatus* s'éloignent au maximum de l'estuaire et sont accessibles parce que présents sur les fonds marins fréquentés par les chalutiers. Pendant l'étiage, ils se rapprochent de l'estuaire et quittent les fonds accessibles aux chalutiers. Du 15 mai au 15 septembre, l'accessibilité peut être considérée comme nulle.

Pages 20 et 21 inversées.

II-2-2. - RÉFORME

On peut de même envisager une généralisation de la notion de réforme. *L'âge dit de réforme correspondrait à un âge au-delà duquel, quelle qu'en soit la cause, les animaux ne sont plus exploitables.*

Un exemple peut en être fourni par la pêcherie de trocas (*Trochus niloticus*) de Nouvelle-Calédonie. Ces gastéropodes sont exploités pour la nacre de leur coquille. Au-delà d'un certain âge, le parasitage vient la gâter. L'animal est inutilisable. Il y a réforme (BOUCHET et BOUR, 1980).

II-3. - STOCK

Globalement donc, on distingue une phase exploitable à l'intérieur de la vie d'un animal, même si des phénomènes plus complexes que de simples migrations jouent.

Le stock est, par définition, l'ensemble des animaux exploitables.

L'abondance est l'effectif total du stock,

La densité, l'effectif par unité de surface.

Il est possible que le recrutement se produise à un âge très précoce, voire même dès l'éclosion, s'il n'y a jamais eu aucune ségrégation entre jeunes et adultes. Dans ce cas, il y a confusion entre stock et population. Certains pensent que l'on peut confondre stock et population halieutique. Nous préférons réservier l'appellation de stock "quantité disponible" ("LAROUSSE") à la phase exploitable d'une population, la plus importante pour les gestionnaires de la pêcherie. Cependant, si le mot stock vient d'être utilisé ici dans son sens premier, d'autres sens sont en usage, ils sont précisés plus loin.

III. - PHASE EXPLOITÉE

Un stock halieutique constitue une richesse potentielle qui peut être inexploitée. On parle alors de **stock vierge**. Dans le même ordre d'idée, un animal n'est pas nécessairement exploité dès le recrutement, qui correspond à l'entrée en phase exploitable. Ce point correspond à un premier paragraphe. Dans le deuxième paragraphe, on précise le concept de **vulnérabilité**.

III-1. - LIMITES DE LA PHASE EXPLOITÉE

III-1-1. - CAS DU CHALUT

A) Échappement

Exploitable ne signifie pas nécessairement exploité. La maille du chalut pourra être suffisamment grande pour que, même recrutés, les animaux jeunes, de petite taille, soient totalement à l'abri d'un risque de capture. Ceci conduit à introduire la notion d'**âge à la première capture**, généralement noté tc^* . *Il correspond à l'âge à partir duquel l'animal court effectivement le risque d'être capturé.* Cet âge dépend de la taille des mailles et de la croissance des animaux. Ceux dont l'âge est compris entre tr^* , âge au recrutement, et tc sont épargnés par décision des exploitants. Le passage à travers les mailles d'un chalut est conditionné par leur taille des mailles. C'est l'**échappement**.

B) Évitement

Par la rapidité de leur nage, certains animaux évitent les engins de capture mobile : c'est le phénomène **d'évitement**, et, plus précisément, **d'évitement actif**.

La plupart des animaux, surpris par l'approche d'un chalut, sont rabattus vers le centre par les panneaux et les bras. Ils commencent par nager devant le filet jusqu'au moment où, fatigués, ils s'arrêtent et sont alors happés par la poche qui continue d'avancer régulièrement. D'autres, plus gros, plus vigoureux et plus rapides, évitent ce sort en fuyant par les côtés ou par le dessus, d'autant plus facilement.

De nombreuses espèces de céphalopodes se laissent difficilement prendre au chalut, de sorte que leur abondance dans les peuplements marins est méconnue ou sous-estimée.

(*) Les âges absolus sont souvent inconnus. tr et tc ne sont pas des âges réels, ceci étant sans importance en général.

On pourrait ainsi multiplier les exemples de pêcheries saisonnières sous toutes les latitudes.

Les fluctuations d'accessibilité entre recrutement et réforme ne sont pas toujours strictement saisonnières. Elles sont souvent liées à des phénomènes hydrologiques qui, par-delà un schéma saisonnier, peuvent présenter des irrégularités qui engendrent des "accidents" dans l'accessibilité.

Les pêcheries de sardines au début du siècle en Bretagne atlantique en offrent un parfait exemple : les années noires pouvaient être liées dans les évolutions à court terme à une variation d'accessibilité autant qu'à des variations réelles d'abondance.

II-2. - GÉNÉRALISATION

II-2-1. - RECRUTEMENT

Les situations précédentes couvrent un cas simple, où les lieux de pêche peuvent être définis de façon géographique, où les animaux ne parviennent sur ces lieux qu'au-delà d'un certain âge, que cette arrivée soit définitive ou non. Ceci n'est pas toujours le cas. Les notions précédemment envisagées deviennent alors plus floues. On conserve cependant l'expression de recrutement, même lorsque ce terme ne peut être défini simplement en terme de migration. Pour tout un ensemble de modèles, les modèles structuraux, ultérieurement présentés, il est pratique de considérer un âge seuil à partir duquel les études suivent de façon détaillée le devenir des animaux. En prenant un âge qui ne soit pas trop faible, on s'évite de décrire les stades les plus jeunes, d'étude délicate. L'âge du recrutement doit néanmoins être choisi inférieur ou égal à l'âge du plus jeune animal exploitable. De façon générale, il sera noté tr.

A) Comportement des jeunes animaux

Il se peut que l'on puisse faire référence à un phénomène de comportement autre qu'une migration.

La langoustine (*Nephrops norvegicus*) paraît hors d'atteinte pour les chaluts commerciaux avant leur deuxième automne. Les langoustines sont pourtant présentes sur les lieux de pêche, mais elles semblent ne pas quitter le terrier dans lequel elles vivent (CONAN, 1978). Ce n'est qu'à partir de leur deuxième automne qu'elles passent une partie de leurs temps hors du terrier et deviennent ainsi exploitables.

De façon générale, lorsque les très jeunes animaux ne peuvent être capturés par les engins usuels, on associe le recrutement à l'entrée en phase exploitable.

B) Définition empirique

Il se peut qu'aucun phénomène biologique net ne marque une entrée en phase exploitable. Dans ce cas, on définit empiriquement l'âge au recrutement comme le plus faible âge de première capture qu'il paraîsse intéressant d'envisager. La définition repose sur des considérations pratiques. Il n'est pas impossible que, d'une étude à l'autre, elle puisse changer, parce que la gamme estimée raisonnable des âges à la première capture a évolué.

C) Prise en compte de plusieurs métiers

Le terme de métier, adopté en halieutique par de Verdelhan (comm. pers.), correspond à un engin et une pratique de la pêche. Le mot anglais le plus proche dans la littérature halieutique est fleet. Il n'est toutefois pas aussi précis. En français, on rencontre aussi le terme engin. Il est moins complet, car il ne prend pas en compte tout ce qui caractérise une certaine pratique.

Lorsque plusieurs métiers sont pratiqués, les lieux de pêche, le comportement du poisson vis-à-vis de l'engin et, de façon générale, l'entrée en phase exploitable peuvent varier selon le métier considéré. Un âge au recrutement est associé à chacun.

Le germon (*Thunnus alalunga*) est ainsi exploité dans sa phase juvénile par une pêcherie de surface, composée de ligneurs et de canneurs, dans sa phase adulte par des palangriers. Il est recruté pour la pêcherie de surface vers deux ans (*) pour la palangre vers six ans (BARD, 1974; LE GALL, 1976). Pour le thon rouge (*Thunnus thynnus*), les métiers pratiqués sont encore plus nombreux et les âges de recrutement associés très différents (FARRUGIO, 1981).

Un âge global de recrutement sera considéré : c'est le plus petit de tous. Il correspond à l'entrée en phase exploitable pour un ensemble de métiers. En parlant simplement d'âge au recrutement, c'est à cette notion que l'on fait appel. Dans le cas du germon, ce sera deux ans, âge de recrutement pour la pêcherie de surface.

(*) Une incertitude subsiste à vrai dire sur les âges absolus (BARD, 1981).

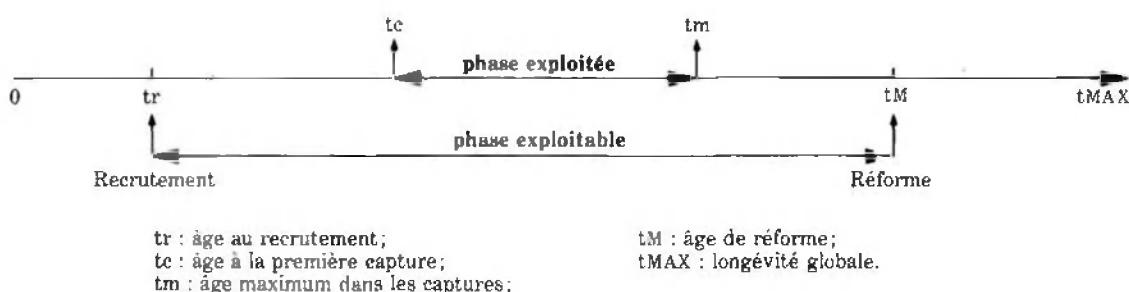
L'évitement actif est, par ailleurs, d'autant plus important que l'ouverture du chalut et sa vitesse de traction sont plus faibles.

Indépendamment de cet évitement actif, un évitement passif peut jouer. C'est vrai surtout pour des animaux plaqués sur le fond, voire enfouis. En général, *dès lors qu'un animal présent sur l'aire balayée n'est pas happé par le chalut, il y a évitement.*

En cas d'évitement total, l'âge maximum dans les captures, t_m , sera inférieur à l'âge maximal dans la population et même à l'âge de réforme.

C) Phase exploitée

Entre les âges t_c et éventuellement t_m , l'animal est dans la phase exploitée. Cette phase est incluse dans la phase exploitable. Ceci peut être résumé par l'alignement des différents âges évoqués sur un axe matérialisant le vieillissement des animaux.



Sur le graphique, tous ces âges ont été choisis différents. En général, on retrouvera simplement les inégalités :

$$t_r < t_c \text{ et } t_m < t_M < t_{MAX} \text{ et le plus souvent } t_m = t_M = t_{MAX}.$$

Sans quitter le cas simple de chalutiers, le phénomène peut être compliqué par le fait qu'entre t_r et t_M , l'animal peut cesser d'être disponible, notamment en certaines saisons. On peut aussi retrouver des périodes de non-exploitation liées à une décision de fermeture de la pêche.

III-1-2. - GÉNÉRALISATION

Beaucoup d'engins épargnent les jeunes animaux jusqu'à un âge variable. La façon de les utiliser peut intervenir, mais c'est essentiellement une caractéristique physique qui permet de moduler l'âge à la première capture.

Pour certains casiers, c'est la maille. Pour les dragues à praires, constituées d'une cage rigide métallique (BERTHOU et LE GALL, 1980), on peut moduler l'espacement des barettes. Pour les dragues à coquilles Saint-Jacques munies de dents, l'espace entre celles-ci joue le rôle essentiel (DUPOUY, 1978). Dans beaucoup de pêches utilisant des hameçons, on peut jouer sur la taille de l'hameçon.

On ne retrouve pas toujours de façon aussi simple les phénomènes particuliers d'échappement et d'évitement, mais on peut très généralement distinguer à l'intérieur de la phase exploitable une phase exploitée, avec notamment un âge de première capture.

III-2. - LA CAPTURABILITÉ ET SES VARIATIONS

III-2-1. - LA CAPTURABILITÉ ET SES COMPOSANTES

Les termes évoqués dans ce paragraphe recouvrent des notions très variables selon les auteurs. Nous donnerons notre point de vue, mais la terminologie est fluctuante, et d'autres définitions ont été suggérées (POSTEL, 1973; TROADEC, 1978).

A) Un cas simple

Des lieux de pêche ayant été délimités, pour un métier donné, l'accessibilité correspond à la présence sur cette zone. Même présents sur cette zone, certains animaux ne peuvent être pêchés. Ceci correspond à un problème de vulnérabilité.

L'accessibilité correspond à une composante géographique : taux de présence sur les lieux de pêche.

La vulnérabilité dépend des interactions, in situ, entre engins et poissons, souvent liées à des problèmes de comportement.

Pour aller plus avant, introduire le concept de **capturabilité** et donner des définitions quantitatives, il faut aborder une notion développée ultérieurement, celle d'**effort de pêche**. Dans l'immédiat, on utilise simplement le concept d'**unité d'effort qui se ramène à une opération ou un ensemble d'opérations d'un bateau donné**. C'est, par exemple, le coup de chalut de durée déterminée ou, pour un casseyeur l'ensemble "pose + séjour + relevé du casier". Souvent, on se ramène à des définitions englobant des journées complètes, voire des périodes plus longues, pour inclure tous les types d'activité, et notamment la recherche du poisson : ce sera, par exemple, un jour sur les lieux de pêche d'un bateau donné.

A une unité d'effort on associe l'aire concernée. Pour le coup de chalut, c'est l'**aire balayée**. Soit alors un animal présent sur ce domaine. La probabilité qu'il soit capturé quantifie sa vulnérabilité. Pour un chalut, cette vulnérabilité peut être analysée comme le produit de deux probabilités : probabilité pour que l'animal n'évite pas le chalut et probabilité pour qu'il ne s'échappe pas : **taux de rétention** (*). Un produit apparaît car deux conditions doivent être satisfaites. La notion de vulnérabilité pour un chalut ou une drague est également directement liée à la notion d'**efficacité**. L'**efficacité correspond au rapport entre le nombre d'animaux présents sur l'aire balayée et les captures**

Considérons ainsi une pêcherie où un seul métier opère sur des lieux de pêche bien délimités et parfaitement homogènes. Tous les individus dans la phase exploitée sont encore supposés de même vulnérabilité. Cet ensemble de conditions définit le cas simple de référence. Pour qu'un poisson soit capturable, il faut qu'il soit accessible et vulnérable. *Un poisson accessible et vulnérable est disponible.*

Pour donner une signification quantitative cohérente à tous les termes, il faut encore se ramener à des probabilités. La **capturabilité**, notée **q**, est ainsi la probabilité d'être capturé par une unité d'effort, pour un poisson pris au hasard dans un ensemble, par exemple une classe d'âge.

La cohérence de cette définition avec celle proposée pour accessibilité et vulnérabilité peut être constatée facilement dans le cas simple. Soit "A" la surface totale des lieux de pêche, "a" la surface affectée par une unité d'effort, par exemple l'aire balayée par un coup de chalut. Pour qu'un animal soit capturé par une unité d'effort, différentes conditions doivent être satisfaites.

— Il doit être sur les lieux de pêche. La probabilité pour qu'il en soit ainsi correspond à la fraction présente sur cette zone, c'est-à-dire l'accessibilité, notée **r**.

— Il doit être sur l'aire affectée par l'unité d'effort. La probabilité de cet événement correspond au rapport entre les surfaces **a** et **A**, soit **a/A**.

— Il doit appartenir à la fraction effectivement capturée. Ceci correspond à la vulnérabilité **s** ou à l'**efficacité** du chalut.

La capturabilité est le résultat de ces composantes et correspond mathématiquement au produit des probabilités correspondantes.

$$q = r \times \frac{a}{A} \times s$$

Pour qui n'est pas familier des probabilités, ceci peut se comprendre en termes de fractions : la proportion d'animaux accessibles est **r**. Parmi ces animaux, la fraction de ceux présents sur l'aire affectée par l'unité d'effort est $\frac{a}{A}$. La proportion globale présente sur cette aire $r \times \frac{a}{A}$, dont une fraction **s** sera effectivement capturée. Sur l'ensemble d'animaux considérés au départ, la fraction capturée par une unité d'effort est :

$$q = r \times \frac{a}{A} \times s$$

La capturabilité, notion globale, est la plus directement importante pour les études de dynamique des populations. Elle permet de relier les notions d'**effort de pêche** et de **mortalité par pêche**. Il faut concevoir qu'elle résulte de plusieurs composantes : dans le cas simple présent, l'**accessibilité**, la **vulnérabilité**, c'est-à-dire globalement la disponibilité, et les surfaces considérées. Elle est strictement liée à la définition de l'**unité d'effort**.

B) Cas général

Lorsque l'on quitte le cas simple, il devient plus délicat d'**individualiser accessibilité et vulnérabilité**. On garde alors à l'esprit le cas de référence, même si on ne trouve pas de définition entièrement satisfaisante isolant les deux concepts. Il est plus sage de s'en tenir à la notion de disponibilité qui couvre

(*) Le taux de rétention est le rapport entre captures et nombre d'animaux entrant dans le chalut.

les deux aspects. Il paraît pourtant utile de retenir l'idée que l'accessibilité est associée à la macro-distribution spatiale et à des migrations couvrant des distances importantes, tandis que la vulnérabilité est liée au comportement des animaux en relation avec l'engin de pêche, dont les caractéristiques physiques peuvent jouer un rôle déterminant.

Par ailleurs, si la zone de pêche n'est pas parfaitement homogène, une nouvelle composante intervient dans la capturabilité : **l'efficience**. Une même unité d'effort a des effets plus ou moins importants, selon que la pêche correspondante est effectuée sur des zones où à des moments où le poisson est plus ou moins abondant, plus ou moins vulnérable. En parlant d'efficience, nous regroupons tous ces problèmes.

Un schéma résume les différentes questions (tabl. I-1) :

$q = \text{capturabilité}$	<table border="0" style="width: 100%;"> <tr> <td style="vertical-align: top; padding-right: 10px;"> disponibilité (dépend du poisson et de l'engin, indépendant du comportement du pêcheur). </td><td style="vertical-align: top; padding-right: 10px;"> vulnérabilité (dominée par les problèmes de comportement). </td><td rowspan="3" style="vertical-align: middle; font-size: small; padding-top: 10px;"> souvent difficiles à distinguer </td></tr> <tr> <td style="vertical-align: top;"> efficience (dépend entre autres de la stratégie ou de la tactique de pêche). </td><td></td></tr> </table>	disponibilité (dépend du poisson et de l'engin, indépendant du comportement du pêcheur).	vulnérabilité (dominée par les problèmes de comportement).	souvent difficiles à distinguer	efficience (dépend entre autres de la stratégie ou de la tactique de pêche).		souvent difficiles à distinguer
disponibilité (dépend du poisson et de l'engin, indépendant du comportement du pêcheur).	vulnérabilité (dominée par les problèmes de comportement).	souvent difficiles à distinguer					
efficience (dépend entre autres de la stratégie ou de la tactique de pêche).							

Tableau I-1
Décomposition de la capturabilité.

Les notions discutées s'entendent vis-à-vis d'un engin donné, aux caractéristiques précises, par exemple un chalut, avec un grément et un maillage donnés. On utilise parfois ces termes de façon moins précise, en considérant par exemple que le poisson est vulnérable s'il est possible de le pêcher avec un maillage quelconque. Il s'agit alors d'une vulnérabilité et d'une disponibilité potentielles. Ce sont ces vulnérabilité et disponibilité potentielles qui étaient en fait évoquées pour définir la phase exploitable.

III-2-2. - VARIATIONS DE VULNÉRABILITÉ SELON L'ÂGE ET/OU LA TAILLE

La sélectivité décrit les variations de capturabilité selon l'âge : l'accessibilité peut être très variable selon l'âge, de même que la vulnérabilité. Dans ce paragraphe, seules les variations de vulnérabilité seront abordées.

En pratique, on associe systématiquement taille et âge. Sauf exception (CONAN, 1978, CONAN et MORIZUR, 1979), les modèles ne prennent pas en compte des différences de taille à âge égal. Il est presque équivalent de parler de variations de vulnérabilité selon l'âge ou selon la taille.

Dans un premier temps, on s'en tiendra une fois encore au cas des chalutiers pour étudier les variations de vulnérabilité selon la taille et aboutir aux courbes dites de sélectivité.

A) Sélectivité d'un chalut et échappement

Pour simplifier, les seuls phénomènes d'échappement sont considérés. A propos de l'âge de première capture, l'échappement des animaux de petite taille qui peuvent passer à travers les mailles a été évoqué. Dans le cas le plus simple, les animaux qui, avant l'âge de première capture, sont invulnérables, deviennent tout à coup pleinement vulnérables. Ceci correspond au cas théorique de **sélectivité en tranchet**, encore dite **en fil de rasoir ou lame de couteau**. La réalité est en général plus nuancée. Le taux de rétention du chalut croît progressivement. Même après l'âge à la première capture, certains animaux peuvent s'échapper. Les mailles ne sont pas toutes strictement de même taille. L'animal peut se présenter de diverses façons. C'est une question de chance. Au-delà d'une certaine taille, l'échappement devient impossible, on parle parfois de taille ou d'âge de plein recrutement, expression usuelle mais malheureuse, ou mieux d'**âge de pleine vulnérabilité**. Au phénomène d'évitement près, un animal ayant atteint cet âge et présent sur l'aire balayée par un chalut est capturé à coup sûr. L'efficacité du chalut est totale.

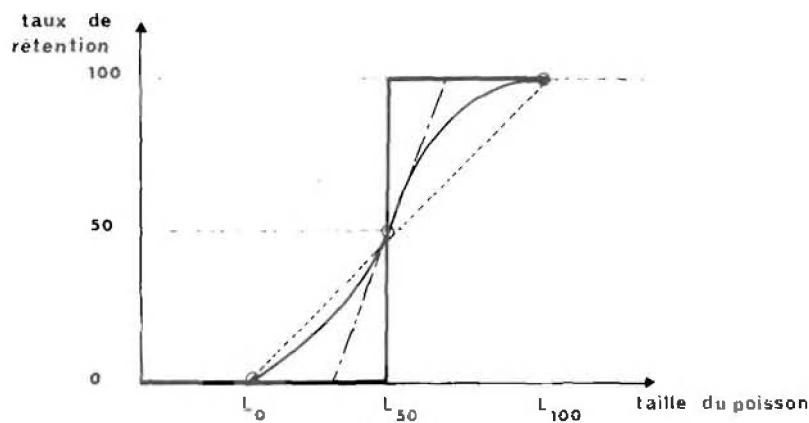


Fig. I-1
Exemple de courbe de sélectivité de chalut.

— approximation en tranchet
— selectivité réelle
- - - tangente au point L_{50}
- - - interpolation linéaire

L'allure générale se ramène souvent à une courbe en sigmoïde, qui peut être décrite par des fonctions mathématiques particulières et, notamment, des courbes logistiques. La taille à partir de laquelle les animaux commencent à être capturés est notée L_0 . Celle à laquelle la vulnérabilité maximale est atteinte est notée L_{100} (comme 100 %). Le point le plus important est celui correspondant à une longueur où les animaux présentent une vulnérabilité moitié de la vulnérabilité maximale. Puisque seul le phénomène d'échappement peut jouer, ceci correspond à la longueur pour laquelle la moitié des animaux s'échappent. Elle est notée généralement L_{50} . Elle sera comparée à la taille de la maille et c'est ainsi qu'est défini le **facteur de sélectivité**, $sf = L_{50} / L_M$, si L_M est la taille de la maille. Généralement, la taille évoquée est celle de la maille étirée, avec allongement maximal, et non le côté de la maille. La sélectivité du chalut n'est pas intégralement décrite par le facteur de sélectivité. Toute la courbe de sélectivité doit dans l'absolu être prise en compte. En pratique, la deuxième caractéristique importante est la pente "générale" de la courbe de sélectivité, qui peut être associée à la pente au point L_{50} , ou à une droite joignant les points L_0 et L_{100} . Plus la pente est forte et plus la sélectivité est brutale. Le cas de sélectivité en fil de rasoir correspond au cas extrême, avec une pente infinie. On tend parfois à s'y ramener pour simplifier, substituant ainsi à la vraie courbe de sélectivité la courbe en escalier, représentée en traits pleins sur la fig. I-1. C'est une approximation grossière qui peut avoir des incidences pratiques sensibles et regrettables. Dans les calculs de production, les résultats peuvent être modifiés par l'approximation. Elle est néanmoins pratiquée et entraîne parfois une confusion de langage, dans la mesure où certains auteurs parlent de taille à la première capture à propos de L_{50} . En fait, ils se réfèrent implicitement à l'approximation de la courbe de sélectivité par la courbe en escalier (*) et assimilent tc à ce qui sera noté T_{50} .

D'autres approximations de la courbe de sélectivité sont parfois utilisées. On fait souvent appel à une approximation linéaire. Ceci correspond aux courbes en pointillés sur la fig. I-1. L'assimilation à une courbe logistique en est une autre. Elle est souvent assez réaliste. Si le taux de rétention noté φ est une fonction logistique de la longueur ℓ , ceci conduit à la relation :

$$\varphi(\ell) = \frac{1}{1 + e^{\alpha(\ell - L_{50})}}$$

La pente au point L_{50} est égale à $\frac{\alpha}{4}$. Pour une étude plus complète, on peut se référer à DARDIGNAC et de VERDEILHAN (1978).

(*) D'autres auteurs utilisent aussi la notation tc pour un âge à la première capture théorique, issu de calculs fondés sur les modèles (LENARZ et al., 1974). Ils font ainsi allusion à une approximation de la courbe de sélectivité pour une courbe en escalier, mais centrée non sur L_{50} , mais sur une longueur telle que les calculs donnent les mêmes résultats pour la production des stocks (rendement par recrue) qu'avec la courbe de sélectivité réelle.

Cette formulation postule que, pour des tailles suffisantes, l'efficacité est égale à 1, le chalut étant parfaitement efficace. Des précautions sont indispensables à ce niveau, même sans aborder les problèmes d'évitement. L'ouverture efficace d'un chalut est difficile à définir et varie selon les auteurs qui peuvent, par exemple, se référer à l'écartement des panneaux ou aux bourselets. L'efficacité varie selon la définition retenue. Aucune ne garantit que pour des grandes tailles le taux de rétention soit égal à 1.

Plus généralement, sur les questions de sélectivité, les ouvrages de référence restent deux recueils d'articles (I.C.N.A.F., 1963; POPE et al., 1975). Les filets maillants présentent des singularités intéressantes (HAMLEY, 1975), de même que les chaluts à langoustines (CHARUAU, 1978).

B) Cas général

Même en restant dans le domaine des chaluts, si les phénomènes d'évitement interviennent, l'évolution de la vulnérabilité selon la taille n'est pas monotone. Après l'âge de première capture, la vulnérabilité va augmentant, les possibilités d'échappement se réduisent. En revanche, l'évitement croît progressivement avec la taille. Ceci conduit à une courbe de sélectivité, traduisant l'évolution de la vulnérabilité selon la taille, dont l'allure est donnée sur la fig. I-2. Si l'évitement intervient avant que l'échappement cesse de jouer, l'efficacité du chalut n'est totale pour aucune taille.

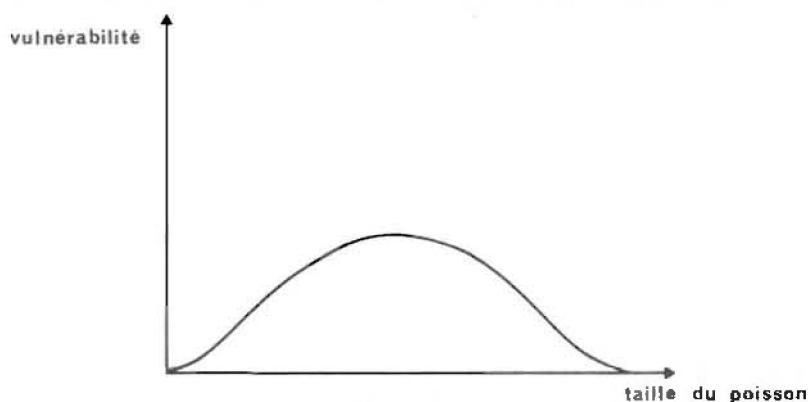


Figure I-2

Exemple de variation non monotone de la vulnérabilité selon la taille.

Quel que soit l'engin, on peut tracer des courbes retracant l'évolution selon la taille de la vulnérabilité. Les dragues, où domine le phénomène d'échappement, conduisent à des courbes analogues à celle du paragraphe A précédent. Les trémails conduisent à une courbe analogue à celle de la fig I-2 : ils sélectionnent une gamme de taille précise.

III-2-3. - VARIATIONS DE VULNÉRABILITÉ SELON D'AUTRES FACTEURS QUE LA TAILLE

A) Saison et/ou sexe

Les variations saisonnières sont souvent importantes et liées à des phénomènes de comportement. Entre hiver et été, les animaux sont plus ou moins actifs et, partant, plus ou moins vulnérables.

Selon le sexe, la vulnérabilité peut être variable. Très souvent une interaction avec les variations saisonnières intervient, notamment pour les femelles dont le comportement et par suite la vulnérabilité peuvent être liés à la saison.

La langoustine en offre un exemple très net, puisque les femelles sont totalement invulnérables pour les chaluts classiques durant la période d'incubation (juillet à janvier), où elles restent dans leur terrier.

B) Hydrologie/courantologie

Pour les thoniers senneurs (*) de l'Atlantique tropical, *la profondeur de la thermocline* joue un rôle essentiel. La pêche n'est guère possible que si elle n'est pas trop profonde. La vulnérabilité est donc très liée, par la profondeur de la thermocline, aux conditions hydrologiques, variables d'une année sur l'autre.

Certaines pêcheries peuvent aussi être liées à *la force du courant* et donc au *coefficient de marée*.

Les pêches aux filets maillants et aux casiers sont difficiles, voire impossibles, dans certaines zones aux périodes de vives eaux.

(*) Dans cet exemple, comme dans la suite, en parlant de senneurs, sans précision complémentaire, nous faisons allusion à la senne tournante et coulissante (purse seine), et non à la senne de plage ou à la senne danoise.

C) Rythme nycthéméral

Espèces pélagiques

Les variations nycthémérales de vulnérabilité de la grande majorité des espèces pélagiques sont évidentes. La formation et la distribution des bancs sont largement soumises au rythme nycthéméral. La distribution verticale est également affectée.

Le cas limite peut être fourni par les pêches de surface des thonnidés qui ne sont guère pratiquées que le jour. Sans aller jusqu'à cet extrême, les harengs connaissent des variations de vulnérabilité entre jour et nuit, selon un schéma soumis à l'état de maturité et donc aux saisons.

Espèces benthiques et demersales

La vulnérabilité de beaucoup d'espèces benthiques varie également entre le jour et la nuit.

Le fait a été plusieurs fois signalé pour les crevettes. Il a été interprété comme résultant d'une recrudescence d'activité lorsque le milieu s'assombrit, les crevettes lucifuges s'enfouissent volontiers dans la vase pour éviter une trop grande luminosité. Leur capture par les chaluts est plus facile et les rendements de la pêche plus élevés la nuit que le jour (LE GUEN et CROSNIER, 1968; GARCIA, 1977).

L'inverse est également possible. A la suite d'une série de chalutages expérimentaux effectués par l'ORSTOM sur la radiale de Pointe-Noire au Congo, il est apparu que, pour toutes les sorties, les captures de nuit sont environ deux fois moins importantes que celles de jour. Le sens et l'intensité des variations de vulnérabilité dépendent des espèces. Les *cynoglossus* et autres poissons plats, qui s'enfouissent le jour dans les sédiments meubles du fond, sont beaucoup mieux capturés la nuit, alors que c'est l'inverse pour la plupart des autres espèces benthiques. STSSENWINE et BOWMAN (1976), après des études sur la côte nord-est des États-Unis, concluent à une plus grande vulnérabilité la nuit pour des espèces benthiques, l'inverse étant vrai pour les espèces nectobenthiques.

D) Nature du fond et profondeur

Le même chalut exploitant la même population présente une efficacité différente suivant que le fond est plat, qu'il présente des croches, tels que blocs de rochers ou de coraux, que les pêcheurs prennent grand soin d'éviter, ou des buttes de vase qui font décoller le chalut du fond. L'influence du fond se retrouve aussi pour toutes les dragues, dont l'efficacité varie considérablement selon la granulométrie et le relief.

Indépendamment de la nature du fond, la profondeur peut aussi directement jouer. Un chalut ne travaille pas exactement de la même façon par grand ou petit fond. Les capacités d'évitement peuvent être liées à une éventuelle détection visuelle des engins, variable selon la lumière et donc la profondeur.

E) Interactions avec la sélectivité

L'analyse présentée n'épuise pas les sources de variation de la vulnérabilité. GARCIA (1977) offre une étude beaucoup plus fouillée sur *Penaeus duorarum*. Il met ainsi en évidence un rythme lunaire. Par ailleurs, les problèmes peuvent être compliqués par des interactions. Ceci est particulièrement vrai pour la taille et/ou l'âge et les autres facteurs.

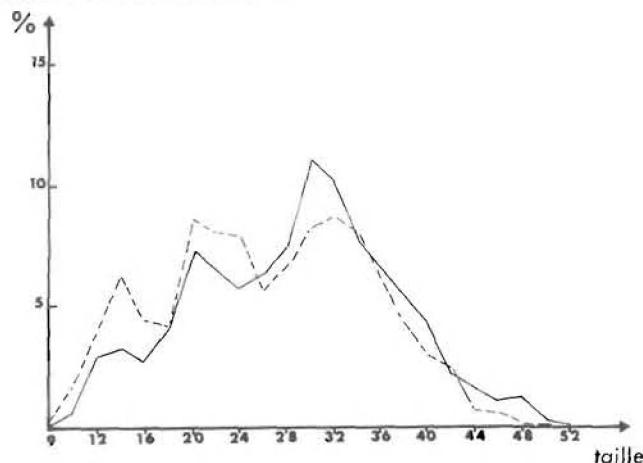


Fig. I-3.

Variations nycthémérales de la distribution des longueurs de *Pseudotolithus senegalensis* dans des captures au chalut, par fonds de 40 m (d'après BAUDIN-LAURENCIN, 1967).

La fig. I-3 indique pour les différentes classes de longueur, de 2 cm en 2 cm, les pourcentages du nombre total de *Pseudotolithus senegalensis* pêchés de jour et de nuit sur fonds de 40 mètres. La courbe des captures de nuit est décalée vers la gauche par rapport aux captures de jour; les petites tailles sont plus abondantes dans les échantillonnages nocturnes. La sélectivité varie donc selon l'heure. La langoustine (*Nephrops norvegicus*) offre des exemples encore plus complexes, l'écart des distributions entre jour et nuit variant de façon marquée avec la profondeur (JENSEN, 1965; CHAPMAN et HOWARD, 1979).

III-2-4. - SÉLECTIVITÉ ET VECTEUR CAPTURABILITÉ

Pour les calculs de dynamique des populations, c'est la capturabilité qui joue. Dans la capturabilité, la vulnérabilité n'est qu'une composante et les courbes de sélectivité, traduisant l'évolution de la capturabilité selon l'âge, peuvent être liées aux autres facteurs, notamment à l'accessibilité. Pour un engin donné, on retrouve fondamentalement deux allures de base : les sigmoïdes et les courbes en cloche. Pour les courbes sigmoïdes, qui montrent que la capturabilité tend vers une valeur seuil maximale, on parle *d'âge pleinement capturable* quand la valeur maximale est virtuellement atteinte.

Les courbes peuvent être compliquées par des variations saisonnières. Quand elles sont complexes, elles peuvent être approchées par des courbes "en escalier" (*), en négligeant les variations de capturabilité à l'intérieur d'un trimestre, par exemple. Les variations de capturabilité sont alors décrites par un ensemble de valeurs, trimestrielles dans l'exemple. On parle, pour désigner cet ensemble, de vecteur capturabilité. Si plusieurs métiers interviennent, pour chacun une description de l'évolution de la capturabilité selon l'âge sera utilisée. A chaque métier est donc attaché un vecteur capturabilité.

IV. - STOCKS

IV-1. - LE CAS IDÉAL

Le terme de stock a été introduit précédemment de façon simple et défini comme *la fraction exploitabile d'une population*. Dans le cas idéal, cette population est un ensemble isolé et homogène. Le stock constitue alors une entité, indépendante d'autres stocks de la même espèce et gérée individuellement. Les événements extérieurs, par exemple la pêche dans d'autres secteurs, n'ont pas d'effet sensible.

L'hypothèse d'homogénéité est nécessaire à l'application des modèles les plus simples. Elle comporte là encore un double aspect : brassage total et uniformité des caractéristiques biologiques (croissance, fécondité, mortalité, vulnérabilité...). L'isolement parfait et l'homogénéité intégrale définissent le stock-unité idéal : *c'est la fraction exploitabile d'une population isolée, brassée, aux caractéristiques uniformes*.

IV-2. - PORTÉE PRATIQUE DES HYPOTHÈSES

Le respect intégral de toutes les hypothèses d'isolement et d'homogénéité n'est pas toujours strictement nécessaire. Deux idées sont à retenir :

- les hypothèses exactes varient selon les modèles utilisés;
- elles ne sont jamais intégralement satisfaites, et un nécessaire pragmatisme conduit à tolérer des écarts sans incidence pratique sur les conclusions.

IV-2-1. - HYPOTHÈSES ET MODÈLES

Une discussion précise des hypothèses, et notamment des hypothèses d'homogénéité, ne pourra prendre place qu'après présentation des modèles dans la seconde partie. Lorsque l'on fait appel à un modèle précis, il faut réfléchir concrètement sur les hypothèses qu'il implique. Pour une catégorie de modèles, les modèles globaux, l'uniformité des caractéristiques biologiques n'est pas requise dans l'absolu. C'est pourquoi on a parfois considéré des ensembles plurispecifiques (GULLAND, 1972). La notion de stock couvre alors plusieurs espèces. On pourra notamment rencontrer ce cas quand deux espèces voisines et difficiles à distinguer sont constamment capturées ensemble et figurent sous la même rubrique dans les statistiques de pêche ou de débarquement.

Quel que soit le modèle utilisé, il pourra être modifié dans un souci de réalisme. Les modèles les plus simples font appel aux hypothèses maximales. Utiliser des modèles plus compliqués permet de restreindre les hypothèses simplificatrices. On peut utiliser un modèle simple, négligeant l'hétérogénéité de croissance entre mâles et femelles, pour ne retenir qu'une croissance moyenne, ou faire appel à un modèle plus compliqué et plus réaliste, attribuant une courbe de croissance particulière à mâles et femelles.

(*) On parle en mathématiques de variations discrètes, quand les variations se font par paliers. Souvent, on approche une courbe quelconque par une courbe en escalier, qui implique un découpage en intervalles, sur lesquels les variations sont négligées. La fonction originelle est alors dite discréétisée.

IV-2-2. - ROBUSTESSE DES CONCLUSIONS

L'hypothèse d'homogénéité ne peut jamais être parfaitement respectée. Il existe toujours des ensembles plus ou moins différents. Négliger ces différences n'affecte pas toujours de façon considérable les résultats des études. C'est pourquoi, plus qu'un ensemble parfaitement homogène, un stock unité sera un ensemble ne renfermant pas de sous-groupes présentant des caractéristiques nettement différentes (GULLAND, 1961). Ce que l'on appelle une différence nette doit se juger par son impact sur les conclusions tirées des modèles. Les exigences sont ainsi d'autant plus grandes que des conclusions plus précises sont attendues.

IV-3. - LE STOCK : UNE UNITÉ DE GESTION

Si, dans le cas idéal, un stock est associé à une population au sens biologique, dans la pratique, l'association n'est pas nécessairement aussi simple. La notion de population est liée à des considérations biologiques. La notion de stock est, elle, associée à l'exploitation. La population est une unité génétique, le stock est une unité de gestion (C.P.S. 1976).

La gestion se fondant sur un modèle mathématique, la définition du stock peut dépendre du modèle. De même, plus on envisage une gestion fine et plus on peut être amené à considérer une division de l'ensemble, initialement traité comme un stock, en stock-unités, ou selon une autre expression en sous-stocks. Ces sous-stocks pourront faire l'objet d'une gestion au moins partiellement isolée.

La division d'un stock en fractions, ou sous-stocks, permet de se rapprocher des conditions d'homogénéité. Elle peut à l'inverse créer des difficultés pour respecter la condition d'isolement.

On retrouve souvent une association entre l'ensemble génétique et le stock. Même les sous-stocks sont souvent associés à des sous-populations. Néanmoins, il faut distinguer stocks et populations. Un stock-unité peut grouper plusieurs populations puisqu'il peut même être plurispecifique. Il peut, à l'inverse, être associé à une fraction de population.

Le caractère pragmatique de la définition du stock comme unité de gestion doit rester présent à l'esprit, pour aborder le classique dilemme : doit-on commencer par considérer comme stock-unité un vaste ensemble, au besoin subdivisé ultérieurement, ou lancer avant toute évaluation une étude pour identifier toutes les sous-populations possibles ? Pour quiconque a quelque pratique de la gestion des stocks, la réponse s'impose : la seule voie concevable est la première. Dans un premier temps, on ne dispose que d'informations très globales, qui permettent d'étudier "en moyenne" un ensemble. Souvent, il n'est pas question d'envisager des mesures de gestion fine, individualisant des fractions de cet ensemble qui constitue globalement l'unité de gestion, c'est-à-dire le stock. Ultérieurement, si ceci se révèle nécessaire, des sous-stocks pourront être distingués. En prenant la voie inverse, on risque d'attendre si longtemps pour parvenir à une conclusion que les stocks auront beaucoup souffert. D'un point de vue même strictement scientifique, la démarche consistant à partir de l'hypothèse la plus simple pour se résigner éventuellement à la complication paraît la plus fructueuse. Il ne faut pas s'exagérer l'importance de l'hétérogénéité des stocks. Il est même arrivé qu'après avoir surestimé cette importance et considéré un nombre élevé de stocks-unités, on ait fini par les regrouper. Il est bon toutefois de garder à l'esprit la possibilité, sinon la probabilité, de l'existence de fractions plus ou moins individualisées.

CHAPITRE II

CARACTÉRISATION ET QUANTIFICATION DE L'EXPLOITATION : *EFFORT, PUISSANCE DE PÊCHE*

Le stock défini, le deuxième compartiment du système prédateur-proie doit être circonscrit et décrit. Sa délimitation ne pose pas de problèmes : *il correspond à l'ensemble des navires de pêche participant à l'exploitation du stock*. Une précaution essentielle doit être prise : **tous les navires** intéressés doivent être pris en compte, et non pas seulement ceux auxquels les scientifiques attachent une importance particulière, parce que relevant d'un port, d'une région ou d'un pavillon. Dans le passé, nombre d'erreurs ont été commises à ce propos. Là se trouve précisément le premier piège à éviter. Ce point mis à part, la difficulté essentielle n'est pas de délimiter la flottille exploitant un stock clairement identifié, mais de caractériser la pression qu'elle exerce (*).

Pour quantifier la pression exercée par la flottille de pêche, on fait appel aux concepts d'**effort de pêche**, souvent précisé par l'épithète **nominal** ou **effectif** et d'**intensité de pêche**. Ces termes seront tout d'abord définis dans un contexte où la flottille est supposée homogène. Dans un deuxième temps, on examine les rapports entre **captures, effort et captures par unités d'effort** dans une pêcherie où, pour simplifier, on suppose tous les bateaux identiques. Dans un troisième temps, on envisagera des flottilles hétérogènes.

I. - EFFORT ET INTENSITÉ DE PÊCHE

L'effort de pêche correspond à la tentative pour quantifier l'importance de l'exploitation pour un stock, dans un laps de temps donné.

L'exploitation est plus ou moins efficace, ce qui introduit une distorsion entre l'effort tel qu'il a été déployé et "vu" par le pêcheur et la ponction réellement subie par le stock. Ceci oppose en quelque sorte le point de vue du pêcheur, effort dit **nominal**, au point de vue que pourrait avoir le poisson s'il était conscient, effort dit **effectif**. Ces deux notions seront successivement étudiées, puis reliées à la notion complémentaire d'intensité de pêche.

I-1. - L'APPROCHE INTRINSÈQUE OU LE POINT DE VUE DU PÊCHEUR

On peut envisager, à partir des caractéristiques essentielles du compartiment "pêche", une approche intrinsèque du concept d'effort de pêche, et on parle alors d'**effort "nominal"**. Lors du Congrès de Charlottenlund (1970) sur l'effort de pêche (réunion spéciale sur la mesure de l'effort de pêche), organisé par le Conseil International de la Mer, POINSARD et LE GUEN (1975) ont proposé une définition de l'effort qui offre, après une légère adaptation, une base intéressante.

(*) Une présentation complète des différents concepts ne peut se faire sans évoquer les questions d'estimation des paramètres, qui doit faire l'objet du tome 2. Une inévitable redondance existe donc avec le chapitre qui sera consacré dans ce tome 2 aux estimations d'efforts, aux relations entre c.p.u.e. et abondance. Elle a cependant été réduite autant que possible.

L'effort de pêche appliquée à un stock d'animaux aquatiques est une mesure de l'ensemble des moyens de capture mis en œuvre par les pêcheurs sur ce stock, pendant un intervalle de temps déterminé

Cette définition implique que l'on tienne compte du **nombre des navires** et de leurs **caractéristiques** (taille, jauge, puissance, autonomie, nombre d'hommes à bord), **de l'engin de pêche, du niveau d'activité et des capacités humaines en jeu**, etc. Elle est cumulée sur une durée choisie.

On peut alors exprimer l'unité d'effort :

- soit par des éléments simples : un nombre d'hameçons immergés, de casiers posés, etc;
- soit par l'ensemble des opérations effectuées pendant un nombre d'heures ou de jours de présence dans l'aire de pêche.

L'ensemble des opérations effectuées pendant une marée constitue une base intéressante pour le concept d'unité d'effort, qui peut être ramené à un jour moyen de travail pendant une marée. Cette façon de procéder permet les comparaisons d'un navire à l'autre lorsque les marées n'ont pas la même durée, ce qui est souvent le cas, au moins dans les pêcheries "pélagiques".

Cette définition de l'effort a l'avantage de satisfaire biologistes et économistes qui pourront travailler ensemble sur le bilan annuel en matière d'effort de pêche.

Prenons le cas simple de deux langoustiers identiques, dont l'un a posé 15.000 casiers en un an sur les fonds de pêche, et l'autre 12.000. Le biologiste, si l'unité d'effort est le "casier", est directement intéressé par les valeurs 15.000 et 12.000 qui traduisent la pression de chaque navire sur le stock. L'économiste sera plus intéressé par la recherche du coût de l'unité d'effort pour chaque navire. Les causes entraînant ces variations : aptitude des capitaines, temps morts dus au mauvais état du navire, mauvaise organisation des débarquements, etc., l'intéresseront dans la mesure où il pourra préconiser des mesures propres à augmenter l'effort de pêche pour le même coût, puisqu'en définitive, les captures C des navires seront fonction de l'effort annuel déployé f et de la prise par unité d'effort U .

L'effort nominal, ramené à un ensemble de moyens mis en œuvre, peut être appréhendé à l'aide des statistiques officielles élémentaires. A défaut de ces statistiques, une enquête ou un sondage apporteront des éléments utiles. Des indices indirects simples peuvent également être utilisés, comme la consommation de carburant (LEVI et TROADEC, 1974; LEVI, 1976).

I-2. - L'APPROCHE EXTRINSÈQUE OU LE POINT DE VUE DU POISSON

I-2-1. - EFFORT ET MORTALITÉ PAR PÊCHE

La mortalité par pêche sera discutée plus précisément dans la seconde partie de ce document, consacrée aux modèles. Dans l'immédiat, on la considère simplement comme un coefficient instantané de capture. Si t est le temps, $C(t)$ désigne les captures en nombre effectuées depuis une date quelconque. $N(t)$ est l'abondance des animaux exploités. Le coefficient instantané de **mortalité par pêche**, $F(t)$, est alors défini par la relation :

$$F(t) = \frac{1}{N(t)} \cdot \frac{dC(t)}{dt}$$

Les modèles amènent souvent à supposer $F(t)$ constant, au moins par intervalles. C'est pourquoi on note simplement F par la suite. Par ailleurs, on parle plus souvent de mortalité par pêche pour abréger l'expression. ROTSCILD (1977) tend à considérer **F** comme une mesure de l'effort. L'effort est alors mesuré de façon extrinsèque, au sens d'externe, si l'on se situe du côté du pêcheur.

Il existe des techniques d'analyse (analyse des cohortes, discutée dans le tome 2) qui ne font aucune référence à des efforts définis comme l'a fait le paragraphe I-1. Elles fournissent directement des estimations de mortalité par pêche. Ces analyses théoriques sont particulièrement intéressantes pour établir un diagnostic sur l'état d'un stock. En terme d'aménagement de la pêcherie, il est possible d'envisager les conséquences de variations des mortalités par pêche. Ce que le biologiste souhaite contrôler, c'est en général la mortalité par pêche. L'institution de quotas correspond à une tentative dans cette voie. Cependant, c'est souvent sur l'effort nominal que l'on peut intervenir, par exemple en instituant des licences. Dans ce cas, on ne peut éluder la question de la mortalité par pêche engendrée par un effort nominal donné. Il est vain de se contenter d'études éliminant le concept d'effort nominal, dont la signification directe est plus aisément perceptible par les non-scientifiques. Sur le plan sémantique, seul l'effort nominal mérite l'appellation d'effort : *l'effort est l'accumulation d'un travail et non la mesure de son résultat*. Pour notre part, nous souhaiterions réservé à **F** l'appellation de coefficient de mortalité par pêche (BEVERTON et HOLT, 1957; RICKER, 1958; GULLAND, 1969; POSTEL, 1973; DAGET et LE GUEN, 1975, etc.).

I-2-2. - EFFORT EFFECTIF

Souvent, l'effort nominal ne peut être relié de façon simple à la mortalité par pêche. Plusieurs causes peuvent jouer et se combiner.

— Dans le temps comptabilisé dans l'effort, une partie peut correspondre à une activité sans incidence directe sur le stock comme le temps de route entre le port et les lieux de pêche. Une analyse de l'emploi du temps à la mer est toujours utile (GULLAND, 1969; F. A. O., 1976). Il ne faut pourtant pas aller trop loin dans l'élimination des temps de déplacement. Ces déplacements peuvent recouvrir un effort de localisation des secteurs les plus riches, qui font partie intégrante de l'activité de pêche (LAUREC et LE GUEN, 1977; in LAUREC, 1979).

— Un même effort nominal peut être déployé sur des zones et à des moments choisis de façon plus ou moins efficace.

— Des interactions entre bateaux peuvent modifier leur efficacité et donc, à effort nominal égal, la pression effectivement subie par le stock. Une coopération peut l'accroître, une compétition la réduire.

— Selon l'abondance du stock, un même effort peut engendrer un taux de capture plus ou moins important. Le cas le plus simple correspond à la **saturation des engins** : lorsque le poisson devient très abondant, l'engin peut devenir moins efficace. C'est notamment le cas d'un filet ou d'un chalut qui ne peut guère ramener plus d'une certaine quantité de poisson à la fois.

— Enfin, la disponibilité peut être affectée par l'hydroclimat. D'une année sur l'autre, à effort égal, la mortalité par pêche peut alors varier.

Ces multiples raisons compliquent les relations entre effort nominal et mortalité. C'est pourquoi on tend souvent à "corriger" l'effort nominal, par exemple, en ne comptabilisant pas le temps de route vers les lieux de pêche. On parle d'**effort effectif** à propos de l'effort ainsi corrigé. On tente de trouver une définition de l'effort qui se rapproche de la mortalité par pêche. C'est pourquoi, lorsque l'on tend à assimiler l'effort à la mortalité par pêche, il faudrait au moins parler d'**effort effectif**. On ne parvient pas, en général, à une correction parfaite de l'effort nominal. L'**effort effectif** est un concept intermédiaire entre effort nominal et mortalité par pêche, aussi proche que possible de ce dernier. C'est souvent une notion un peu abstraite qui nécessite des données fines. Elle ne supprime pas l'intérêt de la notion d'**effort nominal**.

I-3. - INTENSITÉ DE PÊCHE

I-3-1. - INTENSITÉ DE PÊCHE LOCALE

Qu'il soit nominal ou effectif, l'effort est une mesure cumulée sur l'ensemble de la zone occupée par le stock et sur une période de temps. On peut être amené à raisonner sur une base locale et instantanée. Ceci correspond à la notion d'**intensité de pêche** au sens usuel (BEVERTON et HOLT, 1957). Pour éviter toute confusion avec la suite, elle sera qualifiée de **locale**. On passe ainsi de l'intensité locale à l'effort de pêche par une intégration dans l'espace et dans le temps.

I-3-2. - INTENSITÉ DE PÊCHE TOTALE OU GLOBALE

L'intensité de pêche est une notion ponctuelle et instantanée. L'intensité de pêche **totale** est donnée par l'intégration de l'intensité de pêche sur toute la zone occupée par le stock, c'est une notion instantanée, mais globale dans l'espace.

L'intégration peut conduire à cumuler simplement les intensités locales, ou utiliser une pondération pour donner plus d'importance aux endroits où le poisson est plus abondant ou plus vulnérable. Cette double possibilité peut être reliée à la dualité précédemment évoquée entre efforts nominaux et effectifs. Le simple cumul des intensités de pêche locales conduit à une intensité de pêche globale, à rapprocher d'un effort nominal. L'éventualité d'une pondération est liée aux tentatives pour dégager des efforts effectifs (*).

Si l'intensité totale ne varie pas dans le temps, elle est égale à l'effort par unité de temps (SANDERS et MORGAN, 1976). L'année est souvent utilisée comme l'unité de temps. L'effort annuel est ainsi égal à l'intensité totale, si elle est restée constante, sinon, à une intensité moyenne. Cette procédure est si courante qu'elle a introduit dans certains esprits une regrettable confusion entre effort (annuel) et intensité.

(*) On pourra par exemple se référer à HONMA (1974). Cet auteur intègre en fait une difficulté supplémentaire, en intégrant des variations saisonnières et en définissant ce qu'en anglais il appelle "overall fishing intensity" et qui correspond à une intensité totale théorique moyenne sur l'année.

II. - ABONDANCE ET PRISE PAR UNITÉ D'EFFORT

Une unité d'effort ayant été définie, l'**indice d'abondance** du stock le plus immédiat correspond au rendement des bateaux ou, plus précisément, à la **prise par unité d'effort**, rapport des prises à l'effort pour une période donnée.

Les sigles **c.p.u.e.** ou **p.u.e.** pour **capture par unité d'effort** ou **prise par unité d'effort** sont utilisés, ils sont équivalents. Le second est plus simple et probablement plus courant. Le premier a l'avantage de correspondre au même sigle qu'en anglais (catch per unit of effort).

Entre p.u.e. et abondance, les relations ne sont pas nécessairement simples. Elles peuvent l'être quand on s'adresse à une zone homogène, où les poissons sont distribués au hasard et indépendamment les uns des autres, quand nulle variation dans le temps n'intervient et qu'aucune des difficultés évoquées dans le paragraphe I-2-2 ne joue. Ce cas simple sera étudié dans un premier temps, pour résérer les complications à une seconde étape.

II-1. - LE CAS SIMPLE

II-1-1. - PROPORTIONNALITÉ ENTRE P.U.E. ET ABONDANCE, CONSTANCE DE LA CAPTURABILITÉ

Soit une zone de densité uniforme où les poissons ont tous la même vulnérabilité. L'abondance dans la zone est N , la densité N/A , A étant la surface considérée. L'intensité de pêche locale φ_L est aussi supposée uniforme. L'intensité globale est $\varphi_g = A \varphi_L$.

Soit alors un engin, par exemple un chalut, toute possibilité de saturation comme tout phénomène analogue étant exclus. A chaque trait, le chalut prélève une fraction constante des N animaux. Si l'aire balayée est a , l'efficacité du chalut s , cette fraction capturée sera $s \times \frac{a}{A}$ (chap. I, § II-2-1 A).

De façon générale, les captures seront proportionnelles à l'abondance N ou, de façon équivalente, à la densité N/A . Soit un intervalle de temps très faible, Δt , durant lequel N ne peut varier que de façon négligeable. Les captures en nombre ΔC , résultant d'un ensemble d'opérations, par exemple de coups de chaluts, sont proportionnelles au nombre d'opérations intéressées, c'est-à-dire à l'effort correspondant, Δf .

Les captures sont donc proportionnelles à l'effort considéré et à l'abondance N , sur des intervalles de temps assez faibles pour qu'on puisse négliger les variations de N . La constante de proportionnalité sera notée q' , ce qui conduit (GULLAND, 1969) à :

$$(1) \boxed{\Delta C = q' \Delta f \cdot N/A}$$

- La mortalité par pêche F a été définie précédemment par la relation :

$$F = \frac{1}{N} \frac{dC}{dt}$$

- Sur le bref intervalle Δt , $\frac{dC}{dt}$ est assimilée à $\frac{\Delta C}{\Delta t}$

- Par suite, de façon approchée :

$$F = \frac{1}{N} \frac{\Delta C}{\Delta t}$$

- D'après la relation (1) ceci conduit à :

$$(2) \boxed{F = q' \frac{1}{A} \frac{\Delta f}{\Delta t}}$$

$\frac{\Delta f}{\Delta t}$ correspond à l'intensité de pêche globale, φ_g là encore de façon approchée.

- L'équation (2) devient ainsi :

$$(3) \boxed{F = q' \frac{\varphi_g}{A} = q' \varphi_L}$$

Ces équations montrent que le coefficient de mortalité par pêche est proportionnel à l'intensité locale, égale elle-même à l'effort de pêche par unité de surface et par unité de temps. On notera encore

$$q = \frac{q'}{A}, \text{ d'où}$$

$$(4) \boxed{F = q \varphi_g}$$

Cette équation traduit la proportionnalité entre mortalité par pêche et intensité globale.

Si l'intensité de pêche est constante pendant un temps t , l'effort total développé étant noté f ,

$$\boxed{F = q' \frac{f}{A t} \quad \text{car} \quad \varphi_g = \frac{f}{t}}$$

Pour une unité de temps, par exemple un an, on peut encore écrire :

$$(5) \boxed{F = q f} \quad (\text{avec } q = q'/A)$$

C'est ainsi qu'est généralement exprimée la relation entre effort de pêche et mortalité par pêche. Comme le montre le paragraphe suivant II-1-2, q est la capturabilité antérieurement introduite comme la probabilité qu'a un individu d'être capturé par une unité d'effort. Elle relie mortalité par pêche et intensité globale (équation (4)), alors que q' relie mortalité par pêche et intensité locale (équation (3)). Si q donne le rapport entre abondance et p.u.e., q' donne le rapport entre densité et p.u.e. L'équation (1) peut s'écrire :

soit $\frac{\Delta C}{\Delta f} = q' \frac{N}{A}$, $\frac{N}{A}$ étant la densité,

soit $\frac{\Delta C}{\Delta f} = q N$.

La distinction entre q et q' n'est pas toujours faite. Elle est pourtant importante : selon l'aire considérée, à q' égal, q est plus ou moins grand. Même si le comportement et l'engin restent les mêmes, quand la surface considérée s'accroît, si q' reste constant, un individu a une probabilité plus faible d'être capturé par une unité d'effort. Dans le cas d'un chalut, si l'aire balayée par une unité d'effort est a et s l'efficacité de chalut, les captures par unité d'effort sont égales à :

$$s \frac{a}{A} N \quad (\text{ch. I, § III-2-1 A})$$

$$\text{Ainsi } q' = s a, \text{ et } q = s \times \frac{a}{A}$$

Pour récapituler, si la prise est proportionnelle, sur un très faible intervalle de temps, à la densité et à l'effort, c'est-à-dire si les p.u.e. sont proportionnelles à la densité (équation (1)), le coefficient instantané de mortalité par pêche est proportionnel à l'intensité globale. En considérant une unité de temps, une intensité constante, ceci est traduit par la relation : $F = q f$.

Inversement, partant de cette équation, on peut démontrer que les p.u.e. sont proportionnelles à l'abondance.

Par définition :

$$F = \frac{1}{N} \frac{dC}{dt}$$

$$\text{Si } F = q f, \text{ ceci conduit à } dC = F N dt = q f N dt, \text{ soit } \frac{1}{f} \frac{dC}{dt} = q N = q' \frac{N}{A}$$

Il est strictement équivalent de supposer la p.u.e. proportionnelle à la densité, ou la mortalité par pêche proportionnelle à l'intensité de pêche. Si la zone exploitée est de surface constante, l'intensité constante, ceci équivaut encore à supposer la p.u.e. proportionnelle à l'abondance.

Lorsque les relations de proportionnalité simple se perdent, ceci peut être traduit par des variations de q ou q' . On dit alors qu'il est équivalent de supposer la p.u.e. proportionnelle à l'abondance ou la capturabilité constante.

II-1-2. - CAPTURABILITÉ ET PROBABILITÉ DE CAPTURE

Oublant pour l'instant le paragraphe précédent, considérons simplement N individus. Supposons les rencontres entre un individu et l'engin aléatoires, parce que soit les poissons, soit les unités d'effort sont distribués de façon strictement aléatoire (GULLAND, 1964). La probabilité qu'un individu d'être capturé par une unité d'effort est notée q , pour revenir à la façon dont fut introduite la capturabilité dans le chapitre I. ROTSCCHILD (1967) a montré le parti que l'on pouvait tirer de cette approche probabiliste. Sans pousser très loin les développements, elle peut éclairer le paragraphe précédent.

En moyenne, sur N individus, la proportion de ceux capturés par une unité d'effort est q . Les captures procurées par une unité d'effort sont égales à $q N$. Soient f unités d'effort simultanées, par exemple f opérations, comme des coups de chalut. La probabilité d'être capturé par une quelconque des f unités d'effort est $q f$: les probabilités s'ajoutent car un poisson ne peut être capturé simultanément par plusieurs unités d'effort, ceci correspond en probabilité à des événements incompatibles. En moyenne, les captures sont égales à $q f N$. Les prises par unités d'effort sur un très court intervalle de temps, qui a

vu le déploiement de f unités d'efforts, seront donc : $\frac{C}{f} = q N$.

On est ramené à l'équation (1) du paragraphe II-1-1, dont on peut déduire la proportionnalité entre F et f , si q est constant.

Sur unité de temps, on écrira $F = q f$. On retrouve donc, avec une base différente, la relation (5) du paragraphe précédent.

Ceci est important car, au lieu d'utiliser l'hypothèse d'homogénéité, rarement satisfait en pratique, on peut supposer que les rencontres entre une unité d'effort et un poisson sont aléatoires (GULLAND, 1964). Même s'il existe une hétérogénéité, lorsque l'effort reste distribué au hasard, les proportionnalités entre effort et mortalité par pêche, p.u.e. et abondance se conservent, au moins sur des laps de temps courts. Le chapitre IV montrera que ceci reste vrai, même sur des périodes plus longues. Il faut toutefois qu'un brassage suffisant existe dans le stock. Ce n'est plus vrai si par exemple une fraction du stock reste constamment inaccessible.

II-2. - QUELQUES COMPLICATIONS

II-2-1. - EFFORTS EFFECTIFS ET NOMINAUX, VARIATIONS DE CAPTURABILITÉ

Divers mécanismes modifiant les relations entre effort nominal et mortalité ont été évoqués dans le paragraphe I-2-2 : temps inactif dans l'effort nominal, distribution spatio-temporelle de l'effort, interaction entre bateaux, saturation des engins, phénomènes hydroclimatiques.

Pour conserver la relation la plus importante du paragraphe précédent, $F = q f$, si f est l'effort nominal, q devra varier. Si l'on se réfère à des efforts effectifs, c'est avec l'espoir d'éliminer ces problèmes et de se ramener à une capturabilité constante. Si f_e est l'effort effectif et f_n l'effort nominal, ceci conduira à deux définitions différentes des capturabilités, respectivement q_e et q_n .

$$\begin{aligned} F &= q_e f_e \\ &= (q_e T) f_n \\ &= q_n f_n \end{aligned}$$

L'action des mécanismes évoqués est traduite par T , facteur de conversion entre effort nominal et effort effectif. La capturabilité globale q_n , relative à l'effort nominal, recèle deux composantes : q_e , soumise aux questions de disponibilité, T , où jouent les problèmes d'efficience. En se référant à l'effort nominal, toute variation d'efficience engendre une variation de q_e . Il est difficile, comme on l'a dit, de trouver une définition de l'effort effectif qui élimine tout problème. Au mieux, on limite les "variations" de capturabilité.

II-2-2. - IMPACT DES STRUCTURES SPATIALES

Les divers mécanismes modifiant les relations entre effort nominal et mortalité affectent les relations, à effort nominal donné, entre p.u.e. et abondance : plus la mortalité est grande et plus les p.u.e. sont élevées. Le taux d'exploitation est plus fort, et donc les prélèvements opérés. Dans le paragraphe II-2-3 suivant, les relations entre capturabilité et abondance, capturabilité et effort seront réexaminées. Dans l'immédiat vont être présentées des indications complémentaires sur l'impact des structures spatiales. Pour être plus précis, ce paragraphe traite successivement des macrostructures spatiales, puis des distributions en bancs. Ceci n'épuise pas la question. Entre les macrostructures, à l'échelle de centaines de milles, et les distributions en bancs, des structures intermédiaires peuvent jouer. Des variations temporelles peuvent également intervenir, l'ensemble des problèmes pouvant se combiner. Sur ces diverses questions, qui seront reprises dans le tome 2, on pourra se référer à LAUREC (1979)(*) ou, pour des problèmes plus précis, à LAUREC et LE GUEN (1978) ou LAUREC et FONTENEAU (1979).

A) Macrostructures

On évoque par cette expression les structures intéressantes des phénomènes de grande dimension que l'homme de la rue rattache à une grande échelle et le cartographe à une petite échelle. Dans cet esprit, les variations de densité, et éventuellement de vulnérabilité, peuvent être décrites par des modèles dits continus : par exemple, les variations de densité d selon la latitude x et la longitude y seront gouvernées par un polynôme $d(x,y)$. C'est la filière suivie par STARK (1971). En général, cependant, les macrostructures spatiales sont traitées en opérant un découpage en zones. Dans chaque zone, l'effort nominal est supposé directement proportionnel à la mortalité par pêche, en raisonnant sur des unités de temps, pour éviter une distinction entre effort et intensité globale. Soient ainsi I secteurs indiqués par i . Dans le secteur i , l'effectif total est N_i , la surface A_i , la capturabilité(**) q_i , l'effort f_i , la capture C_i .

$$\text{Dans chaque zone, } C_i = q_i f_i N_i$$

Si, d'une zone à l'autre, les engins travaillent de la même façon, le comportement des animaux étant identique, dans chaque zone $q_i = \frac{q'}{A_i}$. q' désigne comme précédemment le rapport entre p.u.e. et densité (N_i/A_i), supposé constant d'une zone à l'autre.

$$\frac{C_i}{f_i} = q' \frac{N_i}{A_i} \text{ et par suite } N_i = q' \frac{C_i}{f_i} A_i$$

$$(1) \quad N = \sum_i N_i = q' \sum_i \frac{C_i}{f_i} A_i$$

$\sum_i \frac{C_i}{f_i} A_i$ fournit donc un indice d'abondance, au coefficient q' près, à condition que q' ne varie pas d'une zone à l'autre, et que des pêches aient été faites dans toutes les zones.

$$\text{L'effort nominal global est } f_N = \sum_i f_i$$

$\sum_i C_i / \sum_i f_i$ ne fournit pas un bon indice d'abondance, car pour une valeur donnée de $\sum_i f_i$, l'effort peut se distribuer différemment selon les zones (GRIFFITHS, 1960). Pour conserver une proportionnalité des p.u.e. à l'abondance, on peut faire appel à la définition d'un effort effectif f_e , défini par :

$$(2) \quad f_e = \frac{\sum_i C_i}{\sum_i \frac{C_i}{f_i} A_i}$$

(*) Le document en question est une thèse qui inclut les articles suivants.

(**) Il s'agit d'une capturabilité définie non vis-à-vis du stock global, mais vis-à-vis des animaux présents sur la zone. C'est donc la probabilité qu'à l'un de ces animaux d'être capturé par une unité d'effort exercée sur la zone.

Dans ce cas, $\frac{\sum_i C_i}{f_e} = \sum_i \frac{C_i}{f_i} A_i$. Les p.u.e. sont bien proportionnelles à l'abondance, si l'effort utilisé est f_e .

Le rapport entre effort effectif et effort nominal est égal à :

$$(3) \quad \frac{f_e}{f_n} = \frac{\sum_i C_i}{\left(\sum_i \frac{C_i}{f_i} A_i \right)} \times \frac{1}{\sum_i f_i}$$

Pour homogénéiser des dimensions, on fait appel à la grandeur sensiblement équivalente :

$$(4) \quad 1 = \frac{\left(\sum_i C_i \right) \left(\sum_i A_i \right)}{\left(\sum_i \frac{C_i}{f_i} A_i \right) \left(\sum_i f_i \right)}$$

Cette grandeur croît lorsque l'effort se concentre sur les zones les plus denses : il y a meilleur investissement de l'effort, plus grand dans les meilleurs secteurs. L'indice ainsi défini, dit **indice de concentration** (GULLAND, 1956) est une mesure de l'efficience du déploiement de l'effort de pêche. Il est en général plus grand que 1, ce qui montre un bon regroupement. Une illustration pourra être trouvée chez LE GALL (1974), YANEZ (1980) et FONTENEAU (1979) a montré comment, les années passant, les senneurs opérant dans les pêcheries atlantiques de thonidés tropicaux avaient amélioré le déploiement de leur effort. Un autre indice de concentration a été proposé (ROTSCHILD et ROBSON 1972). Il est peut-être plus facile à manipuler pour les tests statistiques, mais n'est pas aussi facile à rapprocher des rapports entre p.u.e. et abondance (JOSSE, 1976).

Les calculs qui précèdent supposent que l'effort couvre toutes les zones. La situation devient plus délicate quand il n'en va plus ainsi. Si l'abondance relative dans les diverses zones se conserve globalement au cours du temps, on peut remédier à la situation, en utilisant des techniques de régression (LAUREC et LE GALL, 1975; LAUREC et FONTENEAU, 1979). Ceci n'est pas toujours le cas. On peut craindre que le stock, en se raréfiant, tende à se regrouper au cœur de l'aire de distribution originelle, délaissant la périphérie. Si l'on ne dispose pas d'indice d'abondance dans ces zones, ce qui est le cas si les pêcheurs comme c'est leur intérêt l'abandonnent, il est très difficile d'avoir une idée globale de l'état réel du stock. C'est pourquoi, si l'on opère des pêches expérimentales, il faudra s'attacher à couvrir toute l'aire de répartition potentielle du stock.

Par ailleurs, il a été supposé que d'une zone à l'autre q' se conservait. S'il n'en va plus ainsi, la situation se complique, modérément si les variations sont connues, de façon beaucoup plus grave si elles ne le sont pas, ce qui est hélas le cas usuel.

Ces questions, de même que l'interaction avec les variations temporelles et notamment saisonnières, seront étudiées dans le tome 2.

B) Distribution en bancs

Les espèces distribuées en bancs sont nombreuses, notamment dans le domaine pélagique. Les techniques de pêches peuvent y être adaptées de façon plus ou moins nette.

La pêche à la senne tournante et coulissante constitue une adaptation maximale à une telle distribution. Dans une large mesure, les pêches au chalut pélagique couplées avec une détection sont aussi nettement adaptées, de même que la pêche à la canne avec appât vivant qui permet de fixer un banc.

De façon générale, la distribution en bancs pose deux types de problèmes pour les relations entre p.u.e. et abondance : le premier est relatif aux relations entre captures par banc et taille du banc, le second entre nombre de bancs "pêchés" par unité de temps et abondance réelle des banes.

Taille des bancs et captures par bancs

La difficulté est liée à des problèmes de saturation : les captures par bancs peuvent croître moins vite que leur taille réelle. Il est vraisemblable qu'un senneur, qui peut capturer presque intégralement un petit banc, ne peut prendre qu'une fraction des plus gros bancs. Sur un banc, la prise d'un canneur est

liée avant tout au temps durant lequel le banc est fixé. Si ce temps croît moins vite que la taille du banc, il en va de même des captures par banc. Globalement, si la taille des bancs varie au cours du temps, les captures moyennes par bancs atténuent les variations réelles de leur taille.

Le rapport global entre p.u.e. et abondance est en général encore plus complexe que celui liant capture par banc et taille des bancs. Il serait le même si l'on exprimait l'effort en nombre de bancs pêchés. Ceci n'aurait plus qu'un très vague rapport avec un effort nominal et supposerait des données très fines. Si l'effort est exprimé en journées de mer, un temps de recherche des bancs intervient qui n'est pas en rapport direct avec la taille des bancs.

Dénombrement des bancs

Le nombre de bancs rencontrés par un bateau de pêche, pour un temps donné, n'est pas en général proportionnel à la densité en bancs de la zone considérée. Un bateau a fondamentalement deux types d'activité : recherche des bancs, pêche sur un banc. Durant tout le temps qu'il consacre aux opérations de pêche sur un banc, il est inactif vis-à-vis de la recherche. Selon l'expression de PELLA et PSAROPULOS (1975), un senneur est un compteur de bancs paralysé durant le temps nécessaire à un lancer.

Soit ainsi un senneur (hautement hypothétique), à qui il faut en moyenne une heure pour localiser un banc, cinq heures pour le pêcher, en prenant K tonnes par bancs. En douze heures de travail, il pêche en moyenne sur deux bancs par jour, pour une capture $2K$. Si la densité est divisée par 7, il lui faudra en première approximation 7 heures pour repérer un banc. En moyenne, il en rencontre un par jour et les captures sont K. Elles sont donc divisées par deux lorsque la densité en banc est divisée par 7.

Il faut faire appel à des considérations mathématiques pour analyser rigoureusement le problème. On montre que si l'on ne considère que le temps de recherche, pour s'intéresser ainsi au nombre de bancs rencontrés par heure de recherche, on obtient un indice d'abondance intéressant (ALLEN, 1977; LAUREC et LE GUEN, 1978). On est ramené à l'élimination d'un temps considéré comme inactif, même si pour le pêcheur c'est le plus intéressant. Le problème est d'autant plus important que le temps consacré à la pêche sur banc est grand par rapport au temps global. Il se complique lorsque les rencontres de bancs se concentrent sur quelques jours, au long desquels le temps de pêche sur banc est proportionnellement très important, même si globalement il reste faible (LAUREC et LE GUEN, 1978).

II-2-3. - VARIATIONS DE CAPTURABILITÉ SELON LE STOCK ET L'EFFORT

A) Variations selon la taille du stock

Divers mécanismes ont été évoqués qui font varier les mortalités par pêche à effort nominal égal. Ceci peut globalement être traduit par une variation de capturabilité. Très souvent, ces mécanismes interfèrent avec la taille du stock, ceci introduit une relation entre la capturabilité et la taille du stock, détruit la proportionnalité entre p.u.e. et abondance.

L'exemple le plus simple correspond au phénomène de saturation. A effort nominal égal, la saturation des engins conduit, lorsque la taille du stock s'accroît, à un taux d'exploitation réduit. La capturabilité diminue quand le stock s'accroît, augmente quand il se réduit. Quand l'abondance varie, les p.u.e. ne le reflètent que partiellement.

Avec d'autres mécanismes que la saturation, on peut aboutir au même type de phénomène. Ceci apparaît pour les structures spatiales. L'exemple le plus frappant correspond à un stock qui, se raréfiant, voit son aire de distribution se réduire. A la limite, la densité et par suite les rendements des bateaux peuvent rester constants, si les pêcheurs se limitent à l'aire de présence effective du poisson. Les p.u.e. qui se réfèrent à un effort nominal ne traduisent pas la diminution d'abondance, compensée par un accroissement de capturabilité. Sans aller jusqu'à cet extrême, il est fréquent que la raréfaction d'un stock ne se fasse pas de façon homogène dans l'espace. En apprenant à se concentrer, les pêcheurs accroissent la capturabilité.

Ce qui est vrai des macrostructures l'est aussi au niveau des bancs. Selon que la variation d'abondance porte sur la taille des bancs ou leur nombre, le résultat sur les p.u.e. et donc la capturabilité varie. Sauf exception, il va dans le sens d'une augmentation de capturabilité quand la taille du stock diminue.

Plus généralement, quand le stock diminue, s'il y a variation de capturabilité, l'augmentation est le phénomène le plus fréquent et le plus dangereux. Cette augmentation masque le danger en contribuant à maintenir les rendements à un niveau plus satisfaisant, tout en faisant subir au stock déjà réduit un taux d'exploitation accru (FOX, 1974; GULLAND, 1977, a; POPE, 1980; ULLTANG, 1980; LAUREC et al., 1980).

B) Interactions entre engins

Coopération

Une coopération a un effet positif et amène donc un accroissement de capturabilité. La coopération est d'autant plus bénéfique que le nombre de bateaux est important. Le résultat en est une augmentation de capturabilité avec l'effort. Ceci est évidemment surtout sensible pour la détection du poisson. Certaines pêches seraient impossibles pour un bateau isolé.

Compétition

Les interactions sont négatives quand elles prennent la forme d'une compétition. Dès l'instant qu'un navire prend un poisson qui, ultérieurement, aurait pu l'être par un autre il y a compétition. Il n'y a pas pour autant variation de capturabilité selon l'effort.

Ceci peut cependant survenir, la capturabilité diminuant quand l'effort augmente, par exemple quand les aires affectées par deux unités d'effort exercées simultanément se recouvrent. C'est ce qui se passe lorsque deux casiers sont posés très près l'un de l'autre (LE LOEFF et al., 1978). La probabilité qu'à un animal d'être capturé par un casier dépend du nombre de casiers concurrents.

Pour une analyse plus complète des problèmes de compétition, on pourra se référer à BEVERTON et HOLT (1957), RICKER (1958, 1975).

Influence de la taille du stock

Si la capturabilité peut varier avec la taille du stock comme avec l'effort, les problèmes peuvent se combiner avec une interaction entre engins. La compétition peut être importante sur un stock réduit, négligeable en cas d'abondance. La fonction décrivant les variations selon l'effort et le stock de la capturabilité ou de la mortalité par pêche peut être très complexe (ROTSCHILD, 1977).

Globalement, les difficultés précédemment mentionnées ne doivent pas faire renoncer à étudier l'évolution dans le temps des p.u.e., avec l'espoir d'en déduire l'évolution de l'abondance. Les difficultés varient selon les stocks. Elles pourront être très limitées. On doit toutefois savoir que souvent, on devra aller au-delà d'un rapport entre captures totales et effort nominal, voire analyser très finement l'activité de pêche. Dans certains cas, même après analyse fine, on doit renoncer à obtenir des estimations fiables d'abondance d'après les résultats fournis par les pêches commerciales. Il faudra alors disposer d'autres techniques d'estimation de l'abondance. Souvent, cependant, l'analyse des p.u.e. restera utile, au moins à titre de comparaison.

III. - PUISSANCES DE PÊCHE

L'effort global est défini en sommant par exemple les jours de mer des différents bateaux. Cependant, certains bateaux peuvent être plus efficaces que d'autres. Ils contribuent à temps d'activité égal à un effort plus grand. Ces variations sont associées à la notion de **puissance de pêche**, qui fait l'objet essentiel de ce paragraphe.

III-1. - PUISSANCES EFFECTIVES ET THÉORIQUES

III-1-1. - DÉFINITION DES PUISSANCES

La définition la plus simple des puissances de pêche part du choix d'un navire standard ou étalon (*) qui, par unité de temps, exerce un effort choisi comme unité. L'effort exercé par unité de temps par un autre bateau est donné par un **facteur de standardisation**, qui correspond à la puissance relative d'un bateau par rapport au navire étalon. La définition des puissances de pêche relative repose sur la comparaison des captures dans des situations analogues. La puissance d'un navire est donnée par le rapport **C/Co**, si ses captures sont **C** dans un contexte où celles du navire standard sont **Co**. Le navire étalon possède par convention une puissance de pêche égale à 1.

La puissance utilisée dans toute la suite n'est qu'une notion relative : les puissances ne sont définies qu'à une constante multiplicative près, liée au choix de l'étalon.

(*) Souvent plus qu'un navire individuel, c'est la moyenne d'une catégorie délimitée de bateaux qui sera choisie comme référence.

III-1-2. - EXPLICATION DES PUISSANCES EFFECTIVES ET PUISSANCES THÉORIQUES

Les puissances telles qu'elles ont été définies sont des **puissances effectives**. Elles sont constatées d'après les captures relatives. A posteriori, on peut tenter d'expliquer les différences constatées en les reliant à des caractéristiques physiques des bateaux : tonnage, puissance des moteurs. Ceci peut être très fructueux et mener à des relations simples, notamment pour les chalutiers. Ces relations font parfois oublier que la puissance de pêche se définit par la comparaison des captures. Ce n'est que faute de renseignements sur les captures qu'il faut se contenter d'une **puissance théorique, déduite des caractéristiques des navires**.

Référence est souvent faite au tonnage des bateaux, en supposant implicitement la puissance proportionnelle à ce tonnage. L'effort total est rapporté au tonnage global ou, selon l'expression consacrée, aux **capacités de transport**. Souvent encore, la puissance de pêche est supposée proportionnelle à la puissance motrice. Ceci amène à exprimer l'effort en chevaux x heures.

De tels procédés n'ont de valeur que lorsque les relations entre puissance effective et tonnage ou puissance motrice sont satisfaisantes. Ce n'est pas toujours le cas et les extrapolations sont dangereuses.

De nombreuses études ont montré par exemple que la puissance de pêche effective n'était pas nécessairement proportionnelle au tonnage. Ainsi, FONTENEAU (1979) a établi que dans les pêcheries de thonidés tropicaux de l'Atlantique, si les petits senneurs (tonnage inférieur à 700 tonnes) sont effectivement moins efficaces que les senneurs moyens (de 700 à 1.000 tonnes), les gros senneurs tendent à être moins performants, non seulement "à la tonne", mais dans l'absolu, que les senneurs moyens.

La distinction entre puissances effectives et théoriques est facile dans certains cas. Sans la moindre donnée sur des captures, on peut essayer de prévoir la puissance de pêche d'un chalutier en calculant l'aire balayée par unité de temps. Une telle puissance est typiquement théorique. Dans d'autres cas, à défaut de données fines sur les captures d'un bateau, les performances de navires de même type sont parfois connues. La moyenne des puissances constatées pour ces bateaux peut être utilisée. Elle est souvent proche de la puissance effective.

Globalement, la puissance de pêche est dans la mesure du possible une puissance effective, déduite de la comparaison des captures. Faute de mieux, on peut être amené à utiliser des puissances théoriques ou nominales, déduites des caractéristiques des bateaux. Lorsqu'un bateau se rattache à une catégorie pour laquelle des études de puissance effective existent, le décalage entre puissance effective et théorique a peu de chances d'être important. Les puissances de pêche sont ainsi souvent calculées par catégorie.

III-1-3. - VARIATIONS DANS LE TEMPS

Un même bateau peut voir sa puissance de pêche varier au cours du temps par l'acquisition d'équipements nouveaux, par exemple un sondeur, ou par le développement du savoir faire. Ce dernier point est notamment sensible sur les pêcheries nouvelles où, rapidement, les équipages acquièrent une maîtrise. Il est très difficile (FRANCIS, 1974, c) de cerner les évolutions des puissances de pêches individuelles au cours du temps. Si une fraction de la flottille n'est pas touchée par l'évolution, elle offre un point de référence. Si toute la flottille voit sa puissance augmenter d'une année sur l'autre, comme ceci peut être le cas lorsque le "savoir-pêcher" s'accumule rapidement sur une pêcherie nouvelle, les techniques classiques laissent désarmées.

Le problème est cependant essentiel, comme en témoignent toutes les discussions sur le facteur d'apprentissage (learning factor) (F.A.O., 1976). Il faut alors disposer :

- soit d'estimations de mortalités par pêche, à comparer aux efforts;
- soit d'estimations directes d'abondance à comparer aux p.u.e. (F.A.O., 1976; BANNISTER, 1977; BROWN et al., 1976; ULLTANG, 1977; SAVILLE, 1978).

III-2. - PUISSANCES LOCALES ET GLOBALES

Dans l'absolu, deux navires ne sont comparables que lorsqu'ils pêchent au même endroit au même moment. C'est le point de vue qu'utilisent, sous une forme cependant moins stricte, les méthodes classiques d'estimation des puissances de pêche (ROBSON, 1966). SHIMADA et SCHAEFER (1956), CARLSON (1975) notent que ces méthodes ne permettent d'évaluer qu'un seul seul type de puissance. Il s'agit d'une "**puissance locale**" (LAUREC, 1977, a). "Dans ce cas, la détermination des puissances de pêche a pour but d'apporter un correctif à l'information brute : le bateau i a pris N_{ik} poissons à tel endroit, le jour k, afin de remonter à la densité de poisson à cet endroit à ce jour. Dans cette optique, on

ne peut comparer que des navires ayant opéré sur des densités identiques. N'entre donc pas dans la puissance de pêche ainsi estimée l'aptitude à détecter et à se rendre sur des zones plus riches. Pour employer un langage militaire, les capacités stratégiques du navire ne sont pas prises en compte."

En ne retenant pour comparaison que les captures opérées sur certaines zones, on peut omettre le fait que d'autres sont inaccessibles à certains bateaux. Ceci peut être vrai de secteurs trop éloignés pour de petits navires ou, au contraire, de zones peu profondes accessibles par exemple aux seuls petits chalutiers.

Dans la pêche au chalut à Pointe-Noire (République du Congo), POINSARD (1966) a montré que les chalutiers de type 25 mètres/330 CV pouvaient être globalement aussi performants que ceux de type 32 mètres/330 CV, essentiellement parce que la pêche leur était possible sur des fonds plus petits.

Ne retenir que les comparaisons de captures effectuées en des endroits très voisins conduit à une estimation de puissances locales. De telles puissances sont utiles pour cartographier l'abondance apparente d'une espèce. Si le but de l'étude est de quantifier par une mesure de l'effort de pêche la pression à laquelle un stock est soumis, elles ne sont pas entièrement satisfaisantes. La capacité à fréquenter les parties les plus riches de la zone occupée par le stock n'est pas prise en compte. Ce fait a été nettement mis en évidence par POINSARD et LE GUEN (1975) : peu importe de savoir que tel navire, disposant d'une grande puissance locale, aurait causé une forte mortalité en fréquentant une aire riche s'il n'a pas pu, ou pas su, s'y rendre. On ne doit pas mesurer la capacité à prendre plus ou moins de poisson dans une zone de densité donnée, mais bien l'aptitude à prélever une fraction plus ou moins importante d'un stock donné.

C'est pourquoi, dans certains cas, il faudra accepter de comparer globalement des captures, même si elles ont été faites en des points relativement différents.

Ce qui est vrai de la proximité dans l'espace, l'est aussi de la simultanéité, ou du moins de la proximité dans le temps. LAUREC (1977, a) note le problème sans l'approfondir. Il peut néanmoins être important.

Ainsi, une catégorie de la flottille peut ne sortir que sur des périodes limitées, nécessitant par exemple des conditions météorologiques très favorables dont d'autres pourront se passer. CHAMPAGNAT (1968) a ainsi montré que, pour diverses raisons, les canneurs basques, opérant à partir de Dakar dans la pêcherie de thonidés, tendaient à sortir beaucoup moins souvent que leurs homologues bretons, en n'opérant que durant les périodes les plus favorables.

Si l'on ne peut, dans la définition d'un effort global, tenir compte de l'emploi du temps différent des divers segments de la flottille, il vaut mieux s'en tenir à des mesures globales. En fait, ce que LAUREC (1977, a) appelle puissance globale par rapport aux puissances locales ne mérite pas strictement cette appellation. En n'opérant de comparaisons que sur des captures simultanées, on n'obtient qu'une mesure instantanée. On peut globalement raisonner sur des périodes plus longues.

Si pendant une saison de pêche, \bar{U} est la prise moyenne par jour de mer ou jour de pêche ou heure de chalutage d'un navire et \bar{UR} la prise moyenne correspondante du navire standard, on peut utiliser le rapport $\frac{\bar{U}}{\bar{UR}}$.

Ce qui importe en dernier ressort, c'est l'impact global de l'effort de pêche d'un navire. Peu importe en effet d'avoir une grande "puissance" pendant une courte période, ce qui compte, c'est la "puissance globale moyenne" $\frac{\bar{U}}{\bar{UR}}$ réellement développée par le navire sur l'ensemble de la saison de pêche.

En raison des problèmes de répartition dans l'espace et dans le temps de l'activité de pêche, des aptitudes différentes selon les navires à optimiser cette distribution, la définition et l'estimation des puissances de pêche peut donc être plus complexe qu'il n'y paraît. Si la notion la plus importante et parfois la seule accessible, faute de données très fines sur la localisation des captures, est la puissance globale, la notion de puissance locale n'est pas à rejeter. Elle est d'une autre nature, de même qu'effort nominal et effort effectif sont deux concepts d'usage différent. Par ailleurs, il ne faut pas non plus s'obnubiler sur les difficultés. La redondance entre les deux notions est souvent très grande.

III-3. - DIFFÉRENCE DE SÉLECTIVITÉ ENTRE MÉTIERS

Jusqu'à présent, il a été admis que le rapport des captures dans des conditions analogues correspondait, à des aléas près, à une constante : le rapport des puissances de pêche. En fait les puissances de pêche peuvent varier sous l'influence de nombreux facteurs. Quand l'emploi du temps à la mer recouvre différents types d'activité, un bateau peut être très performant pour certains, moins pour d'autres : l'efficacité relative de deux senneurs peut être différente selon que l'on considère leur

aptitude à repérer les bancs, ou leur capacité à capturer le plus de poissons possible sur un banc. Plus généralement, la puissance relative de deux bateaux peut varier selon le lieu et le temps (FRANCIS, 1974, b, c). Ces questions ne seront pas analysées ici. Le paragraphe est consacré à une autre source de variation des puissances de pêche relatives : l'âge des animaux. Si la sélectivité de deux navires est différente, leur puissance de pêche relative dépend de l'âge des poissons concernés.

III-3-1. - PUISSANCE PAR AGE ET PUISSANCE MOYENNE

Toutes les définitions peuvent être reprises, en se limitant aux captures sur une classe d'âge. On aboutit ainsi à la définition de puissances de pêches relatives spécifiques de l'âge étudié : PIANET et LE HIR (1971), LE GUEN et PIANET (1975).

On peut être tenté de définir un facteur de standardisation moyen, pondérant l'influence des différentes classes d'âge. C'est en pratique ce qui est fait en comparant les captures globales. Ceci peut conduire à des résultats différents selon que l'on compare des captures en nombre ou en poids. Plus important est le fait que si les bateaux présentent des sélectivités différentes, la puissance relative "moyenne" dépend des structures démographiques. Un bateau orienté vers les jeunes animaux voit sa puissance relative accrue par rapport à un bateau capturant des animaux plus âgés, lorsque la structure démographique montre un rajeunissement, par exemple quand l'exploitation s'intensifie. La puissance relative moyenne varie alors selon le niveau de l'exploitation. Il n'existe pas de standardisation moyenne que l'on puisse déterminer une fois pour toute.

Dans bien des cas, la vraie question est alors de savoir s'il est intéressant de caractériser l'importance de l'exploitation par un seul nombre. Lorsque différents métiers présentant des sélectivités différentes exploitent concurremment le stock, il vaut mieux reconnaître que l'on ne peut pas confondre leur action. On définit un effort par métier. L'exploitation est décrite par un ensemble de valeurs : l'effort des différents métiers. Pour chaque classe d'âge et chaque engin, une capturabilité particulière existe. Cette façon de procéder, plus proche des réalités halieutiques, permet mieux de contrôler les changements introduits dans l'exploitation, en agissant sur chaque métier plutôt que sur un métier standard.

L'effort de chaque métier peut être exprimé en jours de mer. Une standardisation à l'intérieur de chaque catégorie peut être effectuée, dès lors qu'il n'y a pas de variations importantes de sélectivité. Pour aller plus loin, deux expressions doivent être introduites : **diagramme d'exploitation (*)** et **régime d'exploitation**.

Le diagramme d'exploitation caractérise les structures de la flotte de pêche. Si plusieurs métiers sont en cause, le diagramme est défini par le rapport de leurs efforts respectifs. Un métier doit avoir des caractéristiques définies. Sa façon d'opérer doit être constante. Un changement de maillage correspond à un nouveau diagramme d'exploitation et peut être interprété comme la substitution d'un engin (nouveau maillage) à un autre (ancien maillage). Pour une pêcherie limitée à des chalutiers opérant avec le même chalut, le diagramme est défini par le maillage.

Le régime d'exploitation caractérise qualitativement et quantitativement la flotte de pêche et son activité. Le fait nouveau est la prise en compte du niveau global d'exploitation. Un même diagramme d'exploitation peut se retrouver à l'intérieur de plusieurs régimes.

Si plusieurs métiers exploitant un stock sont à prendre en considération, le régime d'exploitation est défini par l'ensemble des efforts correspondants. Quand les valeurs relatives des différents efforts restent les mêmes d'un régime à l'autre, le diagramme d'exploitation est conservé.

Caractériser l'importance de l'exploitation par un seul nombre n'est guère possible qu'en se rapportant à un état de référence. Des modifications globales de l'exploitation sont envisageables si le diagramme d'exploitation est conservé. Le niveau d'exploitation est caractérisé par un multiplicateur mf , par rapport à l'état de référence. Si dans cet état, les efforts partiels sont f_1, f_2, \dots , dans un nouveau régime ces efforts deviennent $mf f_1, mf f_2, \dots$. La mesure globale de l'effort est mf . Cette procédure comporte dans la pratique une limitation essentielle : il n'y a pas de raison a priori pour que l'effort des différents métiers varie en proportion constante.

III-3-2. - ESTIMATION DE L'EFFORT PAR LES CAPTURES ET UN INDICE D'ABONDANCE

Souvent les données disponibles sur l'effort ne couvrent qu'une partie de la flottille, alors que les captures totales sont connues. Toute estimation d'abondance du stock peut dans ce cas conduire à une estimation de l'effort global. Dans la situation la plus favorable, l'abondance est proportionnelle au rapport entre captures et effort total :

(*) Terme suggéré par B. MESNIL.

$$\text{abondance} \times \text{capturabilité} = \frac{\text{captures totales}}{\text{effort total}}$$

Dans ce contexte, diviser les captures totales par une grandeur proportionnelle à l'abondance conduit à une mesure de l'effort total. Ce procédé peut être extrêmement précieux lorsque l'on utilise les p.u.e. d'une partie de la flottille et que celles-ci fournissent un indice d'abondance satisfaisant. Si la flottille exploitant le stock est homogène, si les bateaux ne fournissant pas de données ne diffèrent pas par leur sélectivité des autres, les problèmes sont limités. Si tel n'est pas le cas, les problèmes abordés au paragraphe précédent se retrouvent. L'effort global calculé ne peut suffire à caractériser l'exploitation. Si les bateaux pour lesquels les données manquent exploitent des poissons âgés, la définition d'un effort global issu des p.u.e. de bateaux exploitant de jeunes animaux pose des problèmes. Selon la structure démographique, à efforts nominaux égaux, des estimations différentes de l'effort global sont obtenues. Si les p.u.e. de plusieurs engins sont disponibles, en se référant aux uns ou aux autres, on obtient des estimations différentes de l'effort global. Les p.u.e. ne donnent pas d'idée directe de l'abondance globale, mais une abondance "partielle", limitée de toute façon aux classes d'âge pêchées par l'engin et liée plus généralement à sa sélectivité.

Les difficultés ne signifient pas que l'on doive renoncer à définir un effort global d'après les captures totales et un indice quelconque d'abondance. On gardera cependant à l'esprit les inconvénients potentiels.

Seconde Partie

MODÈLES MATHÉMATIQUES USUELS

Cette seconde partie est celle pour laquelle la documentation, même en français, est la plus importante. Il s'agit de compléter celle-ci et non de la concurrencer. Il ne faut pas chercher ici une initiation, car le texte est trop fouillé. Sur ce point, le manuel de GULLAND (1969), les articles de POSTEL (1973), DAGET et LE GUEN (1975) sont irremplaçables. Ce texte est une synthèse actualisée couvrant les modèles essentiels et indiquant les axes de développement. L'accent a été mis sur la présentation des formules mathématiques de base car l'halieute désireux de faire appel à un modèle, et notamment d'écrire un programme pour ordinateur, recherche de telles formules qu'il faut souvent extraire d'articles spécialisés. Par ailleurs, un effort est effectué pour présenter certaines questions relevant d'habitudes acquises dans les groupes de travail. Même si une technique ne présente pas une originalité considérable, il est important de la connaître dès lors qu'elle est utilisée. Il existe même des modèles qui ont fait l'objet d'un usage parfois abusif, tels les modèles globaux. Il est indispensable de les connaître si la discussion dans un groupe de travail peut s'articuler autour de leur utilisation. Ce chapitre a donc deux objectifs :

- regrouper en un texte, aux notations et à la présentation uniformes, l'essentiel des formules utiles;
- préparer la discussion au niveau international.

Pour limiter le volume de l'exposé, les illustrations sont plus réduites que dans le premier chapitre, où le caractère abstrait des discussions sémantiques rendait nécessaires des exemples concrets. Les références citées permettront éventuellement de trouver les illustrations. La volonté d'indiquer les formules mathématiques importantes a nécessairement des limites et, au-delà d'un certain niveau de détail, ce chapitre renverra à des références complémentaires et notamment F.A.O. (1977). Les questions d'ajustement des modèles ne seront pas couvertes. Elles correspondent au deuxième tome qui regroupe les communications présentées dans le séminaire organisé sur le sujet en 1980 par le G.S.G.

L'exposé lui-même s'articule en trois chapitres. Le premier (ch. III) regroupe quelques réflexions générales sur la notion de modèle mathématique. Le second (ch. IV) présente une première catégorie de modèles, dits synthétiques ou globaux. Le troisième (ch. V) est consacré à une seconde catégorie, regroupant les modèles analytiques ou structuraux.



CHAPITRE III

NOTION DE MODÈLE MATHÉMATIQUE (*)

On réserve souvent cette appellation à des modèles prévisionnels et plus ou moins explicatifs, pouvant conduire à des simulations. C'est bien ce type de modèles qui nous intéresse, mais, de façon plus générale, on peut définir un modèle *comme une entité mathématique que l'on substitue à la réalité*. Nous faisons constamment et de façon plus ou moins consciente appel à des modèles. Ainsi, lorsque l'on parle de la longueur et de la largeur d'une table, utilise-t-on le modèle mathématique du rectangle.

Un modèle n'a jamais la prétention d'épuiser la réalité. Ce n'est qu'une simplification, toujours abusive dans l'absolu : aucune table n'est parfaitement rectangulaire. S'il n'épuise pas la réalité, le modèle doit en retenir l'essentiel, suffisamment réduit pour être manipulable.

I. - CONSTRUCTION D'UN MODÈLE

Pour en revenir aux modèles prévisionnels, mais l'essentiel resterait vrai en général, un modèle se bâtit en trois étapes.

I-1. - CHOIX DES PHÉNOMÈNES PRIS EN COMPTE

La première phase correspond à la sélection d'un nombre fini de phénomènes essentiels que le modèle intègrera. C'est souvent la plus délicate car, pour parvenir à des modèles simples, il faut éliminer bien des aspects des systèmes étudiés.

I-2. - DESCRIPTION MATHÉMATIQUE

La seconde étape conduit à choisir pour chaque phénomène une formule mathématique précise. L'évolution de la survie d'un groupe d'individus peut ainsi être décrite par une fonction exponentielle négative.

$$N(t) = N_0 e^{-Zt},$$

$N(t)$ étant le nombre de survivants à l'instant t et N_0 le nombre d'individus à l'instant 0, Z une constante. Il n'est pas exclu non plus de faire appel à une relation linéaire $N(t) = N_0 - at$ où a est une constante.

Dans le premier cas, la proportion d'individus à disparaître est constante au cours du temps. Dans le second, c'est le nombre absolu de décès par intervalle qui est constant. Le premier cas correspond, par

(*) Pour une réflexion plus complète sur ce thème, on pourra se reporter à LAUREC (1979) ou, dans un contexte plus vaste que l'halieutique, à LEGAY (1973), WIEGERT (1975), WALSH (in CUSHING et WALSH ed. 1976), JEFFERS (1978).

exemple, à une situation où chaque animal a une probabilité constante de mourir, la seconde à celle où un prédateur prélève sa ration alimentaire, constante, jour après jour.

I-3. - ESTIMATION DES PARAMÈTRES

Un type de fonction ayant été choisi, tel la famille des exponentielles négatives, il convient encore de préciser dans la classe retenue la fonction utilisée, c'est-à-dire d'estimer un certain nombre de paramètres. Dans l'exemple où la survie d'un groupe d'individus est supposée gouvernée par une exponentielle négative $N(t) = N_0 e^{-Zt}$, il faut estimer Z et N_0 . Dans la pratique, cette phase d'estimation des paramètres constitue souvent la pierre d'achoppement. *Plus un modèle est complexe, plus il comporte un nombre élevé de paramètres et plus les données requises pour les estimer seront difficiles à collecter*. L'estimation des paramètres peut se faire schématiquement selon deux voies :

- estimation directe par des expériences et mesures adaptées à chacun;
- ajustement global des résultats dits théoriques, prédis par le modèle, aux résultats qui ont pu être observés. Cette seconde démarche est illustrée par les techniques de régression.

II. - DISCUSSION DES MODÈLES

Un modèle constituant par essence une approximation, il est sans intérêt de le déclarer faux dans l'absolu. *En fait, plus que des modèles mauvais, il en existe de mal utilisés*. On doit discuter de la plus ou moins grande adéquation d'un modèle. Cette discussion vient calquer son schéma sur les trois étapes évoquées pour la construction d'un modèle.

On discute la valeur des estimations utilisées : ce sont les **études de sensibilité** (*). On peut aussi mettre en cause le type même des fonctions mathématiques choisies. Enfin, on peut s'interroger sur le danger de ne pas prendre en compte tel ou tel phénomène. Pour les deux dernières catégories d'erreurs, on pourra s'assurer de leur impact par des **études de robustesse** (*). L'avènement des ordinateurs a rendu possible les études de sensibilité, qui sont désormais couramment pratiquées. Ces études sont précieuses à deux titres : d'abord, parce qu'elles permettent de s'assurer que les conclusions majeures sont ou non sensibles aux erreurs d'estimation; ensuite, parce qu'on peut détecter les paramètres qui doivent être précisés en priorité. Plus délicates, les études de robustesse sont rarement entreprises.

III. - CHOIX DU MODÈLE ET DILEMMES

III-1. - MODÈLES SIMPLES ET COMPLEXES

Lors de la sélection des phénomènes à prendre en compte, l'abandon d'un aspect ne se fait qu'à contrecœur. Il est tentant de définir des modèles intégrant tout ce qui est susceptible d'intervenir. Cette montée vers la complexité se heurte vite à des difficultés, au moins pour l'estimation des paramètres. Si tous peuvent être estimés directement, la complexité est légitime. Dans la réalité, très vite, la seconde voie (§ I-3) devient nécessaire : certains paramètres ne pourront être obtenus que par ajustement global des résultats théoriques fournis par le modèle aux observations. Cette voie est puissante mais dangereuse. Si le nombre des paramètres à estimer est élevé, il est vite facile d'obtenir une bonne concordance entre points théoriques et observés. Ceci ne prouve en rien l'adéquation du modèle et les illusions peuvent être très dangereuses. Ceci ne signifie pas que les modèles les plus simples sont les seuls dignes d'intérêt. Au fur et à mesure que l'information s'accumule, des modèles plus fidèles peuvent être construits. Cette sophistication progressive doit toutefois s'effectuer avec prudence et réalisme.

(*) Les études de sensibilité correspondent ainsi aux erreurs quantitatives, les études de robustesse aux erreurs qualitatives.

III-2. - MODÈLES GLOBAUX ET STRUCTURAUX

Dans la modélisation, apparaît une alternative qui est celle de toute réflexion : le balancement entre analyse et synthèse. Dans la dynamique des populations exploitées, consacrée aux réactions d'un stock à une pression de pêche, on peut soit chercher un modèle simplement capable de décrire ces réactions par une formule mathématique, soit au contraire tenter de les expliquer en les ramenant à des phénomènes élémentaires.

Dans le premier cas, apparaît une boîte noire, avec un signal d'entrée, la pression de pêche, et un signal de sortie, la taille du stock, ~~sans que l'on cherche à élucider le "comment "~~ de l'évolution des stocks. Cette approche sera dite *synthétique ou globale*.

Selon la seconde manière d'appréhender le problème, on cherche à démonter le mécanisme, à y reconnaître un certain nombre de rouages fondamentaux et à préciser leur articulation. Cette seconde approche est dire *analytique ou structurale*. Dans le cas d'une population exploitée, l'approche analytique conduit à identifier les échanges affectant le stock : pour les entrées, recrutement et croissance, pour les sorties, mortalité naturelle et mortalité par pêche. Chaque terme est étudié et décrit séparément. Au contraire, l'approche globale ne distingue par les différents aspects et s'en tient à des bilans.

III-3. - MODÈLES DÉTERMINISTES ET MODÈLES STOCHASTIQUES

Dans les premiers, on aboutit à des prévisions chiffrées simples. Dans les seconds, la prévision correspond non pas à un chiffre mais à une distribution de valeurs possibles et plus ou moins probables. *Un modèle déterministe indique qu'avec un régime d'exploitation, on aboutit ou non à l'extinction du stock, tandis qu'un modèle stochastique indique une distribution complète d'états possibles du stock avec, éventuellement, une certaine probabilité d'extinction*

La plupart des modèles utilisés sont déterministes. Néanmoins, depuis quelques années, on assiste à un développement des modèles stochastiques. L'action de l'hydroclimat peut ainsi être traduite par un terme aléatoire traduisant l'inaptitude, en l'état actuel de la science, à la prévision de ces phénomènes. Le modèle déterministe se fonde sur une situation moyenne, alors qu'un modèle stochastique peut intégrer l'éventualité de situations "anormales".

CHAPITRE IV

APPROCHE SYNTHÉTIQUE OU GLOBALE

On parle parfois de modèles de production mais l'appellation est impropre. En anglais, on parle de "surplus production models", soit modèles de surplus de production, expression peu usitée en français. Nous parlerons de **modèles globaux**.

I. - NOTION D'ÉQUILIBRE ET DE BIOMASSE ÉQUILIBRÉE : LE MODÈLE DE VERHULST-PEARL

L'hypothèse de base suppose qu'à un état de stock, caractérisé par une biomasse B , correspond un équilibre stable avec le milieu. L'équilibre est dynamique : il y a toujours des naissances, des gains de poids individuels et des décès, mais les entrées compensent les sorties.

Dans certains cas, on raisonne en nombre et non en poids, et les études de VERHULST (1844) et PEARL (1925), qui étaient étrangères au domaine halieutique, procédaient ainsi. L'état du stock est alors caractérisé par un effectif N sans que ceci modifie les raisonnements.

L'évolution dans le temps de la biomasse du stock sera caractérisée par la dérivée $\frac{dB}{dt}$, ou mieux la dérivée logarithmique $\frac{1}{B} \frac{dB}{dt}$, taux d'accroissement relatif instantané. Il est alors supposé que $\frac{1}{B} \frac{dB}{dt}$ ne dépend que de B et non, par exemple, de la structure démographique *.

On note alors $\frac{1}{B} \frac{dB}{dt} = \varphi(B)$.

Si B_v note la biomasse à l'équilibre, lorsque $B = B_v$, $\varphi(B) = 0$ puisque le stock est en équilibre avec son milieu. Si $B > B_v$, $\varphi(B) < 0$: le stock régresse vers sa biomasse d'équilibre. A l'inverse, si $B < B_v$, $\varphi(B) > 0$: le stock tend à rattraper sa biomasse d'équilibre. Ceci correspond à la notion de stabilité de l'équilibre. Un mécanisme est supposé ramener le stock vers son état d'équilibre lorsqu'il en a été écarté. De tels mécanismes de régulation doivent exister, car eux seuls permettent la pérennité de l'espèce.

La fonction $\varphi(B)$ la plus simple répondant aux conditions évoquées est donnée par $\varphi(B) = H(B - B_v)$, H étant une constante négative : ceci conduit à l'équation de base

$\frac{1}{B} \frac{dB}{dt} = H(B - B_v)$ du modèle dit de VERHULST. Elle peut encore s'écrire $\frac{dB}{dt} = HB^2 - KB$ avec $K = B_v \times H$.

(*) On y reviendra, mais il est important de signaler le problème. Avec des êtres unicellulaires, il ne se pose pas, et GAUSE (1934, 1935), sur *Paramecium caudatum*, a montré l'intérêt considérable de ce type de modèle. En revanche, si plusieurs classes d'âge existent, on peut s'attendre à ce que $\frac{dB}{dt}$ dépende de la structure démographique.

Le taux absolu d'accroissement de la biomasse B , $\frac{dB}{dt}$ positif comme il se doit quand B est inférieur à B_v , passe par un maximum pour $B = \frac{B_v}{2}$ (fig. IV-1). Partant d'une biomasse instantanée, on peut résoudre l'équation différentielle. La fonction décrivant la croissance de la biomasse vers la valeur d'équilibre est une fonction logistique. C'est pourquoi on parle parfois et, le plus souvent à tort, de modèles logistiques pour les modèles globaux.

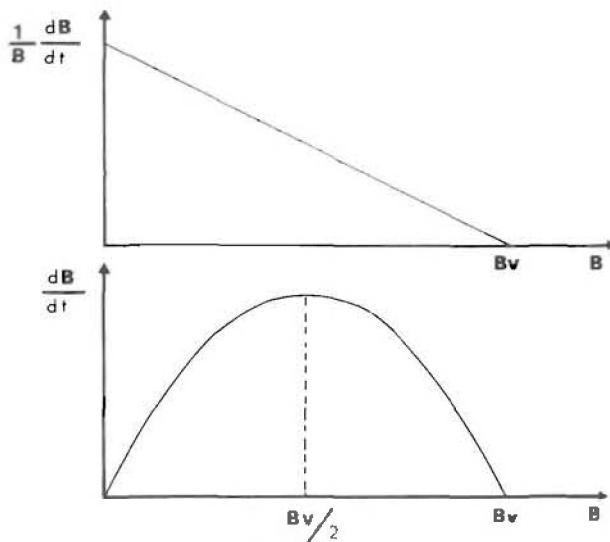


Fig. IV-1

Relations entre taux d'accroissement (absolu et relatif) et biomasse dans le modèle de VERHULST-PEARL.

II. - LES MODÈLES DITS DE SCHAEFER OU DE GRAHAM-SCHAEFER

Introduisons une pêcherie sur le stock précédent. L'intensité de pêche globale est notée f . Comme on raisonne généralement sur une unité de temps, ce sera aussi l'effort (*). On notera B la biomasse exploitée ; ce n'est plus exactement la biomasse totale, utilisée dans le paragraphe précédent. Cette nuance est importante, même si elle n'est pas toujours clairement perçue. On supposera, qu'en l'absence d'exploitation, B obéit au même modèle que précédemment. Le coefficient "naturel" d'accroissement de la biomasse est ainsi $H B^2 - K B$. A ce terme, l'existence d'une pêche en ajoute un second, dont la forme dérive de l'hypothèse de proportionnalité des p.u.e. (en poids) à la biomasse exploitée.

Les captures cumulées depuis un instant quelconque jusqu'à l'instant t sont notées $Y(t)$. Suivant une fois de plus des raisonnements "de physicien", considérons un très bref intervalle de temps Δt . Durant ce laps de temps, les captures pondérales seront ΔY . L'effort associé est $f \Delta t$, f étant l'intensité de pêche globale. Les p.u.e. sont $\Delta Y/(f \Delta t)$. Elles sont supposées proportionnelles à B . La constante de proportionnalité est notée q et appelée comme précédemment capturabilité.

$\frac{Y}{f \Delta t} = qB$, soit $\frac{\Delta Y}{\Delta t} = q f B$. En passant aux dérivées, ceci devient $F = q f$. On notera encore $F = qf$. q et F sont baptisées capturabilité et mortalité par pêche globales. Les liens avec les notions de capturabilité et de mortalité (ch. I et II), relatives à des nombres, seront détaillés ultérieurement.

Dans les variations de la biomasse exploitée, au terme naturel s'ajoute le terme correspondant à la ponction opérée par la pêche :

$$\frac{dY(t)}{dt} = q f B(t)$$

(*) Pour l'essentiel, ceci sera vrai dans la suite du texte. On raisonnera sur des années complètes, l'année étant l'unité de temps. L'intensité globale moyenne sur cette année est alors égale à l'effort annuel. En toute rigueur, il faudrait parler d'intensité de pêche globale, ou à défaut d'effort annuel (v. p. 34).

L'équation différentielle décrivant les variations de la biomasse exploitée devient :

$$\left\{ \begin{array}{l} (1) \quad \boxed{\frac{dB}{dt} = H B^2 - \underbrace{KB}_{\substack{\text{terme} \\ \text{naturel}}} - \underbrace{q f B}_{\substack{\text{terme d'u} \\ \text{à la pêche}}} = H B^2 - (K + F) B} \\ \text{avec dans le même temps :} \\ (2) \quad \boxed{\frac{dY}{dt} = q f B = F B}, \text{ qui équivaut à } (2') \quad U = q B: U = \frac{1}{f} \frac{dY}{dt} \end{array} \right.$$

U désigne les p.u.e. pondérales "instantanées", ou les captures pondérales par unité d'intensité de pêche globale.

Le modèle défini par le système de base, équations (1), (2) ou (2') est dit modèle de SCHAEFER, ou modèle de GRAHAM-SCHAEFER, car avant SCHAEFER, GRAHAM (1935) avait songé à tirer parti du modèle de VERHULST-PEARL pour la dynamique des populations exploitées. Si l'on considère le pêcheur comme prédateur, ce modèle est à rapprocher du modèle dit de LOTKA-VOLTERRA (LOTKA, 1923, 1925; VOLTERRA, 1926) décrivant des relations prédateurs-proies.

Des équations de base, on déduit qu'à tout effort correspond un état d'équilibre. Soit donc un effort constant f . Il y a équilibre si $\frac{dB}{dt} = 0$, c'est-à-dire $HB^2 - (K + F)B = 0$.

Soit $B_e(f)$ la biomasse équilibrée correspondant à l'effort f . Elle satisfait à la condition $B_e(f)(H B_e(f) - (K + qf)) = 0$.

Passons sur le cas trivial $B_e = 0$. Reste l'autre solution donnée par $H B_e(f) - (K + qf) = 0$, soit : $B_e(f) = \frac{K}{H} + \frac{q}{H} f$

Pour $f = 0$ $B_e(f) = \frac{K}{H} = B_v$: on est ramené au modèle VERHULST-PEARL. Quand f croît, $B_e(f)$ décroît linéairement avec f car H est négatif. L'exploitation engendre à l'équilibre une raréfaction

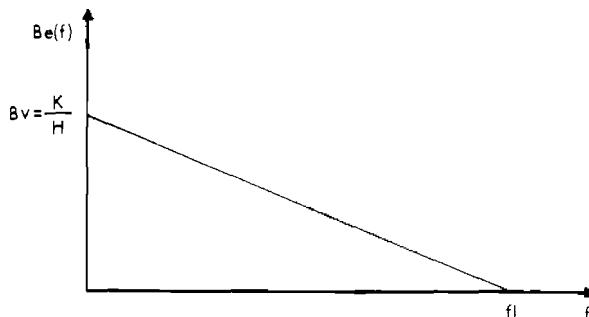


Fig. IV-2
Relation entre biomasse équilibrée et effort.

On peut vérifier que les équilibres obtenus sont stables :

pour f constant, si $B(t) > B_e(f)$, $\frac{dB(t)}{dt} < 0$, et vice-versa.

Au-delà d'un certain effort, la seule possibilité à terme est l'extinction du stock. La valeur limite de l'effort, notée f_l , sera donnée par $B_e(f_l) = \frac{K}{H} + \frac{q}{H} f_l = 0$, soit $f_l = -\frac{K}{q}$.

III. - MODÈLE GÉNÉRALISÉ DE PELLA ET TOMLINSON (*)

III-1. - DÉFINITION

Le report, lorsqu'ils existent, de points expérimentaux sur un graphique, ne conduit pas nécessairement à la droite attendue selon le modèle de SCHAEFER. La biomasse peut tendre vers zéro plus vite, mais plus fréquemment encore, elle décroît moins vite que prévu et parfois même, elle ne tend qu'asymptotiquement vers zéro. Le premier cas correspond à un stock plus fragile que prévu par le modèle de SCHAEFER. Dans le second cas, au contraire, le stock possède une aptitude accrue à supporter une pêche importante.

Pour généraliser le modèle de SCHAEFER à ces situations, PELLA et TOMLISON (1969) sont partis de la relation $\frac{dB}{dt} = HB^2 - KB - qfB$, et lui ont substitué la relation plus générale

$$\frac{dB}{dt} = HB^m - KB - qfB, \quad \text{où } m \text{ est une constante.}$$

Le système de base s'écrit :

$$(1) \left\{ \begin{array}{l} \frac{dB}{dt} = HB^m - KB - qfB, \\ (2) \quad \frac{dY}{dt} = qfB \quad \text{ou (2')} \quad U = qfB. \end{array} \right.$$

Pour $m = 2$ le modèle de SCHAEFER réapparaît, mais en faisant varier m on génère toute une famille de modèles.

Pour que le modèle soit "raisonnable", c'est-à-dire que $\frac{1}{B} \frac{dB}{dt}$ croisse quand B diminue, il faut que H soit négatif, quand $m > 1$, que $H > 0$, si $m < 1$. Considérons, en effet $\frac{1}{B} \frac{dB}{dt} = HB^{m-1} - (K + qf)$. Quand $m > 1$, pour que $\frac{1}{B} \frac{dB}{dt}$ croisse quand B diminue, il faut que $H < 0$, car B^{m-1} est une fonction croissante de B . A l'inverse, si $m < 1$, B^{m-1} est une fonction décroissante de B . Pour que $\frac{1}{B} \frac{dB}{dt}$ diminue quand B augmente, il faut cette fois que $H > 0$.

L'équation (1) peut encore s'écrire :

$$(3) \quad \frac{1}{B} \frac{dB}{dt} = H \left(B^{m-1} - \frac{K}{H} \right) - qf. \quad \text{En l'absence d'exploitation, l'équilibre sera possible si } B^{m-1} = \frac{K}{H}, \text{ soit } B = \frac{K}{H}^{\frac{1}{m-1}}.$$

C'est pourquoi on note parfois $\frac{K}{H} = B^{m-1}$ (K et H sont donc de même signe).

L'équation (3) devient alors :

$$(4) \quad \frac{1}{B} \frac{dB}{dt} = H (B^{m-1} - B^{m-1}) - qf$$

(*) On parle souvent de modèle GENPROD, condensation de "Generalized (surplus) Production Model". MAC CALLUM (1980, a) note que l'équation fondamentale de ce modèle a été utilisée pour des études de croissance, par RICHARDS (1959). Hors du domaine halieutique, un modèle qui peut se ramener au modèle généralisé de PELLA et TOMLINSON a été proposé (GILPIN et AYALA, 1973).

III-2. - MODÈLE EXPONENTIEL

Lorsque $m = 1$, un cas limite apparaît, auquel on peut associer le modèle dit exponentiel, attribué selon les auteurs à FOX (1970) ou GARROD (1969). Pour comprendre ce cas limite, mieux vaut utiliser l'équation (4) du paragraphe III-1.

Le taux naturel relatif d'accroissement est $H(B^{m-1} - Bv^{m-1})$. Tel qu'il est écrit le modèle n'a guère de sens pour $m = 1$. Le modèle exponentiel suppose en fait que le taux naturel relatif d'accroissement est donné par $H(\log(B) - \log(Bv)) = H \log(B/Bv)$, H étant une constante négative. Mathématiquement, on peut justifier que la fonction logarithmique fasse la transition entre les cas où m est plus grand ou plus petit que 1.

Pour s'en persuader intuitivement, on peut passer aux dérivées. Dans la famille des fonctions en x^{m-1} , $\frac{1}{x}$, correspond au cas $m = 1$. Il n'est pas étonnant que $\log(x)$ fasse la transition comme sa dérivée $1/x$ entre les cas où m est plus grand ou plus petit que 1.

Ces remarques n'ont pas valeur de démonstration, mais permettent de faire considérer le modèle exponentiel comme un cas particulier du modèle généralisé, correspondant à $m = 1$. Ceci est possible si par convention, dans l'équation $\frac{1}{B} \frac{dB}{dt} = HB^{m-1} - (K + qf)$, pour $m = 1$, on remplace B^{m-1} par $\log(B)$. Dans ce cas, $Bv = e^{K/H}$.

Le modèle généralisé couvre donc deux cas particuliers importants : le modèle de SCHAEFER pour $m = 2$, le modèle exponentiel pour $m = 1$. En ce qui concerne le modèle exponentiel, ce n'est vrai qu'au prix d'une convention mathématique. Il faut notamment être prudent et ne pas se contenter de remplacer m par 1 dans toutes les formules valables pour le modèle global.

III-3. - REPARAMÉTRAGE DE FLETCHER (1978)

L'équation différentielle fondamentale peut s'écrire sous diverses formes, baptisées (1) et (3) dans le paragraphe III-1. Une autre formulation a été récemment proposée par FLETCHER (1978), correspondant à la relation :

$$(1) \quad \frac{dB}{dt} = -\alpha \left(\frac{B}{Bv} \right)^m + \alpha \frac{B}{Bv} - qf B.$$

Le passage de la formulation III-1.(1) à cette équation se fait par les relations :

$$\begin{cases} Bv = \frac{K}{H} 1/m^{-1} \\ \alpha = -K Bv \end{cases} \text{ et réciproquement } \begin{cases} H = -\alpha Bv^{-m} \\ K = -\alpha / Bv \end{cases}$$

FLETCHER écrit encore α comme le produit de deux termes β et γ .

$$\beta = K \frac{1-m}{m} \left(\frac{K}{m H} \right)^{\frac{1}{m-1}}$$

$$\gamma = \frac{m}{m-1}^{\frac{m}{(m-1)}}$$

L'avantage de cette complication est double :

— des caractéristiques importantes comme le niveau maximal de production équilibrée s'expriment plus simplement à l'aide des nouveaux paramètres (Bv , β , γ);

— les procédures d'ajustement mathématiques peuvent se trouver facilitées.

Ces points sont détaillés par FLETCHER (1978), qui fait toutefois appel à des notations différentes : il utilise n au lieu de m , m au lieu de β , B_{eq} au lieu de Bv .

IV. - PRÉVISIONS A L'AIDE DES MODÈLES GLOBAUX

On ne peut considérer que des variations du niveau d'exploitation, sans envisager de changements du diagramme d'exploitation. On considère donc la réponse du système à des variations de f , en terme de biomasse exploitée, de p.u.e. et de captures totales. La situation se présente différemment selon que l'on considère ou non des états d'équilibre.

Pour les modèles globaux comme pour les modèles structuraux, nous mettrons l'accent sur l'aptitude des modèles à fournir des prévisions. Ceci nous paraît la fonction de l'halieute. Dans le passé, les biologistes ont parfois tenté de dépasser ce rôle pour suggérer des exploitations optimales, en imposant leurs critères, pour définir l'optimalité. Généralement, l'optimum était associé à des captures pondérales maximales. Ceci ne prend pas en compte les aspects économiques et sociaux. Il paraît préférable de s'en tenir à des prévisions, néanmoins, des séquelles subsistent dans le vocabulaire. Pour une discussion de l'optimisation de l'exploitation, on se réfère à GULLAND (1968, a, b; 1974), ROEDEL (1975) . SISSENVINE (1978).

IV-1. - SITUATIONS D'ÉQUILIBRE

On considère un effort annuel constant, l'année constituant l'unité de temps. Compte tenu des variations saisonnières très générales, il est difficile de descendre au-dessous de l'année. Plus qu'une situation totalement stationnaire, on considère un schéma reconduit d'année en année et correspondant à ce que SCHNUTE (1977) baptise un équilibre périodique. On considère donc un modèle approché n'intégrant pas les variations saisonnières, mais en renonçant à des calculs au-dessous d'une base annuelle.

Les formules qui vont être données dans ce paragraphe permettent en théorie de prévoir captures et rendements à l'équilibre, pour tout niveau de l'intensité de pêche. L'ajustement du modèle se fait en général à partir d'une série de points expérimentaux couvrant une gamme réduite d'efforts annuels. Il est extrêmement dangereux de tenter des extrapolations en dehors de cette gamme. CHAPMAN (1967) parle, de façon très juste et très révélatrice, du modèle d'interpolation de SCHAEFER. La formule mérite d'être gardée et méditée.

IV-1-1. - MODÈLE DE SCHAEFER

Pour un effort annuel f la formule indiquant la biomasse équilibrée a été donnée précédemment.

$$(1) \quad Be(f) = \frac{K}{H} + \frac{q}{H} f$$

Par ailleurs, les p.u.e. sont proportionnelles à la biomasse exploitée. Soit Ue les p.u.e. A l'équilibre

$$(2) \quad Ue(f) = q \cdot Be(f) = \frac{K \cdot q}{H} + \frac{q^2}{H} f$$

$$(3) \quad Ue(f) = q \cdot Bv + \frac{q^2}{H} f$$

Sur une unité de temps, où intensité de pêche et biomasse exploitée restent constantes, les captures seront données par

$$(4) \quad Ye(f) = f \times Ue(f) = \frac{K}{H} qf + \frac{q^2}{H} f^2$$

Soit encore si l'on se réfère à $F = qf$

$$(5) \quad Ye(f) = F \frac{K}{H} + \frac{F^2}{H}$$

Compte tenu de ce que les valeurs sont annuelles et non instantanées, certains auteurs utilisent des notations adaptées à des moyennes (\bar{Ue} , \bar{Ye}).

Les évolutions à l'équilibre selon l'effort peuvent être représentées graphiquement (fig. IV-3).

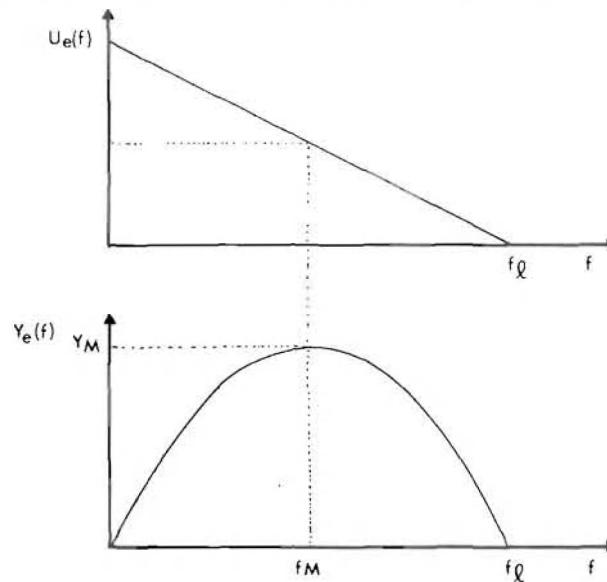


Fig. IV-3

Variation selon l'effort des p.u.e. et des captures totales équilibrées.

Les p.u.e. étant proportionnelles à l'abondance, elles décroissent elles aussi linéairement avec l'effort. Toute augmentation de l'effort produit à l'équilibre une diminution des rendements. Le pêcheur tend parfois à parler de surexploitation quand ses rendements propres baissent. Le fait en soi n'est pas directement inquiétant. Il faut au moins considérer les captures totales. Elles varient à l'équilibre selon l'effort, en suivant une parabole dite de SCHAEFER. Lorsque l'effort augmente, les captures équilibrées augmentent au départ, pour atteindre un maximum. Ce maximum est généralement appelé **production maximale équilibrée** (P.M.E.) ou, en anglais, **Maximum Sustainable Yield** (M.S.Y.). Un paradoxe apparaît : au-delà de l'effort correspondant à la P.M.E., les captures à l'équilibre, au lieu de s'accroître, diminuent. On pourrait alors donner un contenu précis au terme de surexploitation : elle correspondrait à la partie droite de la courbe. L'effort permettant les captures maximales est parfois appelé **optimal** (*). C'est aller un peu vite en besogne et confondre maximum et optimum. C'est pourquoi nous noterons f_M l'effort correspondant à la P.M.E., notée elle-même Y_M . On prendra garde que certains auteurs utilisent f_{opt} au lieu de f_M et notent f_{max} l'effort correspondant à l'extinction du stock, que nous avons noté f_L .

L'effort f_M se calcule facilement :

$$(6) \quad f_M = f_L/2 = -\frac{K}{2q}$$

On notera $F_M = q f_M$

$$(7) \quad F_M = -\frac{K}{2}$$

Enfin :

$$(8) \quad Y_M = -\frac{K^2}{4H} \quad \text{et} \quad U_M = \frac{K}{2H} = \frac{Bv}{2}, \quad U_M \text{ étant la p.u.e. associée à } F_M.$$

IV-1-2. - MODÈLE GÉNÉRALISÉ ET MODÈLE EXPONENTIEL

Pour un effort f , la biomasse équilibrée $B_e(f)$ sera donnée dans le modèle généralisé par :
 $H B_e^m(f) - K B_e(f) - qf B_e(f) = 0$

$$\text{d'où (1)} \quad B_e(f) = \left(\frac{K}{H} + \frac{qf}{H} \right)^{\frac{1}{m-1}}$$

(*) Au passage, on vérifie que cet effort correspond à une biomasse exploitée, moitié de celle du stock vierge. Dans le modèle de VERHULST, cet état correspond à la vitesse de la croissance naturelle maximale du stock. À l'équilibre, cette croissance est détournée au profit de la pêche. Plus elle est forte et plus les captures correspondantes sont importantes.

Les p.u.e. correspondantes seront :

$$(2) \quad U_e(f) = q \left(\frac{K}{H} + \frac{qf}{H} \right)^{\frac{1}{m-1}}$$

et les captures totales :

$$(3) \quad Y_e(f) = qf \left(\frac{K}{H} + \frac{qf}{H} \right)^{\frac{1}{m-1}}$$

Le modèle exponentiel a été assimilé au modèle généralisé avec $m = 1$. Pour ce faire, B^{m-1} doit être remplacé par $\log(B)$ dans la formule donnant le taux naturel relatif d'accroissement. A l'inverse, dans les formules précédentes, toutes les expressions du type $A^{\frac{1}{m-1}}$ seront remplacées par e^A . En effet, la fonction exponentielle est la réciproque de la fonction logarithmique. Ceci conduit aux équations :

$$(4) \quad B_e(f) = e \left(\frac{K}{H} + \frac{q}{H} f \right)$$

$$(5) \quad U_e(f) = q e \left(\frac{K}{H} + \frac{q}{H} f \right)$$

$$(6) \quad Y_e(f) = q f e \left(\frac{K}{H} + \frac{q}{H} f \right)$$

Les relations (4) et (5) montrent qu'une transformation logarithmique conduira à une relation linéaire entre $\log(B_e)$ ou $\log(U_e)$ et f .

Globalement, on peut superposer sur un même graphique les courbes donnant p.u.e. ou production équilibrées pour différentes valeurs de m (fig. IV-4 a et IV-4 b).

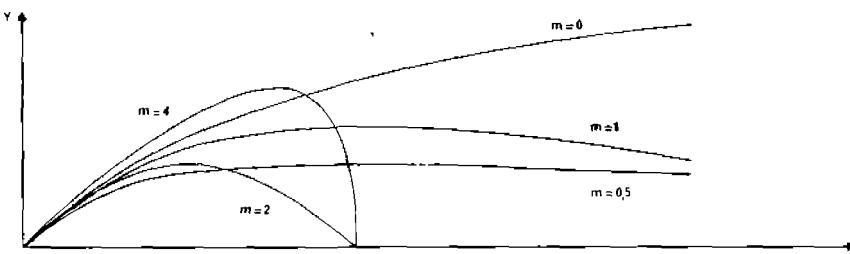


Fig. IV-4-a

p.u.e. équilibrée selon l'effort dans le modèle global généralisé,
pour différentes valeurs de m .

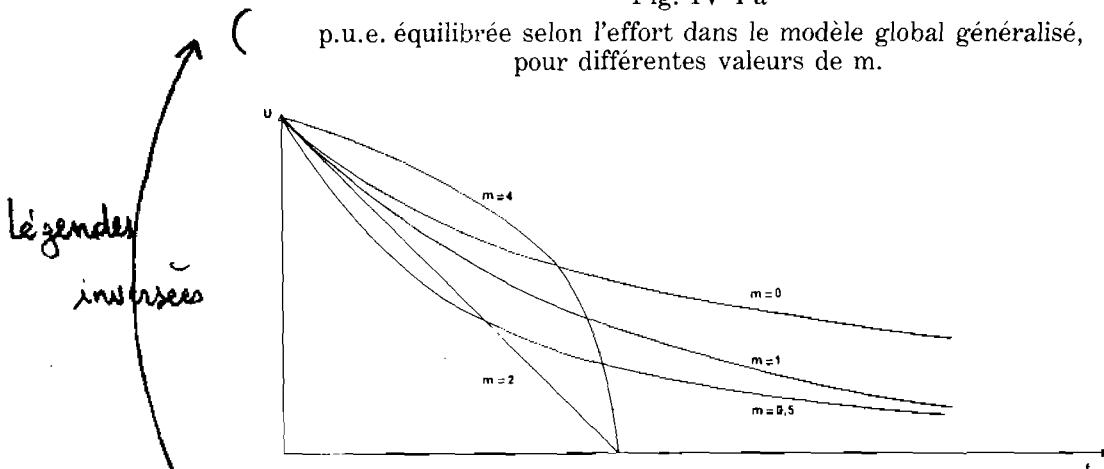


Fig. IV-4-b

Production équilibrée selon l'effort dans le modèle global généralisé,
pour différentes valeurs de m .

Sur ces figures, nous avons fait varier m en conservant la même valeur à Bv , biomasse lorsque l'effort est nul. Excluons pour l'instant le cas où $m = 1$. Toutes les courbes montrent un maximum sauf $m = 0$. L'effort est alors $f_M = K \frac{(1-m)}{mq}$:

Il engendre les captures équilibrées

$$Y = H \left(\frac{K}{mH} \right)^{\frac{m}{m-1}} - K \left(\frac{K}{mH} \right)^{\frac{1}{m-1}} = K \left(\frac{1-m}{m} \right) \left(\frac{K}{mH} \right)^{\frac{1}{m-1}}$$

Quand m tend vers 0, f_M tend vers l'infini. Pour $m = 0$, les captures augmentent de façon monotone avec l'effort.

Comme ce fut annoncé, pour $m > 1$, on peut éteindre le stock, pour $f > -\frac{K}{q}$. En effet K est alors négatif et la valeur obtenue par l'équation $Be(f) = 0$ est positive. En revanche, pour $m < 1$, il n'est pas possible d'annuler $Be(f)$ avec un effort positif, car K est positif.

Pour $m = 1$, nous avons choisi de conserver la même valeur de la biomasse vierge. Ceci implique cette fois:

$A = \log(K/H) = Bv$. Si l'on reprend les formules particulières au modèle exponentiel, l'effort engendrant les captures maximales sera $-\frac{H}{q}$. Les captures correspondantes seront :

$$Y = -\frac{H}{e} e^{\frac{K}{H}} = -\frac{H}{e} Bv.$$

Pour éteindre le stock, il faudrait accroître l'effort jusqu'à l'infini.

Les diverses formules évoquées peuvent être regroupées sur le tableau IV-1 où les notations antérieures ont été conservées.

	Modèle généralisé $m \neq 1$ Cas général	Modèle de SCHAEFER $m = 2$	Modèle exponentiel $m = 1$	Modèle généralisé $0 < m < 1$	$m = 0$
$Be(f)$	$\left(\frac{K}{H} + \frac{qf}{H} \right)^{\frac{1}{m-1}}$	$\frac{K}{H} + \frac{qf}{H}$	$\frac{K}{eH} + \frac{qf}{H}$	$\left(\frac{K}{H} + \frac{qf}{H} \right)^{\frac{1}{m-1}}$	$\frac{1}{\frac{K}{H} + \frac{qf}{H}}$
$Ue(f)$	$q \left(\frac{K}{H} + \frac{qf}{H} \right)^{\frac{1}{m-1}}$	$\frac{Kq}{H} + \frac{q^2 f}{H}$	$\frac{K}{qe} + \frac{qf}{H}$	$q \left(\frac{K}{H} + \frac{qf}{H} \right)^{\frac{1}{m-1}}$	$\frac{q}{\frac{K}{H} + \frac{qf}{H}}$
$Ye(f)$	$qf \left(\frac{K}{H} + \frac{qf}{H} \right)^{\frac{1}{m-1}}$	$\frac{Kqf}{H} + \frac{q^2 f^2}{H}$	$\frac{K}{qeH} + \frac{qf}{H}$	$qf \left(\frac{K}{H} + \frac{qf}{H} \right)^{\frac{1}{m-1}}$	$\frac{qf}{\frac{K}{H} + \frac{qf}{H}}$
Bv	$\left(\frac{K}{H} \right)^{\frac{1}{m-1}}$	$\frac{K}{H}$	$\frac{K}{eH}$	$\left(\frac{K}{H} \right)^{\frac{1}{m-1}}$	$\frac{H}{K}$
f_E	$-\frac{K}{q}$	$-\frac{K}{q}$	-		
f_M	$\frac{K}{q} \frac{1-m}{m}$	$-\frac{K}{2q}$	$-\frac{H}{q}$	$\frac{K}{q} \frac{1-m}{m}$	$-\infty$
$P.M.E. = Y_M$	$K \left(\frac{1-m}{m} \right) \left(\frac{K}{mH} \right)^{\frac{1}{m-1}}$	$-\frac{K^2}{4H}$	$-\frac{H}{e} e^{\frac{K}{H}}$	$K \left(\frac{1-m}{m} \right) \left(\frac{K}{mH} \right)^{\frac{1}{m-1}}$	∞
	N. B. $K, H > 0$		N. B. $K, H < 0$		N. B. $K, H < 0$

Tableau IV-1
Formules essentielles à l'équilibre pour les modèles globaux.

IV-2. - SITUATIONS DE TRANSITION

IV-2-1. - FAITS QUALITATIFS

Lorsque l'effort annuel varie, le stock ne s'installe pas instantanément à la position d'équilibre correspondant au nouvel effort. Un délai est nécessaire, d'autant plus grand en général que le nombre de groupes d'âge présents en quantité notable est important. Entre temps, les captures se situeront au-dessus ou en-dessous de l'équilibre selon que l'effort a augmenté ou diminué. Plaçons-nous (fig. IV-5) dans le cas d'un modèle de SCHAEFER et supposons que l'on passe d'un effort f_1 , pour lequel l'équilibre était atteint, à un nouvel effort, plus élevé, f_2 . Une fois le nouvel équilibre établi, supposons que cette fois l'on revienne à f_1 . Le graphique n'a valeur que d'illustration et ne prête nullement au quantitatif.

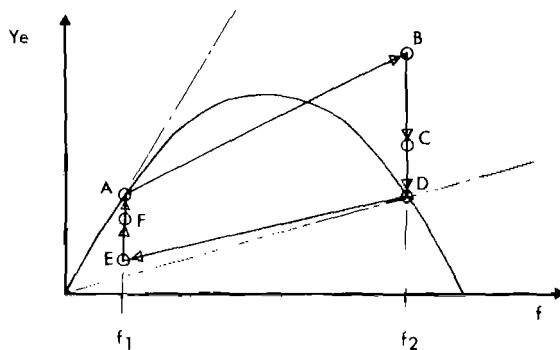


Fig. IV-5

Captures équilibrées et de transition dans le modèle de SCHAEFER.

Nous avons supposé qu'une première transition se déroule en trois ans (points A, B, C) pour parvenir au nouvel équilibre D. La seconde transition mène de D en A avec retour à l'équilibre en trois ans (E, F, A). Les transitions en réalité seront souvent plus lentes, surtout à l'approche de l'équilibre.

Les droites en traits mixtes passent par les points d'équilibre A et D. Elles ont pour pente les p.u.e. correspondantes $\frac{Y_e(f_1)}{f_1}$ et $\frac{Y_e(f_2)}{f_2}$

Plus généralement, pour tout point, les p.u.e., quotient des captures par l'effort, correspondent à la pente de la droite joignant l'origine à ce point.

Lorsque l'effort croît de f_1 à f_2 , la première année, les p.u.e. sont plus fortes que pour le point D, car la raréfaction de la biomasse exploitée n'est pas accomplie immédiatement. Comme elle a cependant joué, les p.u.e. en B sont plus faibles qu'en A. Pour la seconde année, la raréfaction s'avance et les p.u.e. sont réduites. Pour simplifier, nous avons supposé qu'à la troisième année, l'évolution est consommée. On retrouvera après diminution de l'effort le phénomène inverse. Au point E, les p.u.e. sont intermédiaires entre celles des équilibres A et D.

IV-2-2. - FORMULATION MATHÉMATIQUE

Partant du système fondamental du modèle global généralisé (§ III-1) en remplaçant B par $\frac{U}{q}$, l'équation différentielle relative aux biomasses $\left(\frac{dB}{dt} = HB^m - KB - q f B \right)$ mène à la relation

$$(1) \quad \frac{1}{q} \frac{dU}{dt} = \frac{H}{q^m} U^m - \frac{K}{q} U - f U$$

De cette équation différentielle, on peut déduire l'évolution des p.u.e. "instantanées", par une approximation, ou en intégrant l'équation différentielle.

Soient donc deux instants t_1 et t_2 , entre lesquels une intensité globale f est appliquée. Les p.u.e. "instantanées" correspondantes sont U_1 et U_2

La solution approchée conduit à remplacer $\frac{dU}{dt}$ par $\frac{U_2 - U_1}{t_2 - t_1}$ dans l'équation (1) qui donne naissance à la relation :

$$(2) \quad \boxed{\frac{1}{q} \frac{U_2 - U_1}{t_2 - t_1} = H \left(\frac{U_1}{q} \right)^m - K \left(\frac{U_1}{q} \right) - f U_1}$$

On peut en déduire U_2 connaissant U_1 et f . L'approximation peut être améliorée si, dans le deuxième membre, on remplace U_1 , valeur instantanée au début de l'intervalle (t_1, t_2), par une valeur moyenne sur cet intervalle : $(U_1 + U_2)/2$. Il devient alors plus difficile d'extraire U_2 connaissant U_1 et f , sauf si $m = 2$.

La solution conduisant à intégrer l'équation différentielle (1) évite l'approximation et conduit à déterminer U_2 par la relation :

$$(3) \quad \boxed{\frac{a + b \frac{U_2^{1-m}}{U_1^{1-m}}}{a + b} = e^{b(1-m)(t_2 - t_1)}} \quad \text{en notant} \quad \begin{cases} a = H/q^{m-1} \\ b = -K - q f \end{cases}$$

Connaissant U_1 et f , on peut en déduire U_2 . Si l'on veut faire une projection à plus long terme, par exemple pour considérer un instant t_3 , l'effort f' étant appliqué entre t_2 et t_3 , on applique la relation (3) pour déduire, cette fois, U_3 de U_2 et f' . Cette relation est cependant loin de résoudre tous les problèmes. Elle a tout d'abord trait à des p.u.e. instantanées, alors que pour diverses causes, dont les variations saisonnières, il est souvent préférable de raisonner sur des captures et p.u.e. annuelles. Supposons connues les p.u.e. instantanées initiales U_1 ou une valeur annuelle, si l'on part d'une situation d'équilibre. Pour connaître les p.u.e. annuelles sur l'année suivante, soumise à l'effort f , il faut intégrer sur une année les p.u.e. instantanées, données par la formule (3). La réponse n'est pas mathématiquement simple en général, mais à l'aide d'un ordinateur, l'intégration numérique peut toujours être pratiquée. On peut parfois aboutir à des formules explicites. Le détail de ces formules pourra être trouvé chez WALTER (1976), qui mène toutefois ses calculs selon une voie différente.

On peut encore adapter la relation (3) en considérant qu'elle donne une solution approchée : si l'effort f_1 est appliqué sur l'année 1, f_2 sur l'année 2, on considérera pour la relation (3) l'effort $f = (f_1 + f_2)/2$ (FOX, 1975). Cette solution n'étant qu'approchée, il est difficile de l'utiliser pour des prévisions sur plusieurs années, car les erreurs d'approximation pourraient se combiner.

IV-2-3. - SITUATIONS DE TRANSITION ET GESTION D'UNE PÊCHERIE

Les prévisions quantitatives en situation de transition ne sont pas très utilisées. On tend le plus souvent à se satisfaire de considérations sur les situations d'équilibre. Outre leur relative complexité, l'utilisation des formules peut se heurter à la nécessité de connaître tous les paramètres et notamment q . S'en tenir aux considérations à l'équilibre peut éviter d'estimer ce paramètre. Par ailleurs, comme on le verra en discutant les hypothèses nécessaires aux modèles globaux, celles-ci sont beaucoup plus restrictives si l'on attend des modèles qu'ils décrivent les situations de transition.

Néanmoins, même si l'on n'ambitionne pas de prévisions quantitatives en situation de transition, il faut garder à l'esprit les faits exposés dans le paragraphe IV-2-1.

La phase d'installation d'une pêcherie, où l'effort va croissant avant de se stabiliser, peut procurer des captures bien supérieures à celles obtenues à l'équilibre. Lorsque l'effort ne s'accroît plus, les captures diminuent et se stabilisent après un délai. D'une part, il est vain de crier à la surexploitation : l'effort auquel on est parvenu peut ainsi être inférieur à f_M . D'autre part, les captures en transition peuvent être supérieures à toute capture équilibrée, même pour $f = f_M$. Aucune méthode de gestion ne fera remonter les captures de façon durable (à l'équilibre) au niveau qu'elles ont connu en période d'augmentation de l'effort. Cette situation est fréquente et il est crucial de garder à l'esprit ces remarques.

Lorsqu'en revanche, l'effort diminue, on se situe au-dessous de la courbe d'équilibre. Si une mesure de diminution de l'effort est décidée, il y aura, de toutes façons, une période de transition,

peut-être difficile à supporter économiquement, avant que l'on puisse tirer bénéfice de la limitation de l'effort.

GULLAND (1974) décrit une situation de ce type, pour un stock de baleines franches (*Balaenoptera physalus*) dans l'Antarctique. L'effort était bien au-delà de fm. Le délai de réponse de ces populations est très important, du fait de la longévité des grands cétacés. Toute réduction de l'effort laisse ainsi prévoir une longue période avec des captures faibles.

En règle générale, lorsque l'erreur a été commise d'un accroissement immoderé de l'effort, le retour à un effort raisonnable peut imposer une phase transitoire difficile. Ceci est d'autant plus pernicieux que plus les animaux présentent une longévité élevée et plus la période d'accroissement de l'effort amène des captures transitoires supérieures aux captures équilibrées. Ces captures élevées amènent une "course aux armements". La flotille s'accroît démesurément, et avec elle l'effort de pêche. Au moment où l'on prend conscience de l'erreur commise, la longévité des animaux va rendre plus difficile toute mesure de réduction de l'effort, qui imposerait sur une phase longue des restrictions difficiles.

V. - HYPOTHÈSES REQUISES

V-1. - CAPTURABILITÉ GLOBALE ET STRUCTURES DÉMOGRAPHIQUES

Les modèles se réfèrent à la biomasse exploitée et non à la biomasse totale. Dans l'équation de base $\frac{dB}{dt} = HB^m - KB - qfB$, ceci est essentiel pour le terme $q f B$. Ecrire $\frac{dY}{dt} = qfB$ équivaut à supposer les p.u.e. proportionnelles à B et B ne peut être, dans cette hypothèse, que la biomasse exploitée. On voit mal comment les classes d'âge non exploitées pourraient jouer directement sur les p.u.e. Bien que les modèles globaux n'explicitent pas les structures internes et notamment démographiques, elles existent.

Dans le cas le plus simple, au-delà de l'âge de première capture, les animaux sont tous également capturables, q est la capturabilité (cf. ch. I et II). Sur la classe d'âge i , la p.u.e. partielle en nombre est alors $q_i N_i$. Le poids moyen à cet âge étant W_i , la p.u.e. en poids correspondante est $q_i N_i W_i$. Sur l'ensemble des classes d'âges pêchées, ce sera $\sum_i q_i N_i W_i = q \sum_i N_i W_i$. $\sum_i N_i W_i$ n'est autre chose que la biomasse exploitée B . La p.u.e. est alors $q B$. On retrouve la formule précédente. La capturabilité relative aux captures pondérales est bien celle définie précédemment pour les captures en nombre, dès lors que toutes les classes d'âge sont également capturables.

Quittons ce cas simple. La capturabilité à l'âge i est q_i . Les p.u.e. globales en poids sont égales à $\sum_i q_i N_i W_i$. Si la biomasse exploitée est définie par $\sum_i N_i W_i$, le rapport entre p.u.e. et biomasse exploitée est

$$\frac{\sum_i q_i N_i W_i}{\sum_i N_i W_i}$$

$$\frac{\sum_i N_i W_i}{\sum_i N_i W_i}$$

Compte tenu de la relation $U = q B$ du système de base, cela implique que :

$$(1) \quad q = \frac{\sum_i q_i N_i W_i}{\sum_i N_i W_i}$$

Cela est à rapprocher de la remarque de RICKER (1975) sur la signification du paramètre F dans un stock comportant plusieurs classes d'âge.

Soit F_i la mortalité par pêche subie par la classe i , cette mortalité étant définie par référence aux effectifs comme dans le premier chapitre. RICKER utilise la relation :

$$(2) \quad F = \frac{\sum_i F_i N_i W_i}{\sum_i N_i W_i}$$

Cela n'est qu'une autre façon d'écrire la relation (1), si l'on admet $F = q f$ et $F_i = q_i f_i$.

La relation (1) montre qu'il est difficile de supposer q constant, q est liée à la structure démographique.

V-2. - CONSTANCE DES DIAGRAMMES D'EXPLOITATION

Décrire par un seul nombre la biomasse exploitée suscite les difficultés exposées au paragraphe précédent. Si plusieurs engins existent, une difficulté analogue se présente : la standardisation (ch. II). Au mieux, on peut considérer un ensemble de situations où le diagramme d'exploitation se conserve. On envisage alors de simples variations quantitatives du régime d'exploitation. Lorsque ce diagramme évolue, le modèle global change. A chaque diagramme d'exploitation correspond un modèle particulier, de même qu'une relation prédateur-proie se modifie quand le type de prédateur change. On peut négliger des entorses mineures à cette règle, mais ne pas la prendre en compte quand intervient une évolution majeure du diagramme d'exploitation est tout à fait déraisonnable.

V-3. - DUALITÉ DES HYPOTHÈSES

FOX (1974) distingue les hypothèses requises pour la définition du modèle et celles nécessaires aux techniques d'estimation des paramètres. Même dans celles nécessaires à la définition des modèles, deux catégories apparaissent :

- celles relatives aux situations d'équilibre,
- celles liées aux situations de transition.

V-3-1. - HYPOTHÈSES RELATIVES AUX SITUATIONS D'ÉQUILIBRE

L'hypothèse première est qu'à un régime d'exploitation correspond un état d'équilibre du stock. Cette hypothèse est largement justifiée par l'expérience et peut être "expliquée" par les modèles structuraux.

Selon la seconde hypothèse, l'exploitation peut être quantifiée par un seul nombre, qui n'a pas à être proportionnel à une mortalité par pêche, mais doit suffire à caractériser le niveau de l'exploitation. Considérons-le comme un effort par unité de temps selon une définition quelconque et notons-le f .

Les deux hypothèses précédentes sont fondamentales. On en déduit qu'à une valeur de l'effort f correspond un état d'équilibre et donc des p.u.e. équilibrées correspondantes, $U_e(f)$ et des captures totales $Y_e(f) = f U_e(f)$ par unité de temps. Divers modèles précis peuvent être proposés pour les relations. Entre U_e et f , il est difficile de songer à autre chose qu'à des fonctions décroissantes. La plus simple est linéaire. A l'équilibre, on est ainsi ramené au modèle de SCHAEFER. Des courbes plus compliquées peuvent être proposées et l'on se ramène au modèle de PELLA et TOMLINSON (ou à d'autres).

Les hypothèses requises sont donc peu restrictives. Il n'est pas nécessaire que le stock corresponde à une seule population ni à une seule espèce. La plus restrictive est la seconde. Elle exclut toute variation dans la composition d'une flottille regroupant plusieurs métiers ou, si plusieurs fractions existent dans le stock toute modification de la répartition de l'effort sur ces fractions.

V-3-2. - HYPOTHÈSES RELATIVES AUX SITUATIONS DE TRANSITION

Toutes les hypothèses précédentes sont nécessaires. Le taux relatif naturel d'accroissement est noté $\varphi(B)$. L'équation générale

$$\frac{1}{B} \frac{dB}{dt} = \varphi(B) - qf$$
 est lourde d'hypothèses.

Elle implique que le taux relatif naturel, $\varphi(B)$, ne dépend que d'une variable B , la biomasse exploitée. Ceci exclut que des différences de structure puissent jouer, structure démographique ou partition en compartiments géographiques ou spécifiques. Une population "jeune" présente cependant, à biomasse égale, un taux de croissance plus élevé. Par ailleurs, les délais, qui pourraient faire dépendre $\varphi(B)$ de la biomasse à une date passée, ne sont pas pris en compte.

Des hypothèses restrictives se retrouvent pour le second terme $q f$. Les difficultés viennent là encore de possibles structures, démographiques ou autres, dans la population exploitée, ou dans la flottille : existence de plusieurs métiers.

Globalement, la justification des équations différentielles régissant les situations de transition est beaucoup plus délicate que celle de relations à l'équilibre entre effort et p.u.e. ou captures totales.

V-4. - PROLONGEMENTS DES MODÈLES

L'approche globale comporte une limitation intrinsèque en ne caractérisant stock et exploitation que par un nombre. Dépasser cette limitation entraîne immédiatement vers des modèles structuraux. Sans aller jusqu'à passer à de tels modèles, des améliorations des modèles globaux sont possibles, donnant naissance à des variantes plus élaborées.

Un certain foisonnement apparaît, car la simplicité mathématique des modèles globaux semble faire la joie des théoriciens, sinon celle des praticiens. Quelques axes essentiels apparaissent, qui seront brièvement passés en revue. Ceci permettra d'indiquer une bibliographie sommaire.

V-4-1. - VARIATIONS DE CAPTURABILITÉ SELON LA TAILLE DU STOCK

FOX (1974) a compliqué le modèle de SCHAEFER, en intégrant une relation (*) entre capturabilité et biomasse exploitée du type

$$q = a B^b$$

a et b étant deux constantes, B la biomasse exploitée. GULLAND (1977, a) a analysé en terme de stabilité des stocks ce type de modèle.

V-4-2. - STOCKS COMPOSITES

FOX (1974) a étudié un stock divisé en deux compartiments soumis à des exploitations différentes, entre lesquels un taux d'échange déterminé existe.

V-4-3. - STOCKS MULTISPÉCIFIQUES

Dans un cadre dépassant l'halieutique, BRAUER et SANCHEZ (1974) ont analysé le comportement d'un système comportant deux espèces. Dans le domaine halieutique, suivant une démarche similaire, POPE (1975, a, b), HORWOOD (1975) ont généralisé le modèle de SCHAEFER à des systèmes bispécifiques.

V-4-4. - VARIATIONS NON MONOTONES DU TAUX NATUREL D'ACCROISSEMENT

A l'intérieur du modèle généralisé de PELLA et TOMLINSON, le taux relatif naturel d'accroissement est une fonction régulièrement décroissante de B . HANNESSON (1974) a étudié un modèle où ceci n'est pas vérifié : quand B diminue, en deçà d'un certain seuil, au lieu d'augmenter, la composante naturelle de $\frac{1}{B} \frac{dB}{dt}$ diminue. Là encore, en terme de stabilité des équilibres, on peut aboutir à des particularités importantes (LAUREC, 1979).

V-4-5. - PRISE EN COMPTE DE DÉLAIS

L'état d'un stock à un moment donné ne dépend pas que de l'effort instantané. L'impact de l'effort dans les années précédentes se fait très généralement sentir. C'est ce qu'ont pris en compte au niveau de l'ajustement des modèles GULLAND (1961), LE GUEN et WISE (1967). Néanmoins, les modèles de SCHAEFER ou de PELLA-TOMLINSON supposent que le taux d'accroissement de la biomasse à l'instant t dépend uniquement de la biomasse à cet instant. D'autres auteurs ont songé à faire intervenir l'influence de la biomasse dans le passé, songeant notamment à ce que dans le chapitre V on appellera les relations stock-recrutement. Ceci correspond aux modèles globaux dits avec délais (WALTER, 1973, 1976; MARCHESEAU ET AL., 1973).

Si Δ est le délai considéré, $B(t)$ la biomasse à l'instant t , $B(t-\Delta)$ à l'instant $(t-\Delta)$, le taux relatif d'accroissement naturel de la biomasse s'écrit de façon générale comme une fonction de deux variables : $B(t)$ et $B(t-\Delta)$ et sera noté $\varphi(B(t), B(t-\Delta))$.

L'équation différentielle fondamentale devient :

$$(1) \quad \frac{1}{B(t)} \frac{d B(t)}{dt} = \varphi(B(t), B(t-\Delta)) - q f.$$

(*) Comme l'indique FOX (1974), l'idée d'une telle relation semble devoir être attribuée à MAC CALL, qui fit bénéficier FOX d'une communication personnelle, même si la publication de MAC CALL (1976) est postérieure.

A titre d'exemple, dans le modèle de SCHAEFER généralisé pour prendre en compte un délai (WALTER, 1973) $\varphi(B(t), B(t-\Delta))$ s'écrit comme une fonction linéaire :

$$H B(t) - K + a B(t-\Delta).$$

L'équation différentielle de base devient :

$$(2) \quad \frac{1}{B(t)} \frac{d B(t)}{dt} = H B(t) - K + a B(t-\Delta) - q f.$$

V-4-6. - MODÈLES STOCHASTIQUES

Les modèles les plus simples ajoutent un résidu aléatoire en forme de bruit blanc (*) au taux de croissance de la biomasse, tel qu'il est décrit par le modèle de SCHAEFER.

En considérant un modèle à temps discret et les taux de croissance relatifs, on aboutit au modèle de DOUBLEDAY (1976). BEDDINGTON et MAY (1976) considèrent un modèle à temps continu et ajoutent le résidu aléatoire au taux de croissance absolu. De plus, ils raisonnent en nombre et non en biomasse.

Ces modèles comportent des limitations évidentes. Il apparaît notamment nécessaire de distinguer les variations de la biomasse déjà recrutée et le recrutement. Le problème ne se pose toutefois pas si une seule classe d'âge forme la biomasse exploitée. Ce cas favorable a été analysé par MAC CALL (1980). Un schéma simple, dit markovien à une seule variable, peut alors être bâti.

SCHNUTE (1977) suit une démarche originale. Il introduit un résidu aléatoire dans une relation, déduite du modèle de SCHAEFER, entre p.u.e. de deux années consécutives.

A partir du modèle généralisé, des modèles stochastiques peuvent être construits de façon analogue (FOX, 1971; RIVARD et BLEDSOE, 1978).

(*) Un **bruit blanc** est constitué par une succession de variables aléatoires mutuellement indépendantes.

CHAPITRE V

APPROCHE ANALYTIQUE OU STRUCTURALE

Les modèles globaux présentent de graves limitations. Ils sont incapables de prendre en compte une variation du diagramme d'exploitation, associée par exemple à un changement de maillage. Pour y parvenir, il faut dépasser l'approche globale et plonger dans la "boîte noire" du stock pour en démontrer les mécanismes essentiels.

La première étape de ce démontage conduit à scinder le cycle vital de l'animal en deux phases, séparées par l'âge au recrutement (ch. I). Au-delà du recrutement, le destin d'un groupe d'animaux est soumis à deux phénomènes essentiels : croissance des individus et mortalité, par pêche ou naturelle. Par ailleurs, ces animaux se reproduisent, phénomène rattaché au problème général de renouvellement des cohortes. Ceci peut se résumer sur un schéma où les deux phases apparaissent (fig. V-1).

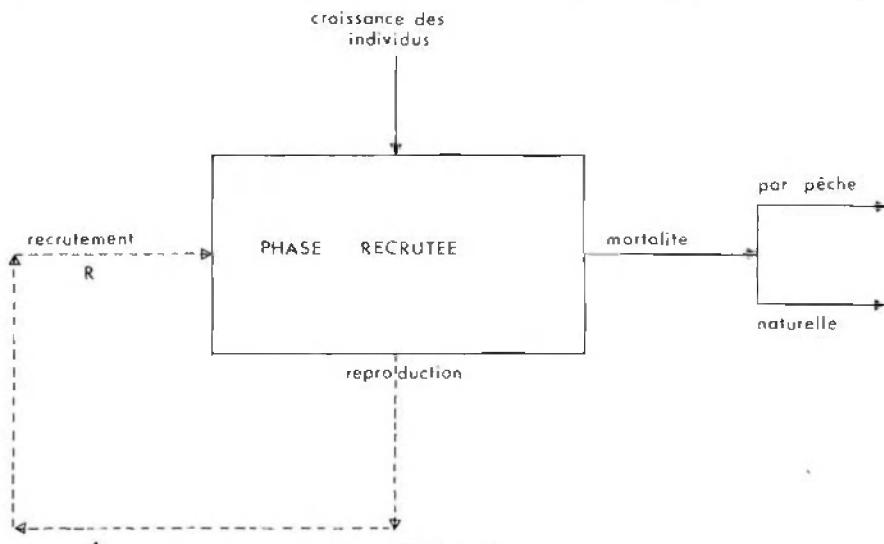


Fig. V-1
Schéma général des modèles structuraux (d'après RICKER, 1958).

I. - MODÉLISATION DE LA PHASE RECRUTÉE

La **phase recrutée** va du recrutement au décès. La **phase prérecrutée** va de l'émission des produits génitaux ou de la ponte, voire de la parturition, au recrutement.

La modélisation de la première phase est beaucoup plus avancée. Cette modélisation permet, connaissant le nombre d'animaux entrant en phase recrutée, c'est-à-dire le recrutement, de prévoir les captures apportées par tout régime d'exploitation. Ceci conduit aux **modèles non-autorégénérants**.

Il est très difficile en revanche de prévoir le recrutement et, notamment, de cerner l'influence de la biomasse de l'ensemble des géniteurs. Souvent, elle est négligée, tant que cette biomasse reste supérieure à un certain seuil. On cherche alors à gérer la pécherie en essayant simplement de tirer le meilleur parti d'un recrutement donné. Le volume de ce recrutement est considéré comme indépendant de toute mesure de gestion de la pécherie. C'est ainsi que l'on est conduit au concept de **rendement** ou **production par recrue** (*yield per recruit*) : *c'est la capture moyenne que permettra une recrue*. La pécherie peut être gérée de façon à, par exemple, "maximiser" le rendement par recrue, ou le profit par recrue si le coût de la pêche est prévisible. On obtient ainsi un outil simple. Mais, dans l'avenir, il est probable que les études tendront à prendre en compte non seulement la phase recrutée, mais l'intégralité du cycle vital.

I-1. - FORMULES ESSENTIELLES

I-1-1. - NOTATIONS

Pour simplifier, des cohortes annuelles sont considérées. Le nombre d'individus de la cohorte à l'entrée en phase exploitable situé par convention à l'instant t_r , constitue le recrutement noté R . De façon plus générale, $N(t)$ est le nombre de survivants de la cohorte à l'instant t . $W(t)$ est le poids, supposé commun, des individus de la cohorte étudiée à l'instant t . $W(t)$ n'est qu'un poids moyen mais les modèles courants négligent les variations de croissance à âge égal. La biomasse globale de la cohorte à l'instant t , $N(t) W(t)$, sera notée $B(t)$ (notation utilisée précédemment pour un autre usage, puisque désignant dans le chapitre IV la biomasse totale de la population ou la biomasse exploitée).

La survie de la cohorte peut être caractérisée par le taux relatif de mortalité, noté $Z(t)$.

$$Z(t) = - \frac{1}{N(t)} \frac{dN(t)}{dt}$$

$Z(t)$ est, par définition, le coefficient instantané de mortalité totale. Pour utiliser un "raisonnement de physicien" entre l'instant t et l'instant très voisin $t + \Delta t$ la proportion d'animaux à disparaître est $Z(t) \times \Delta t$.

Sur les décès, une part revient à la pêche, l'autre aux causes naturelles : maladie, sénescence, prédation... Ceci conduit à scinder $Z(t)$ en coefficients de mortalité par pêche $F(t)$ et de mortalité naturelle $M(t)$. Sur les animaux morts entre t et $t + \Delta t$, la part imputable à la pêche est $\frac{F(t)}{Z(t)}$, celle revenant à la mortalité naturelle $\frac{M(t)}{Z(t)}$. Le rapport $\frac{F(t)}{Z(t)}$ est généralement noté $E(t)$ et baptisé **taux d'exploitation**. Quand $F(t)$, $M(t)$, $Z(t)$ ou $E(t)$ sont constants, ils sont simplement notés F , M , Z et E .

Les définitions qui précèdent peuvent être résumées par les deux formules :

$$(1) \quad \frac{1}{N(t)} \frac{dN(t)}{dt} = - Z(t) = \left(F(t) + M(t) \right)$$

$$(2) \quad E(t) = \frac{F(t)}{Z(t)} = \frac{F(t)}{F(t) + M(t)}$$

Les notations $C(t)$ et $Y(t)$ seront encore utilisées. Elles désignent respectivement les captures en nombre et en poids entre un instant arbitraire et l'instant t .

I-1-2. - CAPTURES EN NOMBRE

A) Formules générales

Toujours en reprenant des raisonnements de physiciens entre l'instant t et l'instant proche $t + \Delta t$, la proportion d'individus à mourir est $Z(t) \Delta t$. Ceci équivaut à la disparition d'un nombre absolu d'individus $N(t) Z(t) \Delta t$.

Parmi ces morts, la part due à la pêche est $E(t) = \frac{F(t)}{Z(t)}$. Le nombre d'animaux capturés est ainsi :

$$N(t) \cdot Z(t) \cdot \frac{F(t)}{Z(t)} \cdot \Delta t = N(t) \cdot F(t) \cdot \Delta t$$

De façon plus rigoureuse, si $C(t)$ note les captures depuis l'instant t_1 , on peut montrer que $C(t)$ obéit à l'équation différentielle :

$$(1) \quad \frac{dC(t)}{dt} = N(t) F(t)$$

d'où

$$(2) \quad C(t) = \int_{t_1}^t N(s) F(s) ds$$

Sous le signe d'intégration, le temps est noté s et non plus t , pour éviter le double emploi de la notation t .

B) Mortalités constantes

Lorsque $t_1 = t_r$, et que $F(t)$ et $M(t)$, donc $Z(t)$ sont constants, on montre aisément que
 $N(t) = R e^{-Z(t-t_r)}$

$$C(t) = \int_{t_r}^t \frac{dC(s)}{ds} ds = F \int_{t_r}^t N(s) ds = F R \int_{t_r}^t e^{-Zs} ds$$

$$C(t) = R F \left(-\frac{1}{Z} \right) (e^{-Z(t-t_r)} - 1)$$

$$(3) \quad C(t) = R \frac{F}{Z} \left(1 - e^{-Z(t-t_r)} \right)$$

ou encore :

$$C(t) = \frac{F}{Z} (R - N(t))$$

$R - N(t)$ est le nombre d'individus morts entre les instants t_r et t . La proportion de décès attribuable à la pêche étant constante et égale à $\frac{F}{Z}$ les formules s'expliquent.

Sur un intervalle quelconque (t_1, t_2) , les captures en nombre C_1 sont données par :

$$C_1 = F \int_{t_1}^{t_2} N(s) ds \text{ soit}$$

$$(4) \quad C_1 = \frac{F}{Z} (N(t_1) - N(t_2))$$

C) p.u.e. en nombre et abondance

Soit un intervalle (t_1, t_2) , f l'intensité de pêche, constante sur cet intervalle.

Si $F = qf$

$$C_1 = F \int_{t_1}^{t_2} N(s) ds \text{ équivaut à}$$

$$C_1 = q f \int_{t_1}^{t_2} N(s) ds$$

L'effort de pêche total sur l'intervalle est $f(t_2 - t_1)$. Les p.u.e. en nombre sont donc égales à :

$$\bar{U}_1 = \frac{C_1}{f(t_2 - t_1)} = \frac{q}{(t_2 - t_1)} \int_{t_1}^{t_2} N(s) ds$$

Dans le même temps, l'abondance moyenne sur l'intervalle (t_1, t_2) est, par définition,

$$\bar{N}_1 = \frac{1}{(t_2 - t_1)} \int_{t_1}^{t_2} N(s) ds.$$

Ainsi :

$$(1) \quad \bar{U}_1 = q \bar{N}_1$$

La relation $F = qf$ implique, comme ce fut annoncé dans le premier chapitre, que les p.u.e. en nombres sont proportionnelles à l'abondance.

I-1-3. - CROISSANCE PONDÉRALE ET CAPTURES EN POIDS

A) Évolution de la biomasse d'une cohorte/âge de biomasse maximale

$W(t)$ peut être assimilée à une fonction précise, telle que celles couramment utilisées en biologie dans les études de croissance. Celles dites de VON BERTALANFFY ou GOMPERTZ sont les plus célèbres (*). On peut aussi calquer l'approche sur celle utilisée pour l'évolution de $N(t)$ et utiliser une équation différentielle.

$$\frac{1}{W(t)} \frac{dW(t)}{dt} = G(t)$$

$G(t)$ est, par définition, le taux de croissance instantané. Entre t et $t + \Delta t$, le gain relatif de poids est donc $G(t) \times \Delta t$, le gain absolu $W(t) G(t) \Delta t$.

Lorsque $G(t)$ est constant, et égal à G_1 entre t_1 et t , la croissance est de type exponentiel :

$$W(t) = W_1 e^{G_1 (t-t_1)}$$

Que l'on définisse la croissance par une fonction explicite ou par une équation différentielle, on combinera l'évolution des poids individuels avec les calculs portant sur les nombres d'individus, pour suivre la biomasse totale de la cohorte à l'instant t , $B(t) = N(t) W(t)$.

L'évolution de $B(t)$ est particulièrement intéressante en l'absence d'exploitation. Elle varie en général de façon relativement simple au cours du temps (fig. V-2). Elle augmente d'abord les gains de poids individuels l'emportant dans le bilan global. Le phénomène s'inverse au-delà de l'instant t_{cri} , qui correspond pour la cohorte à l'âge de la biomasse maximale. On parle parfois d'âge et de longueur critique pour l'âge et la longueur correspondant à l'instant t_{cri} . La courbe peut être plus cahotique, notamment lorsque la croissance est soumise à un cycle saisonnier très net, ou être constamment décroissante. Le cas correspondant au graphique est pourtant dans ses grands traits le plus fréquent.

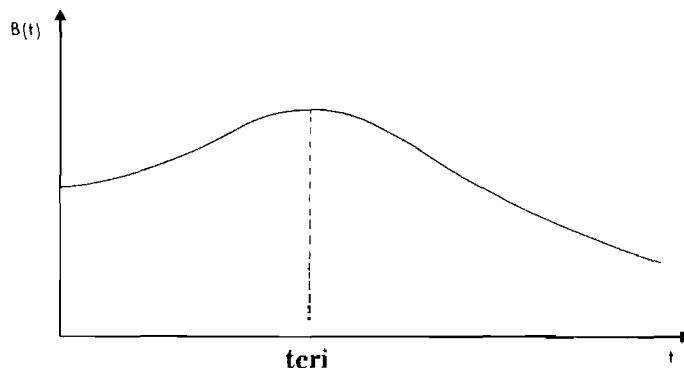


Fig. V-2
Évolution de la biomasse d'une cohorte.

(*) Pour une revue plus complète, on pourra se référer à PEREIRO (1977), RICKER (1979).

B) Captures pondérales

$Y(t)$ désigne les captures pondérales effectuées sur la cohorte entre les instants t_1 et t . Entre les instants t et $t + \Delta t$, les captures en nombre sont égales à $F(t) N(t) \Delta t$. Le poids individuel étant $W(t)$, les captures pondérales correspondantes sont $F(t) N(t) W(t) \Delta(t)$.

$$\Delta Y = F(t) N(t) W(t) \Delta(t)$$

Soit avec des notations différentielles :

$$\frac{dY(t)}{dt} = F(t) N(t) W(t)$$

$$Y(t) = \int_{t_1}^t \frac{dY(s)}{ds} ds = \int_{t_1}^t F(s) N(s) W(s) ds$$

Là encore, sous l'intégrale, le temps est noté s pour éviter les confusions.

$$(1) \quad Y(t) = \int_{t_1}^t F(s) B(s) ds = \int_{t_1}^t F(s) N(s) W(s) ds.$$

Sur un intervalle (t_1, t_2) la capture pondérale, notée Y_1 , est de même :

$$(2) \quad Y_1 = \int_{t_1}^{t_2} F(s) B(s) ds = \int_{t_1}^{t_2} F(s) N(s) W(s) ds.$$

C) p.u.e. en poids et abondance

Supposons $F(t)$ constant sur l'intervalle (t_1, t_2) .

$$Y_1 = F \int_{t_1}^{t_2} B(s) ds$$

d'après la relation (2) du paragraphe B. Dans le même temps, la biomasse moyenne sur l'intervalle (t_1, t_2) , \bar{B}_1 est, par définition,

$$\bar{B}_1 = \frac{1}{(t_2 - t_1)} \int_{t_1}^{t_2} B(s) ds$$

Par suite :

$$(1) \quad Y_1 = F \bar{B}_1 (t_2 - t_1)$$

Si $F = qf$, sur l'intervalle (t_1, t_2) l'effort total développé est $f(t_2 - t_1)$. Les p.u.e. en poids sont

$$\bar{U}_1 = \frac{Y_1}{f(t_2 - t_1)} = \frac{q f \bar{B}_1 (t_2 - t_1)}{f(t_2 - t_1)}$$

Soit

$$(2) \quad \bar{U}_1 = q \bar{B}_1$$

Les p.u.e. en poids sont proportionnelles à la biomasse moyenne.

I-2. - LE MODÈLE DE BEVERTON ET HOLT

I-2-1. - MORTALITÉ

Dans le modèle de base de BEVERTON et HOLT (1957), la mortalité naturelle est supposée constante et égale à M . La mortalité par pêche est supposée constante et égale à F au-delà de l'instant de première capture t_c (*) et, bien sûr, nulle auparavant. De plus, on s'en tiendra à la relation simple

(*) On parle souvent d'âge de première capture pour t_c . Ceci est vrai si, par convention, les animaux naissent à l'instant 0. Cette convention n'est pas toujours respectée, ce qui n'empêche pas de parler d'âge t_c à la première capture. L'âge évoqué est défini à une constante près.

entre effort et mortalité par pêche $F = qf$. Au-delà de t_c , la mortalité totale est $Z = F + M = qf + M$. On peut raisonner sur F sans faire allusion à f et q . Dans ce cas, toute hypothèse sur les relations entre F et f est sans objet.

Entre t_r et t_c :

$$(1) \quad N(t) = R e^{-M(t-t_r)} \text{ et par conséquent } N(t_c) = R e^{-M(t_c-t_r)}$$

au-delà de t_c

$$(2) \quad N(t) = N(t_c) e^{-(F+M)(t-t_c)} = N(t_c) e^{-Z(t-t_c)}$$

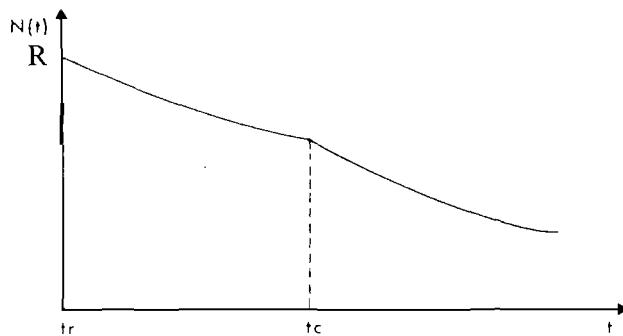


Fig. V-3

Décroissance des effectifs d'une cohorte selon le modèle de BEVERTON et HOLT.

I-2-2. - CROISSANCE

A) Croissance linéaire, VON BERTALANFFY et la querelle

La croissance est décrite par une fonction explicite, celle de VON BERTALANFFY (1938). Si $L(t)$ est la longueur à l'instant t ,

$$(1) \quad L(t) = L_\infty(1 - e^{-K(t-t_0)})$$

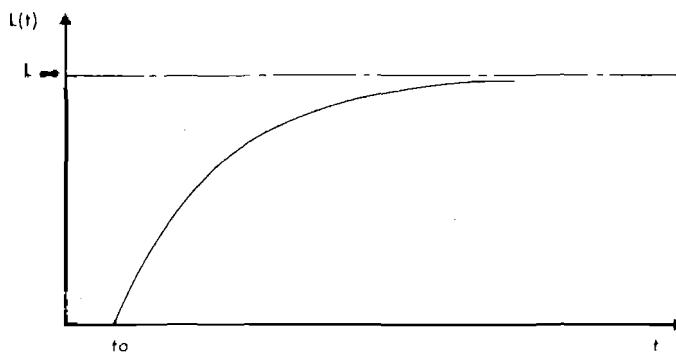


Fig. V-4

Croissance linéaire selon le modèle de VON BERTALANFFY.

Trois paramètres apparaissent : L_∞ , K , t_0 . L'utilisation du modèle de VON BERTALANFFY a soulevé bien des controverses. Celles-ci ont notamment porté sur la justification théorique avancée par VON BERTALANFFY, reposant sur des considérations métaboliques et sur l'interprétabilité des paramètres K , L_∞ , t_0 . Certains auteurs défendent avec force la signification biologique des paramètres K et L_∞ (KRUGER, 1969). A tout le moins, la prudence s'impose. Comme le notent JOSSE et al. (1979), s'il est d'usage relativement courant d'assimiler L_∞ à la taille maximum des organismes, il est abusif de procéder ainsi systématiquement. On touche là aux dangers de l'extrapolation d'une courbe ajustée, en général, pour une gamme d'âge limitée. Toujours selon JOSSE et al. (1979).

"Le danger de l'extrapolation devient encore beaucoup plus grand lorsqu'on emploie les différentes valeurs de L_∞ dans les études comparatives. Il ne faut jamais perdre de vue que les trois paramètres L_∞ , K et t_0 ne sont que de simples supports mathématiques auxquels il ne faut pas

donner, a priori, des caractères biologiques. Ces paramètres sont extrêmement sensibles aux intervalles d'échantillonnage et aux traitements mathématiques utilisés pour les obtenir";

Dans une étude sur la croissance des albacores (*Thunus albacares*) de l'Atlantique, LE GUEN (1973) a montré que sur de nombreux exemples, pour des croissances observées identiques, aux erreurs de mensurations près, la transcription mathématique des résultats pouvait aboutir à des différences apparentes très importantes si l'on ne s'en tenait qu'aux comparaisons des paramètres L_∞ , K et t_0 . Ceci était particulièrement lié à des problèmes d'échantillonnage et de traitement :

— intervalles d'observation différents;

— plus ou moins bonne adéquation des méthodes utilisées, entraînant des intervalles de confiance considérables sur l'estimation des paramètres. Les intervalles de confiance de K et L_∞ au seuil 0,95 obtenus pour la croissance des albacores au Congo étaient par exemple les suivants :

$$0,0169 \leq K \leq 0,0729$$

(l'unité de temps étant le mois).

$$156,4 \leq L_\infty \leq 317,3 \text{ cm (LE GUEN, 1973).}$$

A l'intérieur des intervalles d'observations, les estimations de longueur par la formule

$$L(t) = L_\infty(1 - e^{-K(t-t_0)})$$

peuvent être excellentes : le modèle de VON BERTALANFFY n'est pas remis en cause, mais plutôt l'interprétation abusive qu'en font certains chercheurs.

"However, well the VON BERTALANFFY curve may fit the cod data, and in fact the fit is good, it is misleading to the reader to report any value for L_∞ at all, particularly if accompanied by an intimation that it represents the maximum size the fish can or does attain. More important is the distorted point of view engendered by regarding L_∞ as a fact of nature rather than as a mathematical artefact of the data analysis" (KNIGHT, 1968) (*).

La comparaison des différents résultats de croissance ne doit donc pas être faite par comparaison directe des supports mathématiques que sont L_∞ , K et t_0 , mais à partir des croissances obtenues dans les intervalles d'observation.

B) Croissance pondérale

BEVERTON et HOLT supposent la croissance isométrique :

$$(1) \quad W(t) = a L(t)^3, \quad a \text{ étant une constante.}$$

$$W(t) = a L_\infty^3 (1 - e^{-K(t-t_0)})^3$$

soit :

$$(2) \quad W(t) = W_\infty (1 - e^{-K(t-t_0)})^3$$

$$\text{avec } W_\infty = a L_\infty^3$$

W_∞ est le poids asymptotique.

(*) "Quelle que soit l'adéquation de la courbe de VON BERTALANFFY aux données sur la morue, et de fait, l'ajustement est bon, il est fallacieux pour le lecteur de donner quelque valeur que ce soit à L_∞ , particulièrement en l'accompagnant d'une affirmation selon laquelle elle représente la taille maximale qu'un poisson peut atteindre ou atteint... Plus important est le point de vue erroné conduisant à considérer L_∞ comme un fait naturel plutôt que comme un artefact mathématique lié à l'analyse des données".

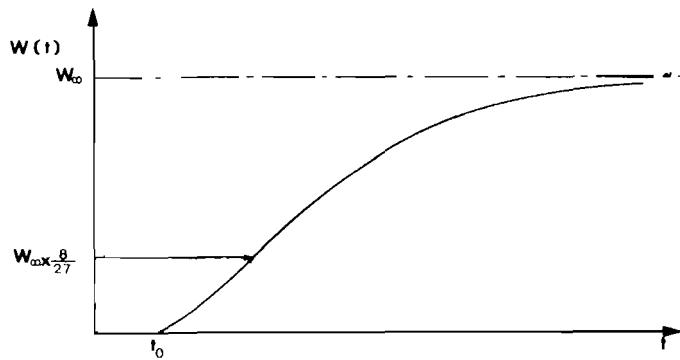


Fig. V-5

Croissance pondérale obtenue en utilisant une relation taille-poids isométrique et une croissance linéaire selon le modèle de VON BERTALANFFY.

L'allure sigmoïdale est très satisfaisante, car courante dans la pratique. Toutefois, le point d'inflexion dans la croissance pondérale apparaît systématiquement quand l'animal a atteint une longueur $L_\infty \times \frac{2}{3}$, soit un poids ($W_\infty \times 8/27$). Ce peut être contraignant.

I-2-3. - FORMULES DONNANT LA PRODUCTION

A) Production sur un intervalle

Considérons un intervalle de temps (t_1, t_2) . La mortalité totale est $Z = F + M$. Conformément au paragraphe I-1, les captures en nombre C_1 sont données par :

$$(1) \quad C_1 = \frac{F}{F + M} (N(t_1) - N(t_2)) = \frac{F N(t_1)}{F + M} \left(1 - e^{-(F+M)(t_2-t_1)} \right)$$

Les captures pondérales correspondantes sont :

$$Y_1 = F \int_{t_1}^{t_2} N(t) W(t) dt$$

$$Y_1 = F \int_{t_1}^{t_2} N(t_1) e^{-(F+M)(t-t_1)} W_\infty \left(1 - e^{-K(t-t_1)} \right)^3 dt$$

L'intégration est aisée, après développement selon les formules usuelles de $\left(1 - e^{-K(t-t_0)} \right)^3$, elle conduit à :

$$(2) \quad Y_1 = FN(t_1) W_\infty \sum_{n=0}^{\infty} \Omega_n \frac{e^{-nK(t_1-t_0)} \left(1 - e^{-(Z+nK)(t_2-t_1)} \right)}{Z + nK}$$

Avec $\Omega_0 = 1, \Omega_1 = -3, \Omega_2 = 3, \Omega_3 = -1$.

selon les notations mêmes de BEVERTON et HOLT (1957).

B) Production globale d'une cohorte

Soit une cohorte qui, tout au long de la phase exploitée, subit la mortalité par pêche F . On calcule sa production globale en supposant que les animaux n'ont pas d'âge limite, on considère donc des intégrations jusqu'à des temps infinis. C'est, bien entendu, irréaliste. Que ce soit par réforme ou par sénescence, au-delà d'un certain âge, on ne trouve plus de poissons capturés. On pourrait donc introduire un âge maximal. Dans ce cas, on serait ramené au § A précédent, en considérant l'intervalle allant du recrutement à l'âge maximal. Cependant, en intégrant jusqu'à l'infini, on obtient des formules plus simples, tandis que dans la majorité des cas, le nombre de poissons très âgés est suffisamment faible pour qu'il soit sans importance réelle de les faire disparaître ou non au-delà d'un âge maximal.

Captures en nombre (C) et en poids (Y) sont alors données pour une cohorte d'effectif R au recrutement, par des formules moins lourdes.

$$(1) \quad C = \frac{F}{F + M} R e^{-M(t_c - t_r)} = E \quad R e^{-M(t_c - t_r)}$$

Cette formule s'explique : le nombre d'animaux à atteindre l'âge de première capture est $R e^{-M(t_c - t_r)}$. Tous mourront. La proportion de décès due à la pêche est $\frac{F}{F + M} = E$.

$$Y = F R e^{-M(t_c - t_r)} W_\infty \left(\frac{1}{Z} - \frac{3e^{-K(t_c - t_0)}}{Z + K} + \frac{3e^{-2K(t_c - t_0)}}{Z + 2K} - \frac{e^{-3K(t_c - t_0)}}{Z + 3K} \right)$$

$$(2) \quad Y = F R e^{-M(t_c - t_r)} W_\infty \sum_{n=0}^{n=3} \Omega_n \frac{e^{-nK(t_c - t_0)}}{Z + nK}$$

les Ω_n ayant été définis précédemment.

I-3. - LE MODÈLE EXPONENTIEL DE RICKER

La paternité du modèle qui va être présenté est assez difficile à attribuer. L'idée d'un découpage en intervalles apparaît effectivement chez RICKER (1945, 1958). Elle n'y est pourtant pas entièrement exploitée. PAULIK et BAYLIFF (1967) l'utilisent de façon beaucoup plus complète. Ils ne suivent pourtant pas exactement la filière que nous avons adoptée, qui relève plus d'un usage général que d'un auteur précis.

I-3-1. - DISCRÉTISATION

Le modèle de BEVERTON et HOLT offre un cadre rigide. Ce cadre n'était pas trop contraignant pour les pêches relatives aux poissons démersaux de mer du Nord, objet essentiel de leur étude. Il n'en va plus de même pour de nombreuses autres pêches. Le modèle apparaît comme inadapté d'abord vis-à-vis de la croissance. La croissance linéaire peut être mal décrite par une courbe de VON BERTALANFFY, la croissance peut ne pas être isométrique. C'est surtout pour l'hypothèse de constance des mortalités par pêche et naturelles qu'apparaissent les problèmes essentiels. On dispose rarement d'estimations fines de la mortalité naturelle, mais lorsqu'on en dispose, elles indiquent que la mortalité naturelle, forte chez les très jeunes, diminue, puis réaugmente chez les très vieux individus. Pour de nombreuses pêches $F(t)$ ne peut être supposé indépendant de l'âge de l'animal t . Bien des pêches sont saisonnières, soit que la réglementation le veuille ainsi, soit que les migrations ou le comportement de l'animal fassent fluctuer d'une saison à l'autre sa disponibilité (cf. ch. I). Par ailleurs, certaines espèces sont exploitées par divers métiers concentrant leur mortalité sur différentes tranches d'âge. Il est possible d'utiliser le modèle de BEVERTON et HOLT de façon appropriée, ce n'est néanmoins pas très simple.

Pour faire face à une grande variété de situations RICKER (1958) suit une démarche plus souple. Pour comprendre cette approche, il faut revenir aux équations différentielles fondamentales.

$$\frac{1}{W(t)} \frac{dW(t)}{dt} = G(t) \text{ et } \frac{1}{N(t)} \frac{dN(t)}{dt} = -\left(F(t) + M(t) \right)$$

L'idée de base conduit à remarquer qu'une fonction $\phi(t)$ d'allure régulière peut être approchée par une fonction "en escalier". On découpe pour ce faire la plage de variation en intervalles, sur lesquels $\phi(t)$ est approchée par la valeur moyenne correspondante. L'approximation est d'autant plus fine que les intervalles sont plus étroits. On parle alors en mathématiques de **discrétisation**.

On découpe donc la plage des variations de t en intervalles

$(t_1, t_2), (t_2, t_3) \dots (t_i, t_{i+1}) \dots (t_n, t_{n+1})$, $t_1 = t_r$ correspondant à l'âge au recrutement.

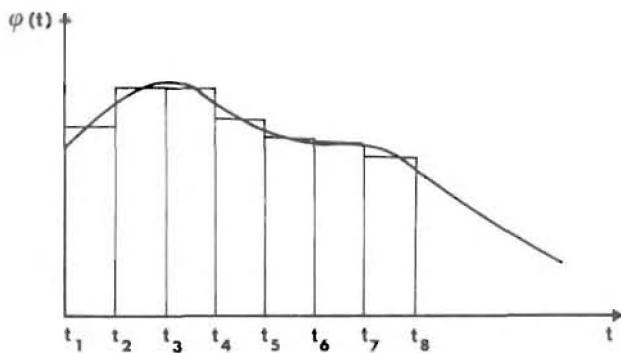


Fig. V-6
Schéma de discréétisation d'une fonction.

Dans le modèle exponentiel de RICKER, sur l'intervalle (t_i, t_{i+1}) $G(t)$, $F(t)$ et $M(t)$ sont supposés constants et égaux respectivement à G_i , F_i et M_i . Les intervalles sont souvent supposés de longueur égale, mais ce n'est pas nécessaire. Croissance et mortalité sont donc décrites par les valeurs G_i , F_i et M_i sur les n intervalles. On parle ainsi de vecteurs croissance et mortalité.

On fera encore appel aux notations N_i , W_i et B_i . N_i est l'effectif d'une cohorte à l'orée de l'intervalle (t_i, t_{i+1}) , W_i le poids moyen individuel, $B_i = N_i W_i$ le poids correspondant de la cohorte. On considère parfois, plus que $F(t)$, $q(t)$, capturabilité correspondante. $q(t)$ sera également discréétisée. On parle du vecteur capturabilité (q_i) . Si l'effort par unité de temps, f , est constant, $F_i = q_i f$, dans le cas le plus simple.

I-3-2. - DIAGRAMME ET RÉGIME DE MORTALITÉ PAR PÊCHE

Dans les groupes de travail C.I.E.M., suivant en cela la tradition britannique (R. JONES, 1961; B.-W. JONES, 1976), il est d'usage de considérer la plus forte valeur des F_i (FSUP) et de lui associer l'ensemble des $S_i = F_i/FSUP$. Les anglophones parlent parfois de "partial recruitment", appellation discutable. Nous suggérons, en français, la locution : diagramme de mortalité par pêche. Les S_i caractérisent la répartition de la mortalité par pêche, FSUP le niveau global. Si les S_i sont des capturabilités, FSUP peut être considéré comme une mesure de l'effort. Les q_i comme les S_i définissent donc un diagramme de mortalité par pêche. Ce diagramme dépend du diagramme d'exploitation, car il est lié aux métiers pratiqués. *A tout diagramme d'exploitation est associé un diagramme de mortalité par pêche*

Dans le même esprit, *à tout régime d'exploitation est associé un régime de mortalité par pêche* caractérisé par les F_i . Dans le meilleur des cas, si le diagramme d'exploitation est conservé, le régime étant multiplié par un facteur mf , le diagramme de mortalité par pêche se conserve et les F_i , c'est-à-dire le régime de mortalité par pêche, sont multipliés par mf .

I-3-3. - MORTALITÉ ET SURVIE

Entre les instants t_i et t_{i+1} , la mortalité par pêche est supposée constante et égale à F_i , la mortalité naturelle, elle aussi constante, est égale à M_i . La mortalité totale est donc constante et égale à Z_i .

A l'intérieur de l'intervalle (t_i, t_{i+1}) , $N(t)$, nombre de survivants à l'instant t est donné par :

$$(1) \quad N(t) = N_i e^{-Z_i(t-t_i)}$$

et en particulier :

$$(2) \quad N(t_{i+1}) = N_{i+1} = N_i e^{-Z_i(t_{i+1} - t_i)}$$

Connaissant le vecteur (Z_1, \dots, Z_n) et N_1 , il est donc facile de calculer N_2, N_3, \dots, N_{n+1} .

A l'intérieur de chaque intervalle $N(t)$ suit un arc d'exponentielle.

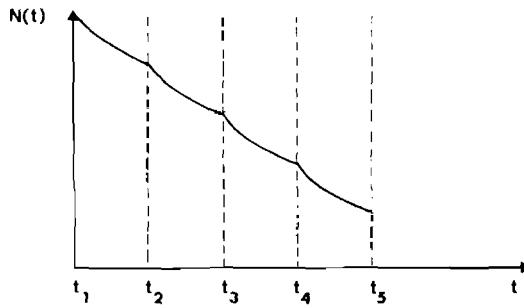


Fig. V-7

Variation des effectifs d'une cohorte selon le modèle exponentiel.

I-3-4. - CROISSANCE

Là encore, les disparités individuelles de croissance ne sont pas prises en compte. A l'intérieur d'un intervalle (t_i, t_{i+1}) , le taux relatif de croissance pondérale est supposé constant, égal à G_i .

Dans l'intervalle (t_i, t_{i+1}) :

$$\frac{1}{W(t)} \frac{dW(t)}{dt} = G_i \text{ soit } W(t) = W_i e^{G_i(t-t_i)}$$

et par suite :

$$(1) \quad W_{i+1} = W_i e^{G_i(t_{i+1} - t_i)}$$

ou :

$$(2) \quad G_i = \frac{1}{(t_{i+1} - t_i)} \log(W_{i+1}/W_i)$$

La croissance est donc décrite également par une succession d'arcs d'exponentielles (fig. V-8).

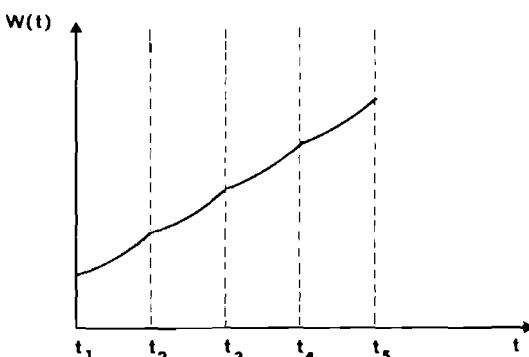


Fig. V-8

Description de la croissance pondérale selon un modèle exponentiel.

Dans l'absolu, cette description peut ne pas être satisfaisante. Pour les animaux d'un certain âge, comme on pourra le vérifier en comparant la fig. V-8 à la croissance pondérale associée à la courbe de

VON BERTALANFFY (fig. V-5), la concavité des exponentielles est mal orientée. En fait, la difficulté pourra être rendue négligeable en utilisant des intervalles suffisamment petits.

L'évolution de la biomasse totale de la cohorte est elle aussi décrite par des arcs d'exponentielles.

Puisque $B(t) = N(t) W(t)$ entre t_i et t_{i+1}

$$B(t) = N_i e^{-Z_i(t-t_i)} W_i e^{G_i(t-t_i)}$$

$$3) \quad B(t) = N_i W_i e^{(G_i - Z_i)(t-t_i)} = B_i e^{(G_i - Z_i)(t-t_i)}$$

et en particulier :

$$4) \quad B_{i+1} = B_i e^{(G_i - Z_i)(t_{i+1} - t_i)}$$

En l'absence de mortalité par pêche, $B(t)$ augmente si $G_i > M_i$, ce qui est, en général, le cas pour les jeunes animaux, diminue si $G_i < M_i$, ce qui correspond dans l'ensemble aux vieux animaux.

I-3-5. - CALCULS DE PRODUCTION

A) Captures en nombres

Les captures seront calculées par intervalles. On note C_i la capture en nombre sur le i^e intervalle.

Entre t_i et t_{i+1} , $N_i - N_{i+1}$ animaux sont morts. La part des décès dus à la pêche est le taux d'exploitation $E_i = F_i/Z_i = F_i/(F_i + M_i)$.

On aura donc :

$$1) \quad C_i = \frac{F_i}{F_i + M_i} (N_i - N_{i+1}) = E_i (N_i - N_{i+1})$$

Comme $N_{i+1} = N_i e^{-Z_i(t_{i+1} - t_i)} = N_i P_i$, on peut encore écrire (P_i étant la fraction d'individus à atteindre t_{i+1} parmi ceux ayant atteint t_i) :

$$2) \quad C_i = E_i N_i (1 - P_i)$$

La relation la plus utile, en général, est la relation (1), car N_{i+1} doit être calculé pour poursuivre les calculs au-delà du i^e intervalle.

Les captures totales au long de la vie de la cohorte sont :

$$3) \quad C = \sum_{i=1}^n C_i$$

B) Captures en poids

Les formules du § I-1 s'appliquent simplement. On note $Y_i(t)$ les captures en poids effectuées sur une cohorte entre t_i et t . ($t_i < t < t_{i+1}$). Y est la capture totale en poids, Y_i est la capture au cours du i^e intervalle.

$$\frac{dY_i(t)}{dt} = F_i N(t) W(t) = F_i B(t)$$

$$Y_i = \int_{t_i}^{t_{i+1}} F_i B(t) dt$$

$$Y_i = \int_{t_i}^{t_{i+1}} F_i B_i e^{(G_i - Z_i)(t - t_i)} dt$$

La primitive de $e^{(G_i - Z_i)(t - t_i)}$ est $\frac{1}{G_i - Z_i} e^{(G_i - Z_i)(t - t_i)}$ et le calcul s'effectue aisément.

$$(1) \quad Y_i = \frac{F_i N_i W_i}{G_i - Z_i} \left(e^{(G_i - Z_i)(t_{i+1} - t_i)} - 1 \right)$$

Soit encore :

$$(2) \quad Y_i = \frac{F_i}{G_i - Z_i} (B_{i+1} - B_i)$$

La capture totale sur la cohorte est :

$$(3) \quad Y = \sum_i Y_i$$

C) Ventilation des captures selon plusieurs flottilles

Quand plusieurs flottilles nationales ou plusieurs métiers exploitent concurremment un stock, il est utile de préciser les captures de chacun.

Soient deux métiers. Le vecteur mortalité par pêche (F_i) est alors la somme des vecteurs ($F_{1,i}$) et ($F_{2,i}$) engendrés par les deux métiers : $F_i = F_{1,i} + F_{2,i}$

Pour chaque intervalle, si l'on raisonne en poids, on calcule la capture pondérale Y_i par la formule donnée précédemment.

La part de Y_i revenant au premier métier est :

$$(1) \quad Y_{1,i} = Y_i \times \frac{F_{1,i}}{F_{1,i} + F_{2,i}}, \text{ de même pour le second.}$$

On opère la même ventilation pour les captures en nombre.

I-4. - PROLONGEMENT DU MODÈLE DE BEVERTON ET HOLT, CONVERGENCE AVEC LE MODÈLE DE RICKER

I-4-1. - VARIANTES DU MODÈLE DE BEVERTON ET HOLT

A) Allométrie

R. JONES (1957) a généralisé le modèle au cas où la relation taille-poids n'est pas nécessairement isométrique :

$W = a L^b$, b étant un coefficient qui peut être différent de 3. Les calculs semblent se compliquer, mais une intégration élégante mène à des relations simples. La production globale d'une cohorte est donnée par :

$$Y = F \int_{tc}^{\infty} N(t) W(t) dt$$

avec $N(t) = R e^{-M(tc - tr)} e^{-Z(t - tc)}$ pour $t > tc$

et $W(t) = a L_{\infty}^b (1 - e^{-K(t - t_0)})^b$

d'où : $W(t) = W_{\infty} (1 - e^{-K(t - t_0)})^b$

$$Y = F R e^{-M(tc - tr)} W_{\infty} \int_{tc}^{\infty} e^{-Z(t - tc)} (1 - e^{-K(t - t_0)})^b dt$$

soit encore en écrivant $e^{-Z(t - tc)} = e^{-Z(t - t_0)} e^{-Z(t_0 - tc)}$

$$Y = F R e^{-M(tc - tr)} e^{-Z(t_0 - tc)} W_{\infty} \int_{tc}^{\infty} e^{-Z(t - t_0)} (1 - e^{-K(t - t_0)})^b dt.$$

En effectuant dans l'intégrale le changement de variable

$$y = e^{-K(t-t_0)}$$

On aboutit (R. JONES, 1957; GULLAND, 1969), après quelques réaménagements, à la relation :

$$Y = R W_\infty e^{M(t_r - t_0)} g(1 - c)^{-g} \int_0^{1-c} y^{(m+g-1)} (1-y)^b dy$$

en conservant les notations de GULLAND (1969).

$$1 - c = 1 - \frac{lc}{L_\infty} = e^{-K(tc-t_0)} \quad lc \text{ étant la longueur à la première capture, associée à } t = tc.$$

$$m = \frac{M}{K}$$

$$g = \frac{F}{K}$$

$$\text{L'intégrale } \int_0^{1-c} y^{(m+g-1)} (1-y)^b dy$$

définit une fonction dite bêta incomplète (*). Elle est couramment notée $B_{1-c}(m+g, b+1)$. Elle ne possède pas en général d'expression simple, mais on peut faire appel à des tables ou en informatique à des modules de calcul appropriés qui se trouvent à la rubrique "fonctions eulériennes". Des tables ont été publiées (WILIMOVSKY et WICKLUND, 1963).

L'équation de production complète d'une cohorte devient ainsi :

$$(1) \quad Y = R W_\infty e^{M(t_r - t_0)} g(1 - c)^{-g} B_{1-c}(m + g, b + 1)$$

On peut encore écrire différemment cette expression en faisant appel au taux d'exploitation

$$E = \frac{F}{Z}. \text{ Ainsi, } g = \frac{F}{K} \text{ peut s'écrire, puisque } F = \frac{M \cdot E}{1 - E}$$

$$\frac{M}{K} \left(\frac{E}{1 - E} \right) = m \frac{E}{1 - E}$$

Ainsi :

$$(2) \quad Y = R W_\infty e^{M(t_r - t_0)} \left[m \frac{E}{1 - E} (1 - c)^{\frac{mE}{1-E}} B_{1-c} \left(m \frac{1}{1-E}, b+1 \right) \right]$$

L'expression entre crochets ne dépend que de

$$E = \frac{F}{F + M}, \quad m = \frac{M}{K}, \quad c = \frac{lc}{L_\infty} \text{ et } b.$$

Pour b et $\frac{M}{K}$ donné, elle ne dépend que de E et c . L'importance du rapport $\frac{M}{K}$ n'est pas surprenante : ce rapport résume le bilan entre mortalité naturelle et croissance relative. La grandeur E caractérise le niveau d'exploitation et $c = \frac{lc}{L_\infty}$ correspond à la fraction de la croissance linéaire accomplie au moment où l'animal entre dans la phase exploitée.

Sur un intervalle (t_i, t_{i+1}) , la production Y_i peut aussi être obtenue à l'aide de fonctions Bêta incomplètes. On montre en effet que :

$$(3) \quad Y_i = \frac{N_i W_\infty}{K} F_i e^{Z_i(t_i - t_0)} \left[B_{1-c_i}(m + g, b + 1) - B_{1-c_{i+1}}(m + g, b + 1) \right]$$

N_i est l'effectif au début de l'intervalle (t_i, t_{i+1}) , $1 - c_i = e^{-K(t_i - t_0)}$ et $1 - c_{i+1} = e^{-K(t_{i+1} - t_0)}$

(*) La fonction complète correspond à une intégration de 0 à 1, non de 0 à $1-c$.

Les formules obtenues par R. JONES (1957) sont simples. Elles conduisent à des expressions suffisamment agréables pour être utilisées même dans le cas d'une relation taille-poids isométrique, BEVERTON et HOLT (1966). Le dynamicien souhaitant les éviter et en rester aux formules originelles peut, en général, le faire sans erreur grave. Toutefois, en cas d'allométrie, il devra se référer aux paramètres d'une courbe de croissance relative non à la longueur mais à la racine cubique du poids (PAULIK et GALES, 1964).

B) Discrétisation de l'échelle des temps

La nécessité, sur beaucoup de stocks, de faire varier la mortalité par pêche avec l'âge, a été ressentie par R. JONES (1961), qui a proposé d'utiliser une discrétisation de l'échelle des temps. Sur chaque intervalle un modèle de BEVERTON et HOLT est appliqué, les paramètres variant d'intervalle en intervalle. Dans l'article évoqué, seule la mortalité varie, mais rien n'interdit de faire évoluer les paramètres de croissance. Pour calculer la production, on applique les formules précédentes, donnant les captures en nombre et en poids sur un intervalle (t_i, t_{i+1}) . On aboutit ainsi à un modèle aussi souple que celui de RICKER. Les calculs sont plus compliqués mais à l'ère des ordinateurs, ceci n'est plus un argument définitif. L'inconvénient majeur apparaît si l'on veut faire varier le schéma de croissance d'un intervalle à l'autre : le nombre de paramètres que nécessite le modèle s'accroît très vite.

I-4-2. - DE BEVERTON ET HOLT A RICKER

A) Convergences et divergences

Les modèles dits de BEVERTON et HOLT et RICKER sont très voisins. Les généralités sur les modèles prévisionnels ont isolé une première étape dans la construction de tels modèles : sélection d'un nombre fini de phénomènes essentiels. Jusque là, nulle divergence entre BEVERTON et HOLT et RICKER : l'un et l'autre modèles prennent en compte la croissance pondérale et une décroissance des effectifs par l'action des mortalités naturelle et par pêche. Si la description de la croissance diffère d'un modèle à l'autre, la survie des effectifs fait cependant appel dans les deux cas à des exponentielles négatives.

Les variantes évoquées du modèle de BEVERTON et HOLT amènent une convergence avec le modèle exponentiel de RICKER. La distinction entre les deux filières devient délicate. Elle l'est d'autant plus qu'il existe également une version dite arithmétique du modèle de RICKER (RICKER, 1958; PAULIK et BAYLIFF, 1967), et un modèle dit parfois de B.-W. JONES (1976), souvent rapproché de la filière "BEVERTON et HOLT", et qui correspond en réalité au modèle de THOMSON et BELL (1934), dont s'inspire RICKER. Pour clarifier cette situation et saisir les liens entre les modèles et leurs variantes, il faut partir, comme le fit la comparaison des modèles de BEVERTON, HOLT et RICKER, de deux points :

— tous les modèles évoqués convergent sur les phénomènes pris en compte, mortalité naturelle, mortalité par pêche, croissance moyenne et sur la description de l'évolution des effectifs par des exponentielles négatives;

— les divergences sont liées à la description de la croissance pondérale moyenne et à une éventuelle discrétisation de l'axe des temps. Le paragraphe B est consacré à la croissance. Le paragraphe C aborde la description de la mortalité et effectue une récapitulation. Cette récapitulation ne couvre toutefois pas le modèle arithmétique de RICKER qui fait l'objet d'un paragraphe particulier (paragraphe D).

B) Description de la croissance pondérale

Modèle de R. JONES

Le modèle de BEVERTON et HOLT "sensu stricto" décrit la croissance pondérale en combinant une description de la croissance linéaire par la relation de VON BERTALANFFY et une relation taille-poids isométrique. R. JONES (1957) et PAULIK et GALES (1964) envisagent une allométrie de croissance. En opérant une discrétisation de l'échelle des temps, on pourra éventuellement utiliser une courbe de VON BERTALANFFY et une relation taille-poids différente d'intervalle en intervalle. Le modèle utilisé par R. JONES (1961) ne faisait pas porter la discrétisation sur la croissance, depuis lors, cette possibilité a été explorée par le même auteur (R. JONES comm. pers.).

Modèle exponentiel de RICKER

Le modèle exponentiel de RICKER décrit la croissance pondérale par des arcs d'exponentielles.

Modèle de THOMSON et BELL

Si les données collectées attribuent des poids W_i et W_{i+1} aux âges t_i et t_{i+1} on peut songer à utiliser à l'intérieur de l'intervalle (t_i, t_{i+1}) un poids constant $(W_i + W_{i+1})/2$. On utilise en général, plutôt que $(W_i + W_{i+1})/2$, le poids moyen effectif dans les captures, ou son estimation pour les animaux d'âges compris entre t_i et t_{i+1} . Cette procédure correspond au modèle dit par certains de B.-W. JONES (1976), mais est en fait plus ancienne. (THOMSON et BELL, 1934; RICKER, 1958). Les productions pondérales s'obtiennent en multipliant sur chaque intervalle les captures en nombre par les poids moyens W_i correspondants (*). Ceci conduit à négliger les variations de poids entre les âges t_i et

t_{i+1} . Plus l'exploitation est intense et plus les animaux capturés sur cette tranche d'âge sont en moyenne jeunes et plus, en général, leur poids moyen est faible. Négliger la croissance pondérale entre t_i et t_{i+1} ne permet pas de prendre en compte ce phénomène. Même si, à des erreurs près (*), la procédure permet de bien reconstituer les captures pondérales pour un régime donné, mieux par exemple qu'un modèle exponentiel de RICKER, des difficultés apparaissent pour considérer des régimes d'exploitation différents. Dès lors cependant que le découpage en intervalles (t_i, t_{i+1}) est suffisamment fin, ce problème est négligeable, tout comme négligeable l'imperfection d'une description de la croissance pondérale par des arcs d'exponentielles.

Modèle expolinéaire

Une interpolation linéaire de la croissance pondérale entre t_i et t_{i+1} peut paraître plus satisfaisante qu'une description par une exponentielle. Sur l'intervalle (t_i, t_{i+1}) , le poids est :

$$W(t) = W_i + a_i(t - t_i)$$

a_i est une constante donnée par la relation :

$$a_i = \frac{W_{i+1} - W_i}{t_{i+1} - t_i}$$

Le calcul des captures pondérales Y_i sur l'intervalle est un peu moins simple que dans un modèle exponentiel classique et nécessite une intégration par partie. La formule obtenue reste simple (LAUREC et MAUCORPS, 1981, a).

Avec les notations usuelles

$$(1) \quad Y_i = \frac{F_i}{Z_i} \left(B_i - B_{i+1} + a_i \frac{N_i - N_{i+1}}{Z_i} \right)$$

LAUREC et MAUCORPS (1981, a) proposent l'appellation de modèle expolinéaire pour synthétiser la description exponentielle de la survie et linéaire de la croissance pondérale. Ils évoquent aussi un modèle où la croissance est décrite par des polynômes de degrés 3 mais dont la complexité est nettement supérieure.

C) Mortalité et récapitulation

Le modèle de BEVERTON et HOLT ne distingue qu'un découpage, avant et après âge de première capture. Tous les autres modèles opèrent une discréttisation.

Les modèles précédents sont récapitulés sur le tableau V-1 avec leur appellation courante, les références bibliographiques essentielles, le procédé de description de la croissance pondérale, l'éventuelle discréttisation pour la description de la survie.

(*) Une vérification élémentaire conduit à comparer sur une année les productions ainsi calculées aux productions pondérales déclarées. C'est la célèbre question des "sum of products" des groupes de travail du C.I.E.M.

Appellation	Références	Description de la croissance	Discrétisation pour décrire la survie
BEVERTON et HOLT (sensu stricto)	BEVERTON et HOLT (1957)	VON BERTALANFFY + isométrie	Non
BEVERTON et HOLT (sensu lato)	R. JONES (1957) PAULIK et GALES (1964)	VON BERTALANFFY + éventuelle allométrie	Non
R. JONES	R. JONES (1961)	VON BERTALANFFY + éventuelle allométrie	Oui
R. JONES modifié		VON BERTALANFFY + éventuelle allométrie + possibles variations des paramètres d'intervalle en intervalle	Oui
RICKER (modèle exponentiel de)	RICKER (1945, 1958, 1975) PAULIK et BAYLIFF (1967)	Arcs d'exponentielles	Oui
B.-W. JONES THOMSON et BELL	THOMSON et BELL (1934) RICKER (1958, 1975) B.-W. JONES (1976)	Courbe en escalier \bar{W}_i estimé par mesure dans les captures	Oui
Expolinéaire	LAUREC et MAUCORPS (1981, a)	Segments de droite	Oui

Tableau V-1
Modèles structuraux et variantes

D) Modèle arithmétique de RICKER

Plus qu'un modèle original, c'est une technique d'approximation arithmétique de certaines formules. Tout modèle où la mortalité par pêche est constante sur un intervalle fait apparaître une relation simple entre captures pondérales et biomasse moyenne sur un intervalle.

Cette relation a été démontrée dans le paragraphe I-1-3. L'équation (1) de ce paragraphe peut s'écrire sur un intervalle (t_i, t_{i+1}) où \bar{B}_i est la biomasse moyenne.

$$(1) \quad Y_i = F_i \int_{t_i}^{t_{i+1}} B(t) dt = F_i (t_{i+1} - t_i) \bar{B}_i$$

Les calculs selon le mode arithmétique amènent à approcher \bar{B}_i par la moyenne arithmétique des biomasses au début et à la fin de l'intervalle. Y_i est approchée par \bar{Y}'_i

$$(2) \quad \bar{Y}'_i = F_i (t_{i+1} - t_i) (N_i W_i + N_{i+1} W_{i+1}) / 2$$

Cette formule correspond aux écrits de RICKER comme au programme de GALES (in ABRAMSON, 1971).

Une autre approximation apparaît encore dans la littérature, et plus précisément chez PAULIK et BAYLIFF (1967). La production sur l'intervalle (t_i, t_{i+1}) est donnée par :

$$(3) \quad \bar{Y}''_i = F_i \cdot (t_{i+1} - t_i) \frac{(N_i + N_{i+1})}{2} \frac{(W_i + W_{i+1})}{2}$$

\bar{B}_i est donc approché par

$$\frac{(N_i + N_{i+1})}{2} \frac{(W_i + W_{i+1})}{2}$$

L'écart est en général très faible.

Il n'est pas exclu que cette formule soit meilleure que celle du modèle exponentiel si, à l'intérieur de l'intervalle, la description par des exponentielles des effectifs et des poids individuels est grossièrement fausse. On retrouve la discussion précédente sur la description de la croissance pondérale. Comme le note RICKER (1958), si les intervalles sont suffisamment petits, toutes ces discussions sont vaines.

I-5. - PRÉVISION

I-5-1. - SITUATIONS D'ÉQUILIBRE

A) Bilan annuel sur le stock et bilan pour une cohorte sur son existence

Considérons l'ensemble des animaux recrutés, regroupant un nombre limité de classes d'âges. On entend généralement par **situations d'équilibre** des situations où toutes les cohortes présentes étaient de même effectif à l'âge de recrutement et ont toutes subi le même régime d'exploitation. Dans ce cas, les captures de chaque année sont égales aux captures que permet une cohorte au long de son existence exploitée. Supposons pour simplifier que trois classes d'âge contribuent significativement aux captures, les classes 2, 3, 4. Considérons trois années 1, 2 et 3. Vont entrer dans la pêcherie trois cohortes annuelles successives, de même effectif. Le régime d'exploitation est stable. Au bout de trois ans, l'équilibre, au sens retenu plus haut, est atteint. Les trois groupes d'âge présents permettent une certaine capture. Cette capture, puisque toutes les cohortes ont le même destin, ne dépend que de l'âge du groupe concerné. A deux ans cette capture sera C_2 et, de même à trois et quatre ans, C_3 et C_4 . Ceci peut être résumé sur un tableau à double entrée :

Age \ Année	1	2	3
2	C_2	C_2	C_2
3	C_3	C_3	C_3
4	C_4	C_4	C_4

Les flèches montrent que chaque année, les cohortes vieillissent d'un an. Les captures ne dépendant que de l'âge on voit apparaître des horizontales constantes. La seule cohorte ayant achevé sa phase exploitée est celle recrutée l'année 1. Elle a permis les captures $C_2 + C_3 + C_4$.

La troisième année, les captures sont de même $C_2 + C_3 + C_4$. Ceci vient de la constance des lignes. Il en serait de même avec un nombre quelconque de groupes d'âge, et reste vrai que l'on considère des captures en nombre ou en poids.

Les résultats d'équivalence présentés permettent de calculer les caractéristiques du stock et des captures, année par année, en se ramenant à une cohorte suivie au long de son existence. Le recrutement étant supposé constant, on se ramène à des calculs par recrue ou pour 100 ou 1000 recrues. Si le recrutement est connu, une règle de trois ramène du rendement par recrue à la production réelle. Cette façon de procéder n'est raisonnable que lorsque les lois biologiques intéressées, croissance, mortalité naturelle, ne dépendent que de l'âge des individus et non de la taille du stock. Là est l'hypothèse fondamentale (LAUREC, 1977, c).

B) Évolution du rendement par recrue selon l'effort

Soit donc une pêcherie opérant selon un diagramme d'exploitation immuable, mais où divers niveaux d'intensité de pêche globale sont envisageables. Cette intensité est supposée constante sur l'année choisie comme une unité de temps. Elle est ainsi égale à l'effort annuel f . On pourrait étudier l'évolution du rendement par recrue selon la mortalité par pêche F , et non selon f , sans modification notable. Dans le modèle exponentiel de RICKER, un multiplicateur mf , par rapport à une situation de référence, pourrait être utilisé. Pour ne pas compliquer la discussion, la notation f sera conservée.

Les rendements par recrue pour diverses valeurs de f peuvent alors être calculés et la courbe correspondante tracée. L'allure de cette courbe dépendra de tc par rapport à $teri$, âge de biomasse maximale.

Cas où t_c est inférieur à t_{cri}

La figure V-9 représente deux courbes de ce type, correspondant à deux valeurs t_{c_1} et t_{c_2} de l'âge de première capture, avec $t_{c_1} < t_{c_2} < t_{cri}$.

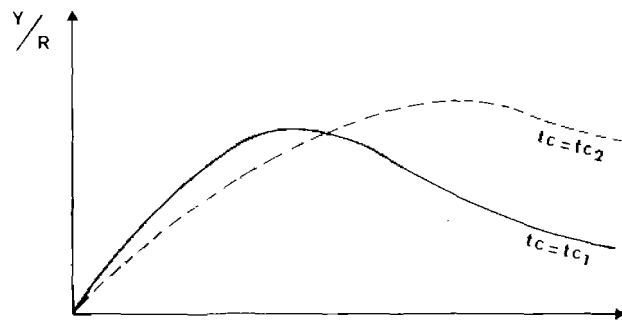


Fig. V-9

Rendement par recrue selon l'effort pour deux âges
à la première capture inférieure à t_{cri} .

Pour un effort nul, les captures sont nulles. Lorsque f tend vers l'infini, Y tend vers une valeur asymptotique qui correspond à la biomasse de la cohorte à l'âge t_c : avec un effort de pêche infini, la cohorte est intégralement capturée à l'âge t_c . Entre ces deux extrêmes, les captures sont passées par un maximum. Les maxima se décalent lorsque t_c augmente : plus le poisson est exploité tardivement et plus l'effort permettant le rendement maximal est grand. Le rendement maximal augmente également, alors que diminue avec le décalage entre rendement maximal et rendement asymptotique.

La décroissance des captures totales pour les efforts élevés est troublante, car elle montre que l'on peut, au-delà d'un certain seuil, obtenir des captures pondérales plus faibles avec une intensité de pêche plus forte. Quand f augmente, les captures en nombre vont toujours en augmentant, mais le poids moyen des individus capturés diminue. La combinaison des deux phénomènes, lorsque le second l'emporte sur le premier, conduit au paradoxe évoqué. Plus l'animal est exploité à partir d'un âge voisin de son âge de biomasse maximale et moins le risque est grand. Ceci explique que le décalage entre les rendements maximaux et les rendements asymptotiques aille en diminuant lorsque t_c augmente.

Cas où t_c est supérieur à t_{cri}

t_c augmentant jusqu'à rejoindre et dépasser t_{cri} , on aboutit à une courbe d'allure différente (fig. V-10).

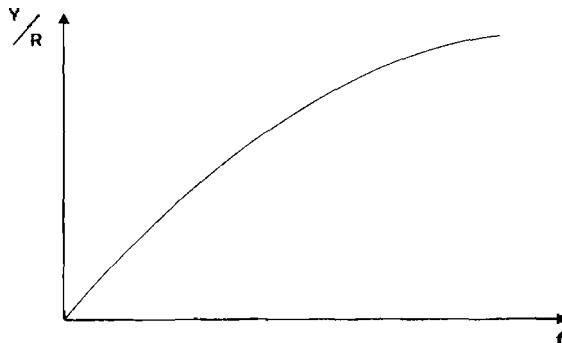


Fig. V-10

Rendement par recrue selon l'effort, $t_c > t_{cri}$

Cette fois, les rendements augmentent constamment avec f pour tendre vers une valeur asymptotique qui correspond, comme précédemment et pour les mêmes raisons, à la biomasse de la cohorte à l'instant t_c . Le poisson n'étant pêché qu'au-delà de l'âge critique, plus la pêche est intense et moins l'inéluctable diminution de la biomasse de la cohorte a le temps de jouer.

Fo. 1 et fo. 1

Les comptes rendus des groupes de travail font souvent apparaître des grandeurs notées $F_{0.1}$ ou $f_{0.1}$. La définition usuelle en est délicate. Parlons d'une courbe d'équation reliant Y/R à f : $Y/R = A(f)$.

La tangente à l'origine est d'abord considérée, sa pente étant notée a . Pour tout niveau d'effort f donné, on considère de même la tangente correspondante, de pente $b(f) = dA(f)/df$.

Le niveau noté $F_{0.1}$ correspond à la valeur d'effort pour laquelle : $b(f) = a/10 = (0.1)a$. Ceci apparaît sur la fig. V-11. Lorsqu'en abscisse est porté F et non f , on définit de même $F_{0.1}$.

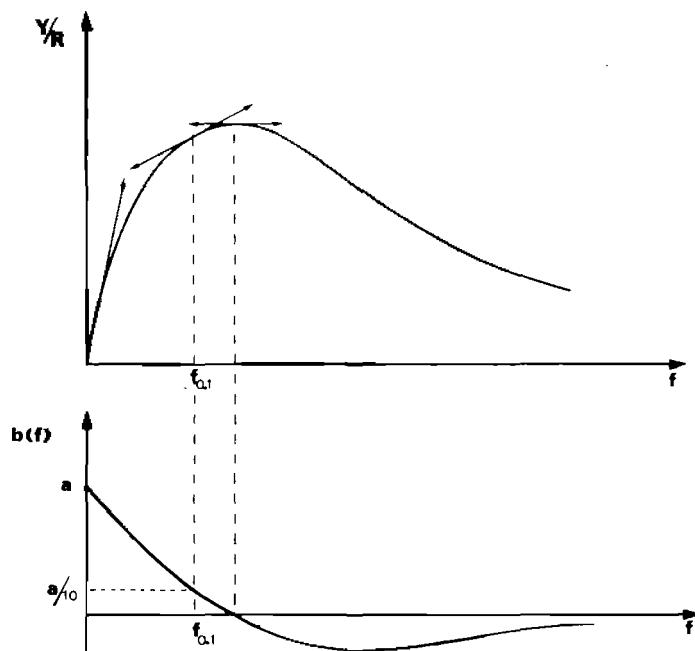


Fig. V-11
Définition de $f_{0.1}$.

Ces définitions un peu abstraites peuvent être comprises en se rapportant au concept de **production marginale** (GULLAND, 1968, b). Soit donc un très faible accroissement de f , Δf . Le gain, en terme de production par recrue, ou **rendement par recrue marginal**, est :

$$\Delta(Y/R) \simeq \frac{dA(f)}{df} \Delta f = b(f) \Delta f$$

En partant de $f = 0$, le gain est $a \Delta f$. A partir de $f_{0.1}$, ce gain est réduit à $(a \Delta f)/10$.

C) Modification de l'âge de première capture

Soient cette fois des niveaux d'efforts constants, mais un âge de première capture variable. Ce problème est notamment celui d'une augmentation du maillage.

L'impact global d'une augmentation de tc résulte d'un bilan. Éviter la capture de jeunes animaux inflige une perte immédiate. En revanche, une partie des animaux épargnés sera ultérieurement capturée. Le poids individuel de ces animaux sera plus grand. Le bilan en nombre ne peut être que déficitaire, mais le bilan pondéral est variable. Il dépend d'abord de la proportion d'animaux capturés parmi ceux épargnés, proportion liée aux mortalités naturelles et par pêche. Il dépend encore des poids au moment de la capture, et donc de la croissance pondérale. L'évolution du rendement par recrue selon l'âge de première capture ou, concrètement, selon le maillage, dépendra nécessairement de la croissance pondérale, de la mortalité naturelle et du niveau d'exploitation.

Dans le modèle de BEVERTON et HOLT, l'impact de la mortalité naturelle et de la croissance se résume à celle du paramètre M/K , dont l'intérêt a été signalé antérieurement. Le résultat d'une augmentation de l'âge de première capture dépend aussi nécessairement de F . On peut ainsi concevoir, pour une croissance et une mortalité naturelle données, deux types de relation entre le rendement par recrue et l'âge à la première capture tc .

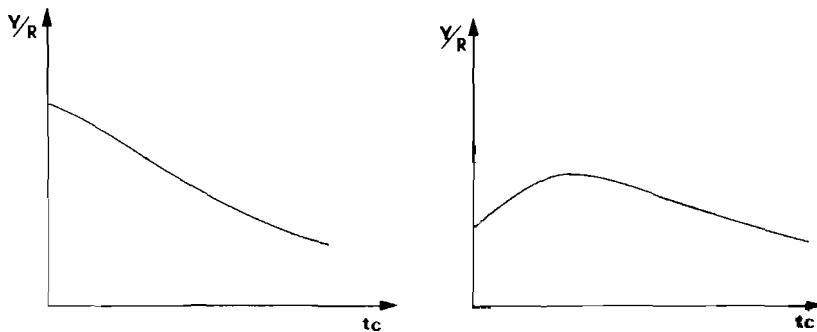


Fig. V-12

Évolution du rendement par recrue selon tc :

- a à niveau de mortalité par pêche faible,
- b à niveau de mortalité par pêche élevé.

Lorsque le niveau d'exploitation est faible (fig. V-12 a), trop peu d'animaux épargnés par l'augmentation de maillage sont ultérieurement capturés pour qu'il y ait un intérêt à accroître tc , en terme de rendement pondéral par recrue (*).

A niveau d'effort élevé, l'augmentation de tc entraîne un gain de rendement pondéral par recrue. Toutefois, au-delà d'un certain seuil, ce résultat s'inverse. En repoussant tc vers de très fortes valeurs, on atteint des tranches d'âge où les gains de poids sont faibles, la croissance pondérale ralentissant. Même si une forte proportion des animaux épargnés est récupérée, le jeu n'en vaut pas la chandelle. En aucun cas notamment il ne sera intéressant d'amener tc au-delà de l'âge critique t_{cri} : quel que soit le niveau d'effort, plus on attend, plus la biomasse de la cohorte diminue.

Disposant de l'information nécessaire, mortalité naturelle et par pêche, croissance, l'impact sur le rendement par recrue équilibré de toute modification de l'âge de première capture peut être envisagé. Toutefois, des augmentations de maillages sont couramment envisagées sans que toute l'information requise soit disponible. Des méthodes ont ainsi été élaborées qui permettent d'aborder la question avec une information réduite (cf. annexe).

D) Isoplètes de rendement par recrue

Modèle de BEVERTON et HOLT

Dans le modèle de BEVERTON et HOLT, l'exploitation est caractérisée par deux grandeurs : l'âge à la première capture tc et la mortalité par pêche, supposée proportionnelle à l'effort de pêche dans le cas le plus simple. Un graphique bidimensionnel où F ou f apparaît, en abscisse, et tc en ordonnée, définit tous les régimes d'exploitation possibles.

Reporter les rendements par recrue Y/R fait apparaître qu'une infinité de combinaisons (f , tc) mène à la même valeur de Y/R . Ces points sont disposés sur une ligne appelée isopète. En pratique, le rendement par recrue est calculé pour une grille de valeurs (f , tc). Les isoplètes sont tracées en interpolant. Le tracé des isoplètes facilite la perception visuelle, de même que les lignes de niveau sur une carte rendent compte du relief. La procédure est courante depuis BEVERTON et HOLT (1957)(**).

(*) En intégrant une composante économique, telle une variation du prix au kilo selon la taille des animaux, on peut aboutir à des conclusions différentes.

(**) A l'aide d'un ordinateur, on effectue les calculs correspondant au cas particulier étudié. Si ce moyen fait défaut, on peut faire appel aux tables générales, établies pour diverses valeurs de la grandeur M/K (BEVERTON et HOLT, 1966; GULLAND, 1969) (§ 1-4-1 A).

Nous en avons emprunté un exemple à LE GUEN (1971), relatif à un stock de *Pseudotolithus elongatus*, où l'unité de temps est l'année, les rendements étant exprimés en gramme par recrue.

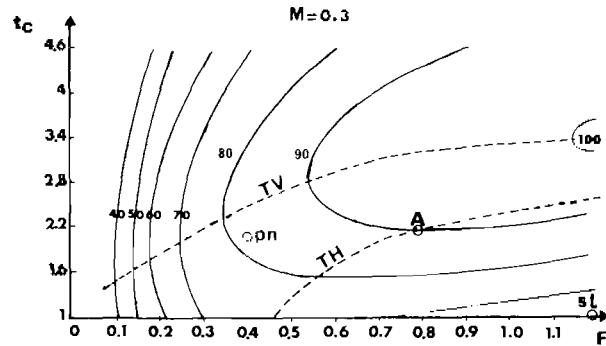


Fig. V-13

Isoplètes de rendement par recrue selon le modèle de BEVERTON et HOLT pour un stock de *Pseudotolithus elongatus*.

pn = situation en 1971 du stock de POINTE-NOIRE;
sL = situation du stock de SIERRA LEONE.

Suivre une ligne horizontale ramène aux remarques du paragraphe B. Les évolutions de Y/R selon l'effort diffèrent, selon que t_c est supérieur ou inférieur à t_{cri} , âge de biomasse maximale. On note encore que le meilleur rendement par recrue serait obtenu avec $t_c = t_{cri}$ et un effort infini. Ceci amènerait à capturer instantanément toute la cohorte à l'âge de biomasse maximale.

Pour $t_c < t_{cri}$, Y/R passe par un maximum pour un certain effort : ceci correspond par exemple au point A. En ce point, l'horizontale est tangente à l'isopète. En joignant ces différents points, on obtient un lieu géométrique regroupant des optimums d'exploitation, au sens de maximum pour Y/R. BEVERTON et HOLT (1957) parlent de **courbe eumétrique**. C'est la courbe en pointillé notée TH sur la fig. V-13. Elle joint les points déterminants pour t_c donné, la mortalité par pêche maximisant Y/R.

Se déplacer sur une ligne verticale ramène au paragraphe C. En considérant des valeurs fortes ou faibles de F la distinction entre les cas associés aux fig. V-12 a et b réapparaît. Les variations de t_c à F ou f données peuvent mettre en évidence l'existence d'un maximum. En ce point, la verticale est tangente à l'isopète. On peut rejoindre ces différents points, pour aboutir à une autre courbe eumétrique, notée TV sur la fig. V-13 (BEVERTON et HOLT, 1957). Cette courbe donne l'âge de première capture maximisant Y/R pour F donné.

Modèle exponentiel de RICKER

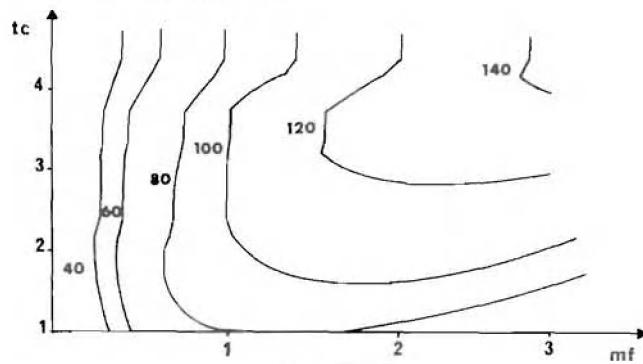
Le régime d'exploitation est associé à un vecteur mortalité par pêche. Il n'est pas très facile de se ramener à un plan définissant l'ensemble des régimes possibles. On tente pourtant de le faire, car l'avantage est évident d'une représentation sur une figure simple. Si l'on se réfère à une situation où le vecteur mortalité par pêche est (F_i) ($i = 1, n$) on peut d'abord envisager la possibilité que ce vecteur soit globalement accru ou diminué, sans que le diagramme de mortalité par pêche soit affecté. Ceci implique que le diagramme d'exploitation est conservé. Le vecteur mortalité par pêche est multiplié par un nombre, noté comme précédemment **mf** pour suivre PAULIK et BAYLIFF (1967). Le nouveau vecteur sera donc

$$(mf \times F_i) \quad i = 1, n$$

On peut aussi envisager d'annuler la mortalité par pêche pour les jeunes. Si le découpage de l'échelle des temps auquel se réfère le vecteur mortalité par pêche est $t_1, t_2, t_3 \dots, t_n$, on peut ainsi reporter l'âge à la première capture à $t_c = t_1$. Ceci annule le vecteur mortalité par pêche pour ses $i-1$ premiers termes. On peut donc caractériser un ensemble de régimes d'exploitations par un plan (mf, t_c) . Les isoplètes de rendement par recrue ou à production à recrutement constant peuvent ainsi être tracées.

La fig. V-14, adaptée comme la fig. V-13 de LE GUEN (1971), et relative au même stock, permet de comparer les résultats obtenus par les modèles de RICKER et BEVERTON et HOLT. Il est impossible,

en fait, d'exploiter le stock du dessous de deux ans. C'est à titre pédagogique qu'une prolongation des courbes entre deux et un an a été imaginée.



Rendements par recrue selon le modèle exponentiel de RICKER sur un stock (partiellement hypothétique) de *Pseudotolithus elongatus*

Ces isoplètes sont d'usage courant depuis PAULIK et BAYLIFF (1967). D'autres utilisations sont envisageables. Une réflexion plus complète pourra être trouvée chez LAUREC (1977, c) ou MESNIL (1980). L'aspect le plus important correspond aux pêcheries où deux métiers interviennent. L'exploitation peut alors être caractérisée par les multiplicateurs mf_1 et mf_2 , associés aux deux métiers. Partant d'une situation de référence où les métiers exercent respectivement les vecteurs mortalités ($F_{1,i}$) et ($F_{2,i}$), l'application des multiplicateurs mf_1 et mf_2 conduit du vecteur mortalité ($F_{1,i} + F_{2,i}$) au vecteur ($mf_1 F_{1,i} + mf_2 F_{2,i}$).

Les régimes d'exploitation peuvent être rapportés à un plan où abscisse et ordonnée correspondent respectivement aux multiplicateurs mf_1 et mf_2 . Y/R peut être calculé pour les divers couples (mf_1, mf_2) afin de tracer les isoplètes correspondantes. L'intérêt peut aussi porter sur les captures "partielles" de chaque métier. Cette application du modèle de RICKER aux pêcheries composites a été illustrée notamment par HAYASI et al. (1972); SUDA (1974), LENARZ et COAN (1975), LE GALL et al. (1975).

E) Limites et améliorations des isoplètes classiques

Modèle de BEVERTON et HOLT

Caractériser un régime d'exploitation par F et tc ne ramène pas immédiatement à des préoccupations concrètes. Souvent on souhaiterait raisonner non sur F mais sur l'effort annuel. Si q est constant, ceci ne pose pas de problèmes et implique un simple changement d'échelle. Dans le cas contraire, et notamment si q change avec la taille du stock, la question peut devenir très délicate. On doit souvent renoncer à utiliser directement l'effort annuel, pour se contenter de F .

En ordonnée, il se peut que tc soit directement contrôlable, par exemple par l'instauration d'un âge minimal des captures. Le plus souvent, cependant, c'est une caractéristique physique de l'engin, notamment un maillage, qui est modulable. Même lorsqu'une taille minimale est imposée, elle vise en général à rendre effective l'application d'une réglementation sur la maille. Le taux de survie des animaux capturés, puis rejetés parce qu'au-dessous de la taille minimale, pose trop de problèmes pour que l'on se contente de jouer sur cette taille. Dans ce contexte, il conviendrait de caractériser le diagramme d'exploitation par un critère concret, par exemple un maillage ou l'espacement des dents d'une drague, plutôt que par tc . Si la sélectivité de l'engin est voisine d'une sélectivité en fil de rasoir, en convertissant J_{50} en t_{50} , assimilé à tc , on ne commet pas de grosse erreur. Si la sélectivité est très progressive, c'est le modèle de BEVERTON et HOLT lui-même qui devient inadapté. Il faut à tout le moins faire appel au modèle de R. JONES (1961). Pour caractériser la pression subie par le stock, on doit utiliser non plus une mortalité par pêche globale, mais par exemple celle subie par une tranche d'âge et notamment la tranche pleinement vulnérable si elle existe. On peut aussi songer à utiliser un régime d'exploitation de référence par rapport auquel on fera appel à un multiplicateur. Les calculs sont un peu plus compliqués que dans le modèle strict de BEVERTON et HOLT. Ceci reste faisable et des programmes informatiques existent (de Verdelhan, comm. pers., GOHIN et LAUREC, 1981).

Modèles dits à temps discrets

Ces remarques sur le peu de sens concret de tc pour beaucoup de pêcheries restent tout à fait

fondées dans le modèle de RICKER et dans les autres modèles à temps discret. La procédure suivie par PAULIK et BAYLIFF (1967) ou GALES (in ABRAMSON, 1971) conduit à envisager des modifications du diagramme de mortalité par pêche, correspondant à une simple annulation de cette mortalité jusqu'à un âge t_c , sans altérer la suite du vecteur (F). Dans certains cas, ceci est possible. Ce ne l'est pas toujours. Dans une pêcherie au chalut, d'une sélectivité très progressive, le modèle de RICKER, avec une discréétisation fine de l'échelle des temps peut être utile, au même titre que le modèle de R. JONES (1961). Dans ce contexte, une modification du maillage entraîne une altération plus complexe du vecteur mortalité par pêche. Si l'on part d'un maillage pour calculer le vecteur mortalité par pêche correspondant à un maillage plus fort, plusieurs étapes sont nécessaires. Il faut connaître pour tout maillage les courbes de sélectivité qui se réfèrent en général à la longueur. On déterminera pour chaque longueur la sélectivité relative du nouveau maillage par rapport à l'ancien, donnée par le rapport des sélectivités absolues. La courbe de croissance indiquera l'âge auquel il faut rapporter cette sélectivité relative. On multipliera l'ancienne mortalité par pêche par ce facteur pour obtenir, à effort égal, la nouvelle mortalité par pêche. Ceci ne pouvant être fait pour chaque âge, il convient de suivre un schéma de discréétisation fin et d'utiliser des valeurs moyennes sur chaque intervalle. Là encore, les calculs sont un peu plus longs que dans la procédure classique, mais restent possibles (GOHIN et LAUREC, 1981).

Prévisions portant sur d'autres grandeurs que Y/R

Quel que soit le modèle utilisé, si le recrutement R est connu, il peut être utile de calculer non Y/R mais la production moyenne $(Y/R) \times R$.

Il peut également être utile de prévoir les p.u.e. qui intéressent directement le pêcheur et la rentabilité de la pêcherie. SUDA (1974) parle à ce propos d'**isoquantes**. Si capturabilité et recrutement sont constants et connus, c'est chose facile. Au pire, les rendements par recrue seront calculés puis divisés par F (BEVERTON et HOLT) ou mf (RICKER et autres modèles à temps discrets). Les grandeurs ainsi obtenues, inutilisables dans l'absolu, présentent des variations relatives analogues à celles des p.u.e.

I-5-2. - SIMULATION ET SITUATIONS DE TRANSITION

Les concepts de rendement par recrue à l'équilibre ont connu un succès certain. Ils permettaient que les calculs soient faits une fois pour toutes, ce qui, en l'absence d'ordinateur, était capital. Ils demeurent un bon outil pour discuter à long terme de la gestion d'une pêcherie. Mais la pratique amène constamment des problèmes ne relevant pas de conditions d'équilibre. Le recrutement varie et il faudrait gérer, non pas une cohorte moyenne, mais par exemple deux cohortes successives, l'une squelettique, l'autre pléthorique. D'autre part, la mortalité par pêche peut varier d'une année sur l'autre, par l'installation, l'expansion, le déclin ou le retrait d'une composante de la pêcherie. Il est on ne peut plus souhaitable de prévoir l'impact de tels événements. Par ailleurs, si la décision est prise de modifier l'effort ou l'âge de la première capture, avant que l'on parvienne aux rendements par recrue correspondant au nouvel équilibre, un délai s'écoule. Sur le thon rouge, de longévité importante, le délai de réponse excède dix ans (CADDY et al., 1975; PARKS, 1976).

On parle souvent de modèle de simulation. En fait, c'est plus une technique qu'un modèle. Cette technique peut se greffer sur le modèle de BEVERTON et HOLT, sur celui de RICKER ou sur tout autre. Bien que BEVERTON et HOLT (1957) aient eux-mêmes indiqué quelques calculs en situation de transition, c'est surtout le modèle de RICKER qui a donné naissance à de nombreuses simulations. On trouvera une introduction à ce sujet chez FONTENEAU (1977), une illustration relativement détaillée chez FRANCIS (1974,a) ou FONTENEAU (1975), une réflexion fouillée chez LAUREC (1977, c).

Les techniques de simulation classiques opèrent selon un pas de temps. Les calculs sont effectués de proche en proche. Au début du premier intervalle, la structure démographique est donnée. La mortalité par pêche sur cet intervalle est supposée constante pour chaque groupe d'âge. Des formules données précédemment on déduit sur chaque groupe les captures et l'effectif survivant à l'issue de ce premier intervalle. On en déduit la structure démographique au début du second intervalle, en intégrant au besoin le recrutement. Il est ainsi possible de poursuivre les calculs, du moins tant que le recrutement à attendre est connu. Ce dernier point montre l'intérêt, pour une prévision à court terme, d'une connaissance de l'importance des cohortes non encore entrées dans la phase exploitée. Faute de cette connaissance, on admet souvent un recrutement moyen, mais ceci limite l'intérêt des prévisions.

II. - INTÉGRATION COMPLÈTE DU CYCLE VITAL

II-1. - RELATIONS STOCK-RECRUTEMENT

II-1-1. - RÉGULATION D'UNE POPULATION ET MÉCANISMES COMPENSATOIRES

L'habitude s'est prise de raisonner en termes de rendement par recrue, en considérant le recrutement comme indépendant de toute action de gestion de la pêcherie. Ceci ne peut être qu'une première approximation. Elle suppose le recrutement indépendant de la biomasse des géniteurs (*). Ceci choque peut-être le sens commun, qui voudrait que le nombre de jeunes soit proportionnel à l'abondance des géniteurs ou plutôt à la **biomasse féconde**, *poids total des femelles adultes*. Ce même sens commun voudrait encore que, si le recrutement varie, la biomasse féconde (spawning biomass) varie dans les mêmes proportions. BEVERTON et HOLT (1957) remarquent judicieusement qu'une telle mécanique simple est écologiquement impossible. Pour le prouver supposons un moment qu'elle soit vraie. Soit alors **BF** la biomasse féconde, **R** le recrutement. $BF = \lambda R$, λ étant une constante. Si le recrutement est proportionnel à **BF**, en retour, $R = \mu BF$, μ étant une autre constante. Que survienne une modification climatique, ou un prédateur diminuant le taux de survie des adultes, et, à recrutement égal, **BF** est réduit à $(a \lambda R)$, avec par exemple $a = 9/10$. Partons donc de l'équilibre avec BF_0 et R_0 . L'introduction de la modification amène à l'étape suivante la biomasse féconde $BF_1 = a BF_0$, qui entraînera un recrutement

$$R_1 = a R_0.$$

Par suite

$$BF_2 = a (\lambda R_1) = a B F_1 = a^2 B F_0.$$

De façon générale, après n étapes, la biomasse féconde est

$$BF_n = a^n B F_0.$$

Le stock court à son extinction. Des espèces obéissant à ce type de mécanique auraient été éliminées par l'évolution.

On est donc conduit à admettre des mécanismes de régulation, dits **mécanismes "compensatoires"** (compensatory mechanisms). Ces mécanismes permettent de compenser, au moins partiellement, une diminution de **BF**. Ils font dépendre les phénomènes élémentaires : croissance, mortalité, reproduction, de la taille de la population ("density dependent phenomena"). Comme l'expose R. JONES (1977), la régulation peut être envisagée à deux stades : entre recrutement et ponte, ou en aval de la ponte. Dans le premier cas, une diminution de la taille du stock fait diminuer la mortalité naturelle, ou accélère la croissance ou la maturation, voire joue sur le taux de réussite des fécondations. Au deuxième stade, le taux de survie des œufs, larves et juvéniles, dépend soit de leur propre densité, soit de celle des adultes (HARRIS, 1975).

Bien qu'il ne faille pas systématiser, l'accent est le plus souvent mis sur le second stade où CUSHING (1973, 1977) distingue trois mécanismes possibles : concentration des prédateurs ou cannibalisme, manque de nourriture durant un stade critique, ralentissement de la croissance sur des périodes délicates. Il faut y ajouter pour certains animaux benthiques des problèmes de compétition spatiale. Des modèles précis ont été présentés (R. JONES, 1973). Des combinaisons complexes des divers mécanismes ont été envisagées (HARRIS, 1975).

II-1-2. - LES COURBES CLASSIQUES

La **biomasse féconde** ou **fécondité totale** (**) sera encore notée **BF**. Dans sa définition la plus simple, c'est le *poids total des femelles sexuellement mûres au moment de la ponte, ou l'intégrale de ce poids sur la période de ponte*. Une certaine ambiguïté apparaît. Il est difficile de s'assurer que la maturité est effective, quand des phénomènes compensatoires interviennent au niveau de la maturation. On pourrait alors distinguer entre biomasse potentiellement féconde et biomasse effectivement féconde. En fait, les courbes classiques sont utilisables dans les deux cas. La distinction n'est pas toujours inutile. Lorsqu'elle s'impose et qu'une régulation intervient au niveau de la maturation, la

(*) On parlera du stock des géniteurs, ce qui donne un nouveau sens au mot stock.

(**) Pour les biologistes la fécondité est une mesure de la capacité de reproduction. Au niveau d'un stock, il est possible, selon le degré de connaissance, de se référer à des mesures plus ou moins directes, allant du nombre d'œufs susceptibles d'être émis (FONTANA et LE GUEN, 1969), à la biomasse d'animaux sexuellement adultes (GULLAND, 1977, a), en passant par la biomasse des femelles au stade de maturité le plus avancé (SUDA, 1966).

relation globale lie le recrutement à la biomasse potentiellement féconde et intègre les mécanismes compensatoires "amont", ceux qui modifient la fécondité effective *selon la biomasse potentiellement féconde* et les mécanismes "aval".

En rapportant le recrutement à la seule biomasse féconde des femelles, on exclut que l'abondance des mâles puisse être un facteur limitant. Ce ne sera peut-être pas toujours le cas, notamment pour les espèces progréniques, et les raisonnements doivent être adaptés au stock.

Ces préliminaires posés, une **relation stock-recrutement** est une fonction Ψ qui prédit, à partir d'une biomasse féconde BF , un recrutement $R = \Psi(BF)$. En l'absence de tout mécanisme compensatoire $R = \mu BF$, ou $\frac{R}{BF} = \mu$, μ étant une constante. Les mécanismes de régulation font augmenter $\frac{R}{BF}$ quand BF diminue, mécanisme assurant au stock une robustesse. Avec CLARK (1977,b) on peut suivre ces variations selon les modèles courants.

Le recrutement ayant nécessairement une limite supérieure, même si BF devient très grand, R/BF doit tendre vers zéro lorsque BF s'accroît. R/BF a aussi une limite finie lorsque BF tend vers zéro. Plusieurs courbes simples ont été proposées, l'une par BEVERTON et HOLT (1957) :

$$(1) \quad \frac{R}{BF} = \frac{1}{\alpha BF + \beta}$$

l'autre par RICKER (1954), correspondant à une régulation plus forte :

$$(2) \quad \frac{R}{BF} = a e^{-b BF}$$

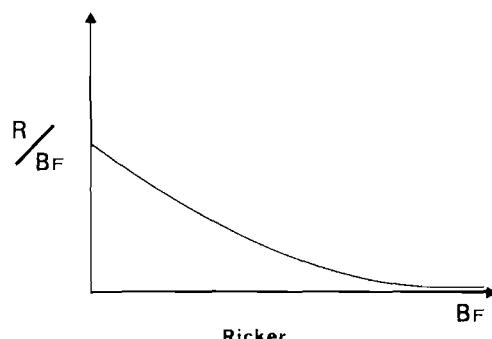
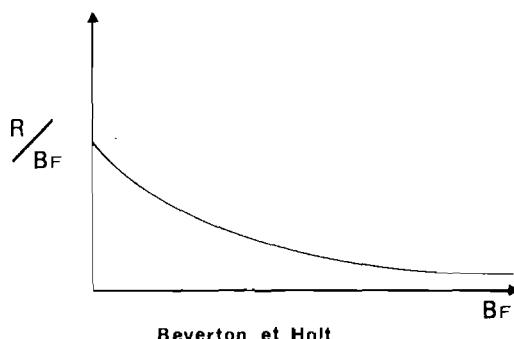


Fig. V-15

Évolution de R/BF selon BF pour les relations de BEVERTON et HOLT et RICKER.

Les relations stock-recrutement entre R et BF s'écriront :

$$(3) \quad R = \frac{BF}{\alpha BF + \beta} \quad (\text{BEVERTON et HOLT})$$

$$(4) \quad R = a BF e^{-b BF} \quad (\text{RICKER})$$

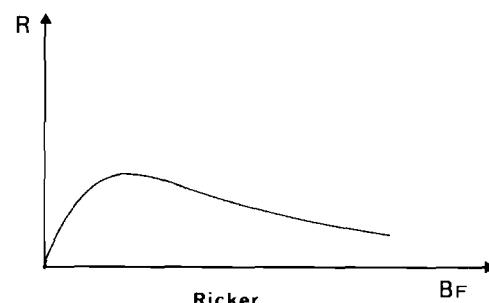
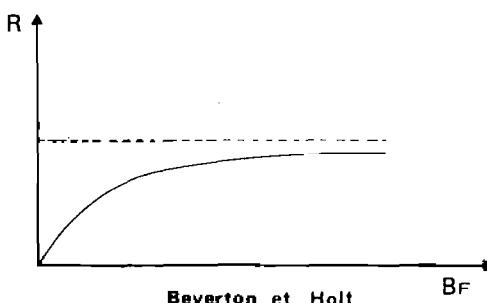


Fig. V-16

Relations stock-recrutement selon BEVERTON et HOLT et RICKER.

II-1-3. - COURBES NOUVELLES

A) Relation de SHEPHERD (*) (sous presse)

SHEPHERD a proposé une relation comportant un degré de complexité supplémentaire, où trois paramètres apparaissent, avec des notations à vrai dire différentes de celles que nous avons adoptées.

$$(1) \quad R = \frac{B_F}{1 + \left(\frac{B_F}{K} \right)^\gamma}$$

— Aux notations près pour $\gamma = 1$ la relation de BEVERTON et HOLT réapparaît.

— Quand $\gamma < 1$, la régulation du stock est moins forte : $\frac{R}{B_F}$ croît plus lentement quand B_F

diminue. Par ailleurs, quand B_F devient très grand, R croît indéfiniment au lieu de tendre vers une valeur asymptotique, comme dans la relation de BEVERTON et HOLT. Dans la pratique, B_F n'est jamais très grand mais la différence d'allure des courbes apparaît (fig. V-17). L'allure de la courbe obtenue pour $\gamma = 0,5$ rappelle une relation stock-recrutement suggérée par CUSHING (1971).

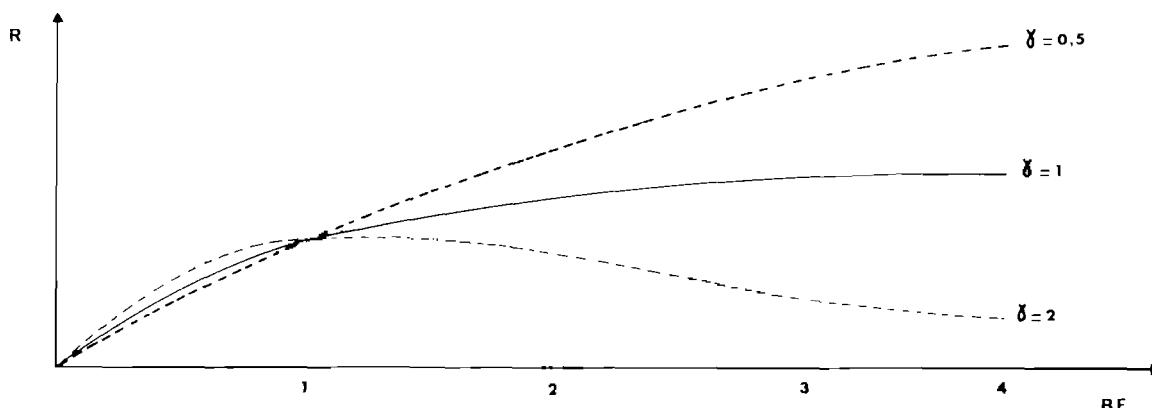


Fig. V-17
Relation stock-recrutement selon SHEPHERD, pour trois valeurs de γ .

— Quand $\gamma > 1$ la régulation est plus forte que dans la relation de BEVERTON et HOLT. Ceci se traduit par l'existence d'un dôme dans la relation stock-recrutement. Pour $\gamma = 2$ apparaît ainsi une courbe très voisine de celle obtenue par la relation de RICKER.

La relation proposée par SHEPHERD paraît promise à un bel avenir, car elle couvre des situations très différentes. Même si mathématiquement ce n'est pas tout à fait vrai, dans la pratique, elle offre une généralisation des relations classiques de BEVERTON et HOLT et RICKER.

B) Phénomènes "dépensatoires"

Les relations stock-recrutement classiques, discutées dans le paragraphe B, mettent l'accent sur les phénomènes compensatoires : R/BF augmente lorsque BF diminue, ce qui constitue un mécanisme d'autorégulation. Cette vue optimiste n'est pas nécessairement en concordance avec les faits. On commence à envisager pour nombre de stocks qu'en dessous d'un certain niveau, R/BF ne puisse plus augmenter et tends, au contraire, à diminuer. En amont de la ponte, on peut ainsi songer à des difficultés de fécondation, lorsque la faible densité de la population rend problématique les rencontres entre mâles et femelles (FOX, 1973). En aval, si les prédateurs tendent à prélever une quantité constante d'œufs ou de larves, ceci se traduit par un taux de survie réduit quand leur effectif diminue. Cette fois, il n'est plus question d'autorégulation, mais au contraire d'auto-accélération du déclin d'un stock. Les Anglo-saxons emploient à ce propos l'expression "depensatory mechanisms", par opposition aux méca-

(*) Une autre relation stock-recrutement peut être trouvée chez DE ANGELIS et CHRISTENSEN (1979), peut-être plus facile à justifier, mais mathématiquement plus complexe. MAC CALL (1980, b) a suggéré une généralisation de la courbe de RICKER qui peut être utile en introduisant le paramètre supplémentaire c pour écrire : $R = a B_F e^{-b B_F^c}$. Le cas usuel correspond à $c = 1$.

nismes compensatoires. Ces mécanismes "dépensatoires" viennent amplifier l'effet sur le recrutement d'une diminution de la biomasse féconde.

De façon très schématique, les variations de R/BF selon BF comportent donc deux parties, séparées par un seuil, où R/BF est maximal (fig. V-18).

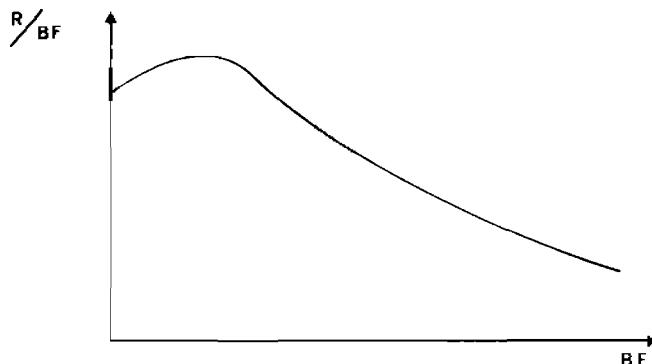


Fig. V-18

Variation de R/BF selon BF quand les mécanismes dépensatoires sont prépondérants aux bas niveaux du stock.

Dans la relation stock-recrutement proprement dite un point d'inflexion apparaît dans la partie gauche (fig. V-19).

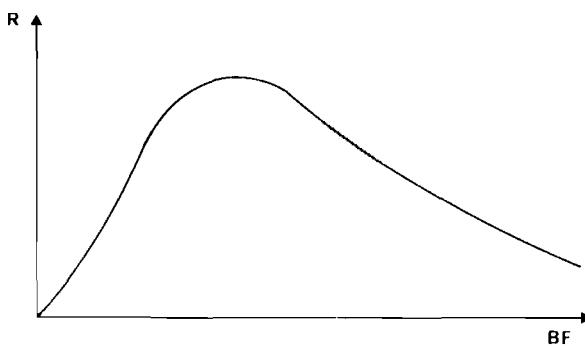


Fig. V-19

Relation stock-recrutement présentant un point d'inflexion aux bas niveaux du stock.

Il est probable que, dans les années à venir, on évoquera de plus en plus souvent de telles relations. A titre d'exemple, une formulation, modifiant la relation de RICKER peut être trouvée chez LAUREC et al. (1980). Des courbes d'allure encore plus compliquées ont été suggérées et verront peut-être leur importance se développer sur des cas particuliers. Ainsi, PETERMAN (1977), faisant suite à RICKER (1954), utilise des courbes présentant plusieurs points d'inflexion.

II-2. - MODÈLES AUTORÉGÉNÉRANTS

L'habitude s'est prise de raisonner à recrutement constant. Il peut être plus judicieux de raisonner en considérant le recrutement comme incontrôlable, c'est-à-dire essentiellement indépendant de la taille du stock parental (LAUREC, 1977,b). Qu'il existe une variabilité naturelle du recrutement par-delà une valeur moyenne n'interdit pas les raisonnements traditionnellement présentés comme liés à une constance du recrutement. Maximiser les rendements par recrue constitue une manière de tirer le meilleur parti d'un recrutement, quelle que soit son importance et ceci qu'il varie ou non d'une année sur l'autre, bien entendu si le critère de maximisation des captures est retenu (*). Ceci n'a de sens que si le recrutement est réellement indépendant de toute mesure de réglementation de la pêcherie. On peut ainsi résoudre le problème de **surexploitation liée à la croissance** pondérale des individus, (growth overfishing) (CUSHING, 1973). Il demeure déraisonnable de nier la possibilité que le recrutement puisse être affecté par la raréfaction du stock, induite par une exploitation intense, (**surexploitation liée au**

(*) Ceci ne sera pas vrai en termes commerciaux dès lors que le prix des poissons présente une certaine élasticité, ni même si l'on envisage un régime d'exploitation qui puisse varier d'une année sur l'autre.

recrutement, "recruitment overfishing"). La variabilité naturelle du recrutement vient compliquer le problème, car elle rend difficile la démonstration d'une diminution systématique du recrutement. Comme le note GULLAND (1977, b), il y a risque que l'on doive attendre plusieurs années pour en obtenir une preuve convaincante et qu'alors, la situation soit déjà extrêmement dégradée. De façon générale, quand on échoue à démontrer l'existence d'un problème lié au recrutement, il est très dangereux d'en déduire que l'on peut ignorer cette éventualité. Les scientifiques furent parfois bien près de suivre cette regrettable pente (CUSHING, 1973). A terme, l'avenir appartient aux *modèles autorégénérants qui intègrent la totalité du cycle vital, en ajustant les deux pièces du puzzle correspondant respectivement à la phase recrutée et aux relations stock-recrutement*

Nous étudierons des modèles autorégénérants simples, combinant un modèle classique décrivant la phase recrutée (BEVERTON et HOLT ou RICKER) et une relation stock-recrutement. Il est ainsi supposé que croissance et mortalité naturelle ne dépendent pas de la taille du stock (*). Pour simplifier, on supposera que la maturation n'est pas non plus affectée par la densité. Il serait possible de tourner cette difficulté en considérant que l'on traite de fécondités potentielles.

II-2-1. - FÉCONDITÉ PAR RECRUE (OU BIOMASSE FÉCONDE PAR RECRUE)

Disposant d'un modèle décrivant la phase recrutée, complété d'une relation entre âge et fécondité, on peut calculer la fécondité totale développée par une cohorte au long de son existence. Soit comme précédemment $N(t)$ l'effectif de la cohorte à l'instant t , $W(t)$ le poids individuel. La fécondité correspondante dépend encore du sex ratio $SR(t)$, si l'on n'a pas déjà limité l'étude aux femelles, et d'un coefficient traduisant l'état de maturité de la cohorte noté $O(t)$. Ce coefficient donne la conversion entre le poids d'une femelle et sa fécondité. C'est une grandeur liée au rapport gonado-somatique lorsque l'on dispose de données fines. On doit parfois se contenter de choisir $O(t) = 0$ avant l'âge de maturité sexuelle, $O(t) = 1$ au-delà. Toutefois, un facteur saisonnier lié aux périodes de reproduction intervient souvent.

Si la ponte a lieu aux instants (t_i) $i = 1, n$, la fécondité totale BF développée par une cohorte au long de son existence est donnée par :

$$(1) \quad BF = \sum_{i=1}^n N(t_i) W(t_i) SR(t_i) O(t_i)$$

Il se peut que la ponte, loin d'être ponctuelle dans le temps, s'étale sur des périodes longues. Sur un intervalle (t_i, t_{i+1}) , la fécondité développée Fec_i est alors :

$$(2) \quad Fec_i = \int_{t_i}^{t_{i+1}} N(t) W(t) SR(t) O(t) dt$$

et globalement,

$$(3) \quad BF = \sum_i \int_{t_i}^{t_{i+1}} N(t) W(t) SR(t) O(t) dt$$

Si $O(t)$ et $SR(t)$ sont constants et respectivement égaux à O_i et SR_i , la formule (2) se simplifie pour devenir :

$$(4) \quad Fec_i = O_i SR_i \int_{t_i}^{t_{i+1}} N(t) W(t) dt$$

La biomasse moyenne sur l'intervalle est, par définition :

$$\bar{B}_i = \frac{1}{t_{i+1} - t_i} \int_{t_i}^{t_{i+1}} N(t) W(t) dt$$

(*1) On trouve chez BEVERTON et HOLT (1957) un modèle autorégénérant intégrant un lien entre taille du stock et croissance.

et par suite :

$$(5) \quad F_{ec_i} = O_i S_{R_i} \bar{B}_i (t_{i+1} - t_i)$$

Si sur l'intervalle (t_i, t_{i+1}) , la mortalité par pêche est constante et égale à Y_i , la capture en poids F_i sur cet intervalle est donnée par :

$$Y_i = F_i (t_{i+1} - t_i) \bar{B}_i$$

comme l'a démontré le paragraphe I-1-3 C (équation (1)).

Ceci conduit à :

$$(6) \quad F_{ec_i} = O_i S_{R_i} \frac{Y_i}{F_i}$$

Les formules de production (*), qui donnent les Y_i captures pondérales sur un intervalle, permettent donc simplement de calculer la fécondité développée sur ce même intervalle. La relation (6) peut même être utilisée si $F_i = 0$, car en explicitant F_i dans les formules de production, des simplifications interviennent. La formule globale obtenue tolère que F_i soit nul.

Il est donc inutile de redonner les formules donnant les F_{ec_i} dans le cadre de tous les modèles classiques. Quelques exemples suffiront.

Dans le cadre du modèle de BEVERTON et HOLT, si l'âge de première reproduction est tf , supposé supérieur à tc , si $O(t)$ est nul en deçà, égal à 1 au-delà, si S_R est constant, de même que tous les autres paramètres, la fécondité totale est donnée par

$$(7) \quad B_F = S_R W_\infty R e^{-M(tf-tr)} - F(tf-tc) \left(\sum_{n=0}^3 \Omega_n \frac{e^{-nK(tf-t_0)}}{Z + nK} \right)$$

Les notations sont celles du § I-2. B_F peut ainsi, moyennant une adaptation, être calculée à l'aide des tables de rendement par recrue.

Dans le cadre du modèle exponentiel de RICKER, si les taux de croissance et de mortalité sur l'intervalle sont G_i et Z_i , on obtient :

$$(8) \quad F_{ec_i} = \frac{O_i S_{R_i}}{G_i - Z_i} (B(t_{i+1}) - B(t_i))$$

Si $O(t)$ et $S_R(t)$ varient, une discréétisation de l'échelle des temps, qui les suppose constants sur de petits intervalles, permet de se ramener aux formules précédentes.

Le cumul des fécondités développées sur les diverses périodes de reproduction donne la fécondité totale, développée par une cohorte au long de son existence. L'intérêt de cette notion est accru par un résultat d'équivalence, analogue à celui présenté à propos de la production, et qui peut se démontrer aussi facilement : si recrutement et effort sont constants, la fécondité totale développée par une cohorte au long de son existence est égale à la fécondité développée sur une année par l'ensemble des cohortes.

Suivant en cela l'idée développée par SUDA (1966), LE GUEN (1971), on peut comme pour la production ramener ceci à une recrue. Ceci conduit à la notion très importante de **fécondité par recrue** (**). B_F/R .

Si croissance, mortalité, maturation ne dépendent pas de la taille du stock, si la fécondité par recrue est $\lambda = BF/R$ et le recrutement R supposé constant, la fécondité développée chaque année par le stock est égale à λR . Souvent, la fécondité par recrue absolue n'est pas directement utile. Il faut la

(*) § I-2-3, I-3-5, I-4-1 A, I-4-2 B et I-4-2 D.

(**) Les anglophones parlent plus volontiers de "spawning biomass per recruit". La traduction littérale de "fecundity per recruit" risque d'être mal comprise de certains.

comparer à celle d'un stock vierge, pour définir des fécondités par recrue relatives, variant de 1 à 0 selon l'exploitation.

Un dernier point doit être signalé : un sex-ratio éventuellement variable selon le temps a été utilisé. La possibilité de traiter séparément les femelles a aussi été évoquée. Il peut être très important de bien prendre en compte ces questions et d'éviter d'utiliser un modèle couvrant mâles et femelles, avec un sex-ratio constant. Ceci est particulièrement vrai si les femelles sont plus vulnérables, au moins dans certaines phases. Utiliser un modèle moyen peut amener à sous-estimer l'impact de la pêche sur la fécondité.

II-2-2. - DÉTERMINATION DU RECRUTEMENT ÉQUILIBRÉ

Soit un stock en état d'équilibre, où recrutement et effort sont constants. Connaissant la fécondité par recrue λ , correspondant à un régime d'exploitation, et la relation stock-recrutement, il est possible de calculer le **recrutement équilibré**. Soit donc la relation stock-recrutement $R = \varphi(BF)$. A l'équilibre, cette fécondité totale est encore égale à λR . On aboutit donc à l'équation

$$BF/\lambda = \varphi(BFe) \text{ où l'inconnue est } BFe, \text{ fécondité totale à l'équilibre.}$$

BFe ayant été déterminée, le recrutement équilibré Re est donné par la relation $Re = \varphi(BFe)$.

Ceci peut être représenté graphiquement (fig. V-20) en ajoutant à une courbe stock-recrutement, notée $BF \rightarrow R$ sur le graphique, la droite qui, en retour, donne la fécondité $BF (= \lambda R)$ à partir du recrutement, notée $R \rightarrow BF$.

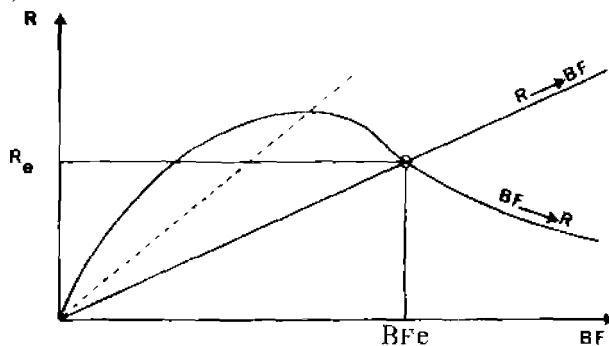


Fig. V-20
Détermination graphique du recrutement équilibré.

La situation d'équilibre correspond à l'intersection des courbes $BF \rightarrow R$ et $R \rightarrow BF$. Avec les relations stock-recrutement classiques, où $\frac{R}{BF}$ décroît de façon monotone quand BF augmente, on montre que cet équilibre est stable (GULLAND, 1977, a). Intuitivement, ceci peut être conforté par une étude graphique, à partir de la fig. V-20, en partant d'une valeur de BF voisine de celle d'équilibre. Ce n'est plus nécessairement vrai quand on utilise des relations stock-recrutement où un (ou des) point d'inflexion apparaît sur la partie gauche. Des équilibres instables peuvent apparaître (CLARK, 1974; GULLAND, 1977, a; PETERMAN, 1977; LAUREC et al., 1980; LAUREC, 1979, 1980).

Sur la fig. V-20, outre la droite en traits pleins, une droite en pointillé est portée. Elle correspond à une exploitation plus intense, ou un âge de première capture plus faible, réduisant la fécondité par recrue. Une autre situation d'équilibre apparaît, avec notamment une fécondité totale plus faible.

Connaissant la fécondité par recrue λ , la relation stock-recrutement, la détermination du recrutement équilibré Re peut donc se faire graphiquement, en se fondant sur la fig. V-20. Des procédés plus élaborés peuvent être trouvés chez SUDA (1966), PAULIK (1973), LAUREC (1977, b; 1979). Avec les relations stock-recrutement courantes, le calcul explicite est facile. On peut, en effet, résoudre l'équation $\frac{BFe}{\lambda} = \varphi(BFe)$ présentée au début de ce paragraphe.

$$\text{Si } R = \frac{BF}{\alpha BF + \beta} \quad (\text{BEVERTON et HOLT}) \quad (1) \quad Re = \frac{1}{\alpha} (1 - \beta/\lambda)$$

$$\text{Si } R = a BF e^{-b BF} \quad (\text{RICKER}) \quad (2) \quad Re = \log(\lambda a) / (\lambda b)$$

$$\text{Si } R = \frac{H BF}{1 + \left(\frac{BF}{K}\right)^{\gamma}} \quad (\text{SHEPHERD}) \quad (3) \quad Re = \frac{K}{\lambda} (H\lambda - 1)^{1/\gamma}$$

Dans tous les cas, on vérifie que la fécondité par recrue ne doit pas tomber en-dessous d'un seuil. Ce seuil est associé au cas où la droite $R \rightarrow BF$ est tangente à l'origine de la courbe $BF \rightarrow R$. En deçà, il n'y a plus de recrutement équilibré possible : l'extinction est inéluctable à terme. Le seuil est facile à identifier dans les formules précédentes : selon que l'on fait appel aux relations de BEVERTON et HOLT, RICKER ou SHEPHERD, la fécondité par recrue minimale pour assurer la survie du stock sera

$$\beta, \frac{1}{a} \text{ ou } \frac{1}{H}.$$

II-2-3. - PRÉVISIONS

A) A l'équilibre

A l'équilibre, calculant selon les formules antérieures la production par recrue, déterminant la fécondité par recrue pour en déduire le recrutement équilibré Re , on obtient directement la production équilibrée Ye :

$$(1) \quad Ye = (Y/R) Re$$

Il est facile, lorsque l'on envisage des variations d'effort, de tracer la courbe reliant la production équilibrée Ye à f , ou la p.u.e., Ye/f , à f . On peut de même envisager des modifications de l'âge à la première capture tc . En ramenant les régimes d'exploitation à deux paramètres, f et tc , ou deux multiplicateurs mf_1 et mf_2 , on aboutit comme précédemment à des systèmes d'isoplètes.

Il peut être intéressant d'isoler les variations de recrutement équilibré pour étudier l'impact de variations de l'effort ou de l'âge à la première capture. On pourra, à ce propos, trouver chez LAUREC (1977, b) quelques détails.

Les variations de fécondité par recrue méritent elles aussi un examen particulier. Sans même faire appel à une relation stock-recrutement précise qui, en fait, est le plus souvent très difficile à déterminer, il peut être très utile de savoir qu'une certaine forme d'exploitation va faire dramatiquement chuter la fécondité par recrue. A titre d'exemple, nous avons emprunté à LE GUEN (1971) un tracé d'isoplètes, relatives à la fécondité par recrue de *Pseudotolithus elongatus* (fig. V-21).

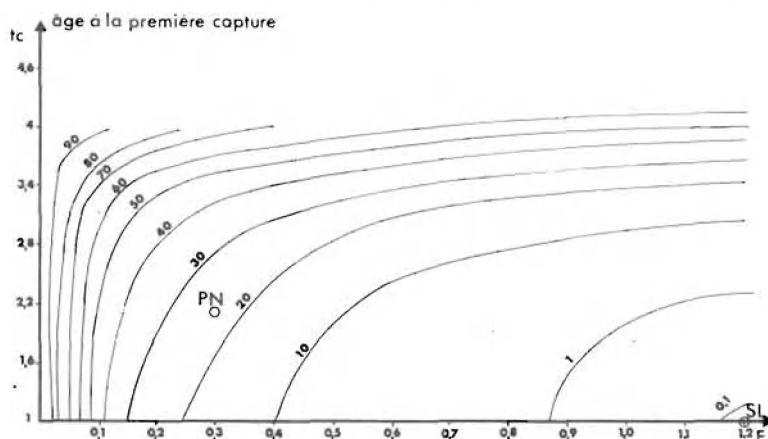


Fig. V-21

Isoplètes de fécondité par recrue relative pour un stock de *Pseudotolithus elongatus*.
PN = stock de POINTE-NOIRE; SL = stock de SIERRA-LEONE.

Le fait que la fécondité par recrue, comparée à celle du stock vierge, soit descendue au niveau 0,001, expliquerait l'effondrement de la pêcherie du Sierra Leone (d'après LONGHURST in LE GUEN, 1971). Au Congo, en revanche, le recrutement est resté sensiblement constant, alors que la fécondité par recrue relative ne descendait qu'au voisinage du niveau 0,20.

B) Situations de transition et simulation

Lorsque l'effort varie, les délais nécessaires pour atteindre le nouvel état d'équilibre, s'il existe, sont généralement plus longs qu'avec des modèles non-autorégénérants. Ceci ne peut qu'accroître l'intérêt de simulations (RICKER, 1977). Elles procèdent des mêmes techniques. Les calculs sont toutefois légèrement compliqués. Il faut suivre l'évolution de la fécondité totale, dont on déduit le recrutement qui entrera dans la phase exploitable avec un délai tr , âge de recrutement. On pourra trouver chez WALTERS (1969), LAUREC (1977, c) des détails sur ce sujet.

II-2-4. - MODÈLES GLOBAUX ET STRUCTURAUX

A) Liens théoriques

Dans l'approche globale, le stock est supposé capable de « réagir » à une pression de pêche par une augmentation de sa productivité, définie ici comme la composante naturelle de la production par unité de poids, $\frac{1}{B} \frac{dB}{dt}$. Cette adaptation peut se faire selon quatre voies :

- modification des structures démographiques : lorsque la pêche raréfie les vieux individus, comme les jeunes individus ont une productivité plus élevée, l'accroissement de leur proportion accroît la productivité globale;
- accroissement de R/BF, recrutement émis par unité de biomasse féconde;
- augmentation de la croissance individuelle. Ce phénomène est à rapprocher de la compétition trophique. Il fut décrit par BEVERTON et HOLT (1957) sur des populations dont la croissance s'est ralentie pendant la guerre : la pêche n'étant plus pratiquée, la densité des stocks avait augmenté;
- diminution de la mortalité naturelle. Ceci est concevable en théorie en raison du mécanisme connu de concentration des prédateurs, d'un ralentissement de la croissance entraînant un maintien dans les tailles vulnérables ou du risque accru de propagation des épidémies lorsque la densité des animaux est élevée. C'est beaucoup plus difficile à quantifier. Par ailleurs, on tend à penser qu'au-delà des premiers âges, la mortalité naturelle serait moins flexible (CUSHING, 1975, b). ILES (1980) suggère même de définir l'âge de recrutement comme celui à partir duquel les phénomènes biologiques ne dépendent plus de la densité.

Les phénomènes essentiels sont les deux premiers. En utilisant un modèle structural autorégénérant, on peut définir une relation à l'équilibre entre captures totales et intensité de pêche globale. Suivant en cela SCHAEFER et BEVERTON (1963), SCHAFER (1968), on peut comparer cette courbe avec celle d'un modèle global généralisé. Une étude détaillée montre que la partie gauche de la courbe du modèle global correspond essentiellement aux modifications des structures démographiques et recouvre souvent, à l'origine, une simple courbe de production à recrutement constant. La partie droite de la courbe est essentiellement affectée par la façon dont varie, ou ne varie pas, le recrutement. Ceci dépend à la fois de l'âge à la première capture par rapport à l'âge d'acquisition de la maturité sexuelle et de la relation stock-recrutement.

B) Utilisation pratique des deux types de modèles

L'approche structurale apporte un outil plus puissant, capable de répondre à un plus grand nombre de questions. On avance parfois la capacité de l'approche globale à tout prendre en compte et surtout les relations stock-recrutement. En fait, l'incertitude sur la valeur de m dans le modèle global généralisé correspond à une incertitude sur la relation stock-recrutement. Lorsque celle-ci est connue, on peut très bien l'utiliser selon l'approche structurale dans un modèle autorégénérant.

Le vrai problème de l'approche structurale est celui des connaissances qu'elle exige. Il faut pouvoir déterminer l'âge des animaux pour préciser la croissance, estimer les coefficients de mortalité. L'approche globale s'impose lorsqu'il est trop difficile, voire impossible, de déterminer la croissance et les structures démographiques. Il en va de même lorsque la couverture statistique de la pêcherie ne permet pas de disposer d'échantillonnages biologiques : mensuration, lecture de pièces dures. En revanche, lorsque l'on peut avoir accès à ces données et connaissances, pour parvenir très vite à un diagnostic sur l'état d'un stock, sans attendre de longues séquences, l'approche structurale est essentielle. L'approche globale n'exige certes pas de connaissances très fines, mais elle ne peut non plus les utiliser directement.

III. - HYPOTHÈSES ET DÉVELOPPEMENTS DES MODÈLES

Les modèles sont des outils de décision. Les décisions qu'ils suggèrent se montrent souvent robustes vis-à-vis de l'écart aux différentes hypothèses. Un certain empirisme est nécessaire, qui conduit à ne pas accorder d'importance exagérée aux imperfections des modèles. Ceci ne doit pas conduire à les oublier. Il est important de savoir dans quelle direction elles peuvent altérer les conclusions. Il peut être nécessaire d'abandonner certaines hypothèses abusivement simplificatrices, pour bâtir des modèles plus adaptés. C'est pourquoi nous discuterons successivement et les hypothèses et les tentatives de prolongement des modèles.

III-1. - HYPOTHÈSES D'ISOLEMENT ET D'HOMOGÉNÉITÉ

III-1-1. - ISOLEMENT

Le rôle de cette hypothèse est facile à cerner : on ne prend pas en compte, hormis éventuellement au niveau du recrutement, de possibles phénomènes de migration assurant des échanges entre le stock étudié et d'autres groupes de poissons. Le problème est différent selon que l'on utilise ou non des modèles autorégénérants : pour la production d'une cohorte émigration équivaut à mortalité. Ce n'est pas vrai au niveau de la reproduction. Par ailleurs, un stock isolé pour la phase recrutée peut être lié pour la reproduction à d'autres ensembles.

III-1-2. - HOMOGÉNÉITÉ

Cette hypothèse est plus complexe. Elle comporte un double aspect, précédemment souligné : brassage et uniformité des caractéristiques. Par ailleurs, elle aussi joue différemment selon que l'on considère uniquement la phase recrutée ou, qu'au contraire, on intègre les problèmes du renouvellement des générations. Il peut y avoir homogénéité avec brassage au moment de la reproduction, puis divergence dans le destin ultérieur.

Il est ainsi concevable, sinon vraisemblable, mais non démontré, que les anguilles (*Anguilla vulgaris*) pêchées dans deux rivières voisines soient issues d'un même ensemble de géniteurs. Pour la phase recrutée, si le recrutement coïncide avec la fin de la vie marine, deux stocks différents seront considérés.

De même pour des animaux benthiques peu mobiles, si la reproduction est planctonique, plusieurs taches peuvent exister, qui pourraient être gérées séparément au niveau de la phase recrutée, mais qui sont liées pour la reproduction.

Dans une certaine mesure, quand mâles et femelles présentent des croissances et/ou des capturabilités très différentes, on peut traiter isolément la phase recrutée des deux sexes. Pour la reproduction, le lien demeure pour le moins indiscutables.

A l'inverse, divers groupes peuvent se reproduire séparément, alors qu'on les traitera, au moins dans un premier temps, comme un tout dans la phase recrutée, si un mélange intervient au-delà d'un certain âge. Ce serait le cas, par exemple, pour des saumons exploités sur les fonds d'engrangement communs en mer et nés dans différents cours d'eau.

L'hypothèse d'homogénéité joue donc différemment selon qu'elle s'adresse à la phase recrutée ou aux relations stock-recrutement. Sur ce second plan, elle se rapporte essentiellement à une idée de brassage. Pour la phase recrutée, elle correspond avant toute chose à une idée d'uniformité, ou du moins de faible variabilité des paramètres de croissance ou de mortalité d'une fraction du stock à l'autre. Ceci peut être garanti par un fort taux de mélange et le brassage réapparaît donc. Ce n'est pas nécessaire : des groupes distincts peuvent présenter des caractéristiques voisines, même pour les taux d'exploitation.

Définir l'unité de gestion qu'est un stock uniquement d'après la faible variabilité des caractéristiques de croissance et de mortalité (SAKAGAWA, 1980) n'est fondé que si les éventuelles relations stock-recrutement ne sont pas prises en compte. Faute de connaissances suffisantes, ce peut être la seule approche. Néanmoins, négliger l'existence de sous-ensembles génétiquement distincts peut être dangereux. En moyenne, la raréfaction des géniteurs peut être modérée, alors qu'elle est très forte sur certaines composantes dont la survie est en péril. Ceci est parfaitement illustré par le hareng de mer du Nord (*Clupea harengus*) : la composante centrale semble en bien plus mauvais état que les composantes nord et sud (C.I.E.M., 1980, b).

Dans l'hypothèse d'homogénéité, un dernier problème doit être abordé : les hétérogénéités individuelles de croissance. Ces variations peuvent interférer avec la mortalité par pêche, quand la sélectivité est liée directement à la taille. Pour que cette question soit susceptible d'être importante, il faut toutefois que les variations soient fortes et la sélectivité très progressive.

Enfin, un lien évident existe entre hypothèses d'isolement et d'homogénéité. Si divers sous-groupes existent, présentant des caractéristiques très différentes, on peut les traiter individuellement. Mais on se heurte en retour au fait que, tous différents qu'ils soient, ils ne sont pas indépendants les uns des autres.



III-2. - AUTRES HYPOTHÈSES

Isolement et homogénéité sont des hypothèses relativement générales. Chaque modèle précis fait de plus appel à des hypothèses particulières. On peut ainsi mettre en cause la formulation de la croissance ou de la mortalité dans le modèle de BEVERTON et HOLT ou celui de RICKER. Ceci amènerait trop loin. Il est plus important de récapituler les hypothèses communes aux deux modèles tels qu'ils ont été présentés.

— Mortalité naturelle et croissance ont été supposées indépendantes de la densité. Ce n'est pas un point essentiel. Toutefois, ceci peut être variable selon les espèces : sur des pleuronectiformes et notamment la sole (*Solea solea*), des variations de croissance importantes ont été mises en évidence. Sur nombre d'autres espèces, la stabilité de la croissance est, en revanche, tout à fait remarquable. Pour des précisions, on pourra se reporter à LE GUEN (1971), BANNISTER (1977), ILES (1974, 1980). Des variations de mortalité naturelle sont elles aussi concevables, même si elles sont difficilement démontrables. La notion de rendement par recrue peut être mise en cause si ce rendement dépend, toutes choses égales d'ailleurs, de la densité et donc du recrutement. Les différentes cohortes constituant le stock sont alors interdépendantes, la mortalité et la croissance de chacune dépendant de l'abondance totale, donc des autres. Dans les modèles autorégénérants, la maturation (*) a, elle aussi, été supposée indépendante de la densité. L'intérêt de la notion de fécondité par recrue peut en être limité. Il est possible de tourner, au moins partiellement, la difficulté, en considérant des fécondités potentielles, qu'une maturation partielle ou totale convertit en fécondité effective.

— Au moins, lorsque l'on prétend établir des prévisions à partir des efforts, et non des mortalités par pêche, les modèles simples supposent la capturabilité constante, ou plus exactement variable selon l'âge et l'engin, mais non selon la densité. Ce point ayant été largement couvert dans le premier chapitre, nous n'y reviendrons pas. Il est néanmoins essentiel.

— Globalement, les modèles utilisés ne prennent en compte qu'un stock et une flottille de pêche. Les interactions entre espèces ne sont pas prises en compte, de même que l'influence de l'hydroclimat sur les variations du recrutement ou de la capturabilité.

III-3. - ESTIMATION DES PARAMÈTRES ET PRÉVISION : RÔLE DES HYPOTHÈSES

A propos des modèles globaux, nous avons suivi FOX (1974) pour rappeler que les discussions des hypothèses devaient isoler les problèmes d'ajustement des modèles. Les techniques d'estimation ne sont pas abordées dans cet ouvrage et l'impact des hypothèses, dans ces questions, ne peut donc être détaillé. Deux exemples feront comprendre la nature du problème.

— Négliger les variations de croissance, par exemple entre mâles et femelles, pour utiliser une croissance moyenne, sera souvent sans grand impact, si l'on utilise des estimations correctes pour les mortalités. Toutefois, les hétérogénéités de croissance pourront, dans certains cas, affecter les estimations de mortalité : si l'on attribue un âge à un poisson selon sa taille, les variations de croissance introduisent des erreurs. Les estimations des structures démographiques sont biaisées et ceci se répercute sur l'estimation des mortalités.

— Les variations hydroclimatiques ont souvent un impact essentiel sur le recrutement. Même si l'on dispose d'une bonne relation stock-recrutement moyenne, donnant le recrutement pour des conditions hydroclimatiques moyennes, faute de pouvoir prédire l'hydroclimat, on ne sait pas, à terme, prédire le recrutement réel (LAUREC et al., 1980). Disposer d'un modèle expliquant le rôle de l'hydroclimat n'est pas directement utile. Toutefois, en général, la relation stock-recrutement moyenne n'est même pas connue, car les phénomènes hydrologiques viennent la brouiller. Là est le plus souvent l'incertitude majeure. Comprendre le rôle de l'hydroclimat permettrait d'éliminer son influence dans les données collectées et de cerner la relation stock-recrutement (LAUREC, 1980).

III-4. - VERS DE NOUVEAUX MODÈLES

Ce titre recouvre des tentatives diverses pour prolonger les modèles classiques, en palliant une ou plusieurs limitations qui paraissent critiques sur un problème particulier. On pourrait ainsi reprendre la discussion précédente.

(*) Pour une réflexion sur les questions de fécondité et de maturation, on pourra se reporter à BAGUENAL (1973), FONTANA (1979).

III-4-1. - HOMOGÉNÉITÉ

Nombreux sont les modèles reconnaissant dans un stock des sous-ensembles de caractéristiques différentes. Distinguer mâles et femelles dans la phase recrutée est désormais courant. Par-delà ce cas particulier, on pourra trouver chez LE GALL et al. (1975) une étude, relative au germon, *Thunnus alalunga*, distinguant deux fractions d'accessibilité différente.

Pour un modèle beaucoup plus complexe, relatif aux pétoncles géantes (*Placopecten magellanicus*), on pourra se référer à CADDY (1975). Ce modèle est particulièrement intéressant et constitue un travail de référence pour les animaux peu mobiles. FONTENEAU (1981) s'est intéressé au contraire aux migrateurs que sont les abacores (*Thunnus albacares*), pour bâtir un modèle où apparaissent plusieurs ensembles, soumis à des taux d'échange variables.

Le problème particulier des hétérogénéités individuelles de croissance a lui aussi été abordé (CONAN, 1978; CONAN et MORIZUR, 1979).

III-4-2. - DESCRIPTION DE LA CROISSANCE ET DE LA MORTALITÉ

Pour les autres hypothèses, on pourrait trouver des modèles particuliers, utilisant des formulations non classiques de la croissance moyenne. Pour l'expression de la mortalité, il faut signaler l'intérêt de reconnaître dans la mortalité par pêche une composante particulière, celle liée aux animaux tués par l'engin de pêche, et non commercialisés, aux rejets ou animaux tués et non capturés (CONAN et MORIZUR, 1979; R. JONES in C.I.E.M., 1980, c; JONES, 1981; GOHIN et LAUREC, 1981).

III-4-3. - CROISSANCE ET MORTALITÉ NATURELLE DÉPENDANT DE LA DENSITÉ

Les réflexions de BEVERTON et HOLT (1957) sur ce sujet n'ont guère donné lieu à des prolongements importants. On pourra toujours, néanmoins, se reporter à cet ouvrage de base.

III-4-4. - TAILLE DU STOCK ET CAPTURABILITÉ

Il est possible d'introduire dans un modèle structure une relation entre taille du stock et capturabilité. Comme souvent en pareil cas, ceci conduit à des calculs suffisamment complexes pour que l'on doive recourir à des techniques de simulation. Ce n'est plus guère un problème avec l'aide d'un ordinateur. On pourra trouver une application de ce type de modèle chez ULLTANG (1980), LAUREC et al. (1980).

III-4-5. - MODÈLES PLURISPÉCIFIQUES

Dans les années récentes, nombre de tentatives ont été développées pour établir les modèles plurispécifiques. Le facteur limitant d'un point de vue pratique est beaucoup plus l'ajustement de ces modèles que leur création. La synthèse la plus à jour sur ce sujet peut être obtenue en se référant à HONGSKUL (1979), à URSIN (1979), au groupe de travail C.I.E.M. sur ce sujet (C.I.E.M., 1980, d).

Il est essentiel, par ailleurs, que la réflexion sur les relations interspécifiques ne se limite pas aux interactions entre animaux recrutés, mais couvrent les phénomènes relatifs au recrutement (LETT et KOHLER, 1976; WINTERS, 1976) qui pourraient bien constituer en la matière la "partie immergée" de l'iceberg.

III-4-6. - HYDROCLIMATS ET MODÈLES ALÉATOIRES

Des études ont été faites démontrant le rôle des facteurs hydrologiques sur le stock et, notamment, la capturabilité et le recrutement (CUSHING, 1975, a; LETT et al., 1975; CUSHING et DICKSON, 1976; SHARP, 1980). CSIRKE (1980) a montré sur le stock d'anchois du Pérou comment la prise en compte de l'étendue de la surface disponible pour un stock pouvait éclairer l'analyse. Ceci confirme les réflexions de ILES (1973). Ces facteurs, on l'a dit, peuvent aussi jouer sur la capturabilité, voire la mortalité naturelle des adultes. Pour des prévisions à moyen et à long terme, faute de pouvoir prévoir l'hydroclimat, une incertitude subsiste. Ceci a amené à développer des modèles aléatoires.

A) Intégration d'une dimension stochastique dans la relation stock-recrutement

L'aspect le plus important correspond à l'intégration d'une composante aléatoire dans la relation stock-recrutement. Une relation de base, $R = \phi(BF)$ est ainsi considérée. L'introduction d'une composante aléatoire peut se faire selon deux voies. La première, la plus riche de signification concrète, conduit à considérer les paramètres de la fonction ϕ comme aléatoires. La seconde, plus facile et plus courante, amène à utiliser une variable aléatoire ϵ . Le recrutement moyen sera multiplié par ϵ ou se verra ajouter ϵ . Les modèles multiplicatifs sont en général plus satisfaisants. La variable aléatoire ϵ est alors définie de façon à ce que son espérance soit égale à 1. Le recrutement aléatoire est en moyenne $\phi(BF)$, mais il peut fluctuer de part et d'autre de cette valeur.

Les modèles les plus courants supposent que, d'une année sur l'autre, les composantes aléatoires sont indépendantes. Pour définir le modèle aléatoire, il faut encore préciser la distribution des ϵ en choisissant un type de distribution et en donnant une valeur aux paramètres de ces lois. Les distributions les plus couramment utilisées sont les lois Log-normales (LAUREC et al., 1980; HENNEMUTH et al., 1980). Toutefois, des recrutements énormes sont alors possibles avec de telles lois, contraires à la réalité pour beaucoup de stocks (ILES, 1973). Des distributions Beta paraissent plus satisfaisantes (LAUREC et MAUCORPS, 1981, b; BARD, 1981). Un type de loi ayant été choisi, les paramètres de ces lois doivent être précisés. La moyenne doit être égale à 1. La variabilité doit aussi être définie, ainsi éventuellement que d'autres paramètres. Il est même concevable de faire changer ces paramètres selon la taille du stock, par exemple pour augmenter la variabilité pour les bas niveaux (LAUREC et al., 1980). Ceci doit être pensé sur chaque cas particulier.

B) Gestion des stocks à l'aide de modèles stochastiques

Considérer des modèles stochastiques amène à admettre une double, voire une triple incertitude : dans un premier temps, seuls les deux premiers aspects seront considérés :

- pour un modèle donné, avec une relation stock-recrutement de base $R = \varphi(BF)$ parfaitement définie, le recrutement reste pour une part imprévisible;
- le modèle lui-même est soumis à une incertitude. La relation $R = \varphi(BF)$ n'est qu'estimée, de façon d'autant plus imprécise que la variabilité liée à la composante aléatoire vient brouiller le diagramme stock-recrutement.

La première incertitude amène à prendre éventuellement des précautions. Pour, par exemple, éviter l'effondrement d'un stock, il faut être plus prudent dans un modèle stochastique que dans un modèle déterministe (LAUREC et al., 1980).

La deuxième incertitude conduit à adopter une stratégie d'exploitation qui soit raisonnable pour toute une gamme de relations $R = \varphi(BF)$, celle que l'analyse des points expérimentaux ne permet pas d'exclure. Une solution peut alors être fournie par l'utilisation de règles de décision (LORD, 1976). Les quotas peuvent ainsi être ajustés chaque année en fonction des dernières informations disponibles. On montre que des règles de décision liant par exemple les quotas aux estimations les plus récentes de la biomasse féconde et/ou à l'importance du recrutement permet d'exploiter un stock instable sans risque important d'effondrement, tout en évitant une sous-exploitation manifeste, que pourrait amener en excès de précautions.

Une troisième incertitude apparaît alors (LAUREC et MAUCORPS, 1981, b) : recrutement et biomasse féconde ne sont qu'estimés. L'impact de ce troisième type d'ignorance mérite d'être analysé. Il montre ainsi ce que peut apporter une recherche halieutique réduisant les incertitudes. Il ne change pas la nature des règles de décision.

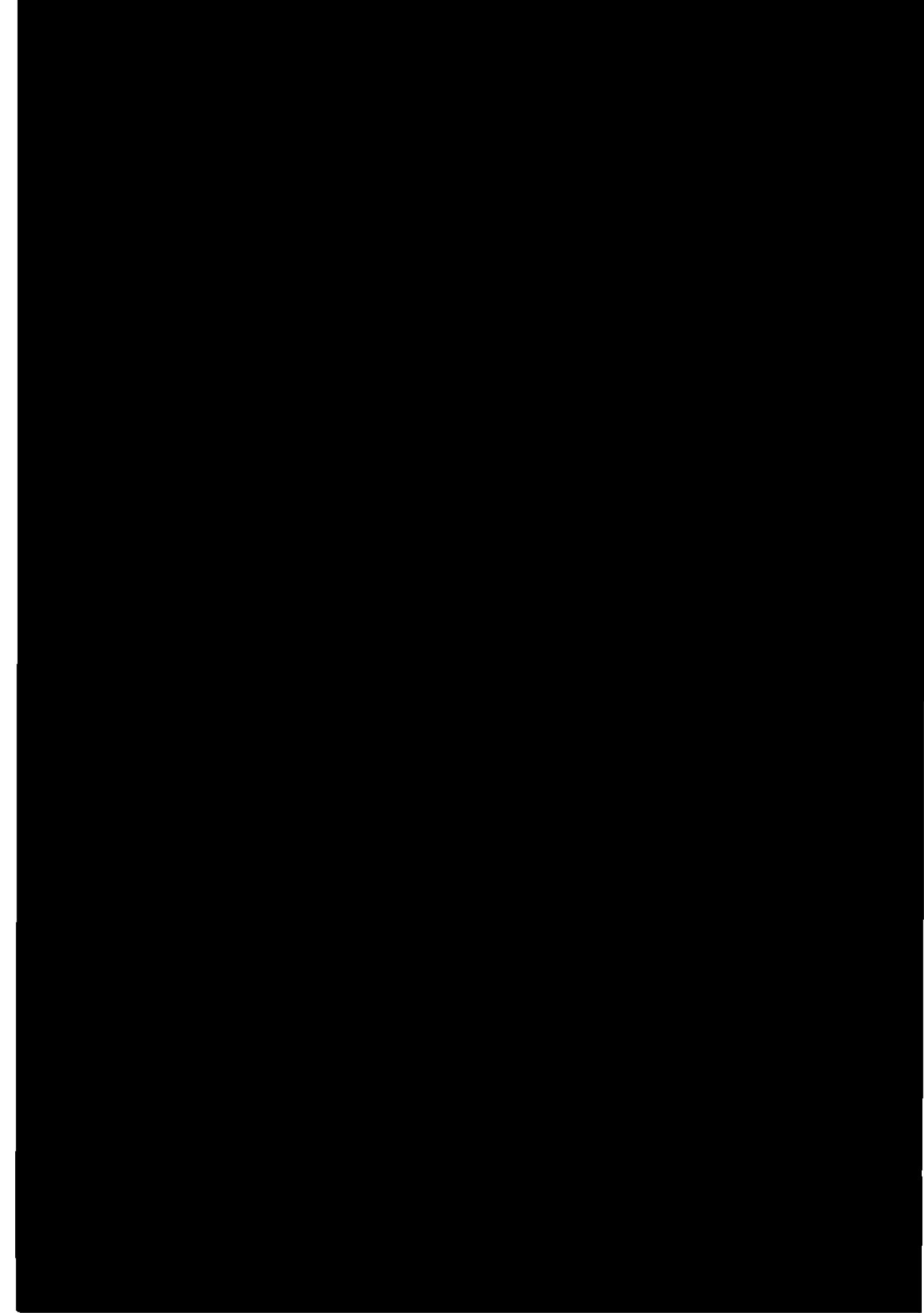
Les quelques lignes qui précèdent ne peuvent constituer qu'une très brève introduction aux modèles stochastiques et à leur utilisation. On pourra trouver une bibliographie élémentaire chez LAUREC et al. (1980). Elle doit cependant être complétée par deux références au moins (SISSENWINE, 1974, 1977).

ANNEXE

ÉVALUATION DE L'IMPACT D'UNE AUGMENTATION DE L'ÂGE DE PREMIÈRE CAPTURE

MÉTHODES SIMPLIFIÉES

- I. - MÉTHODE D'ALLEN**
- II. - MÉTHODE DE HOLT**
- III. - MÉTHODES DE GULLAND**
- IV. - FORMULE DE CADIMA**



I. - MÉTHODE D'ALLEN (1953)

La première question est celle de l'intérêt éventuel d'une augmentation de t_c , sans quantifier et optimiser cette augmentation. Ceci correspond à la méthode d'ALLEN (1953) : soit un âge de première capture $t_c = t_1$. W_1 est le poids individuel à l'âge t_1 , et W_M le poids moyen des captures.

ALLEN (1953) démontre qu'une augmentation de rendement par recrue peut être obtenue si, et seulement si,

$$(1) \quad W_1 < E W_M$$

$E = \frac{F}{Z}$ étant, comme toujours, le taux d'exploitation.

Sans constituer une démonstration mathématique complète, un raisonnement "de physicien" explique cette relation.

Soit donc une très faible augmentation de t_c , Δt_c . Elle amène une modification des captures selon deux directions :

— Une perte correspondant aux animaux d'âges compris entre t_1 et $t_1 + \Delta t_c$. Soit N_r le nombre de ces animaux. Les pertes pondérales correspondantes sont $N_r W_1$, le poids moyen entre t_1 et $t_1 + \Delta t_c$ pouvant être assimilé à W_1 , car Δt_c faible.

— Une fraction des animaux épargnés sera reprise. Elle correspond au taux d'exploitation $E = \frac{F}{Z}$. Le nombre d'animaux repris sera donc ($N_r E$). Leur poids moyen sera W_M , si Δt_c est suffisamment faible pour que le poids moyen des captures soit pratiquement inchangé. Les captures pondérales correspondantes sont ($N_r E W_M$).

Un bilan doit être établi entre les pertes ($N_r W_1$) et les gains ($N_r E W_M$). Il est positif si et seulement si

$$E W_M > W_1$$

La formule d'ALLEN est remarquablement simple. Elle suppose toutefois que la mortalité naturelle et la mortalité par pêche soient en rapport constant, sinon E n'a plus de sens. Par ailleurs, E doit être connu de même que W_M et W_1 . W_1 ne pose guère de difficulté. W_M peut être aisément obtenu par échantillonnage des captures. Il est essentiel, toutefois, que cette étude se fasse dans une situation d'équilibre. Cette condition, qui se retrouve dans toutes les méthodes suivantes, est essentielle.

II. - MÉTHODE DE HOLT (1958)

La technique d'ALLEN ne permet pas d'étudier l'hypothèse concrète du passage d'un âge de première capture t_1 à un âge t_2 . Pour ce faire, il faudra d'abord introduire des notations complémentaires. Soient donc deux âges de première capture : l'ancien t_1 et le nouveau t_2 , $t_2 > t_1$. Ils caractérisent deux diagrammes d'exploitation et même deux régimes d'exploitation, l'effort étant supposé constant. Le recrutement est quelconque. Pour $t_c = t_1$, l'effectif survivant est t_1 à l'âge N_1 et N_k à l'âge t_2 . Quand $t_c = t_2$, l'effectif à atteindre t_2 est N_2 , $N_k < N_2$. Ceci peut être résumé sur un schéma (fig. A1).

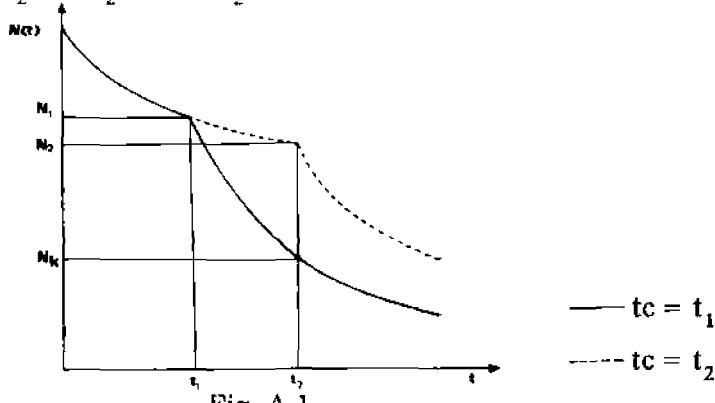


Fig. A-1

Impact d'une augmentation d'âge de première capture sur la survie d'une cohorte.

(*) Une erreur s'est glissée dans la formule d'ALLEN telle qu'elle est présentée dans CADIMA (1977) : les termes W_1 et W_c doivent être inversés.

On note $T = t_1 - t_2$, C_1 et Y_1 , d'une part, C_2 et Y_2 , d'autre part, donnent respectivement les captures en nombres et en poids dans les deux régimes d'exploitation. C_k et Y_k correspondent aux captures en nombres et en poids d'âge supérieur ou égal à t_2 , dans l'ancien régime d'exploitation.

Schématiquement, l'inconnue est Y_2 , alors que sont supposés connus C_1 , Y_1 , C_k et Y_k .

HOLT (1958) part de la relation :

$$Y_2 = Y_k \frac{N_2}{N_k}$$

Par ailleurs

$$\begin{cases} N_k = N_1 e^{-ZT} \\ N_2 = N_1 e^{-MT} \end{cases}$$

puisque entre les âges t_1 et t_2 , la cohorte est soumise à la mortalité $Z = F + M$ dans le premier régime, à la simple mortalité naturelle, M dans le second. Ces relations montrent que $N_2/N_k = e^{FT}$ et par suite

$$(2) \quad Y_2 = Y_k e^{FT}$$

Dans cette relation doivent être connus T , F , Y_k . Connaitre T suppose en pratique que la croissance soit partiellement connue. Si l'on envisage une augmentation de maillage, il faut convertir la différence de longueurs à la première capture en différence des âges associés. La croissance au-delà de l'âge t_2 n'a pas à être connue. F doit l'être entre les âges t_1 et t_2 . Au-delà, il n'a pas à être connu, ni

Y_k doit aussi être estimé. Il peut l'être par échantillonnage des captures, qui permet de cerner la fraction au-delà de l'âge t_2 . Il peut aussi provenir de pêches expérimentales, par comparaison des rendements obtenus avec l'ancien et le nouveau maillage. Selon que l'on raisonne en nombres ou en poids, ces rendements comparés fourniront une estimation de $\frac{C_k}{C_1}$ ou $\frac{Y_k}{Y_1}$. Ces rapports correspondent d'ailleurs aux pertes immédiates. Le danger essentiel provient de ce que les estimations de Y_k , par échantillonnage des captures ou par pêche expérimentale, ne sont légitimes que si la pêcherie est en état d'équilibre.

III. - MÉTHODE DE GULLAND (1961, b)

Dans le même contexte que HOLT (1958), GULLAND (1961, b) distingue dans les captures sous le nouveau régime d'exploitation deux composantes :

— Y_k correspondant aux animaux qui auraient été pris de la même façon au-delà de l'âge t_2 dans l'ancien régime;

— les animaux épargnés par le report de l'âge de première capture. Si N_r est, comme précédemment, le nombre des animaux épargnés, une fraction de ces animaux, A , atteindra l'âge t_2 . Sur ces A . N_r poissons, une fraction seulement sera prise par la pêche : $E = \frac{F}{F + M}$. Le poids moyen des poissons capturés au-delà de l'âge t_2 étant noté W_{M_2} , la deuxième composante de Y_2 peut s'écrire

$$N_r A E W_{M_2}$$

W_{M_2} reste le même en dépit du changement de régime : il ne dépend que de la croissance et du taux d'exploitation au-delà de l'âge t_2 . Par conséquent, $W_{M_2} = \frac{Y_k}{C_k} A$, fraction des N_r individus épargnés entre t_1 et t_2 à atteindre l'âge t_2 , est écrite e^{-MT^*} par GULLAND. Ces animaux étant soumis à la simple mortalité naturelle entre t_1 et t_2 , T^* désigne une manière d'intervalle moyen séparant l'âge auquel le poisson est épargné, et l'âge t_2 . GULLAND (1961, b) suggère $T^* = T/2$. Cette valeur devrait, en toute rigueur, être discutée sur chaque cas particulier. Elle reste une approximation simple et couramment utilisée. Par ailleurs, le nombre d'individus épargnés par augmentation de t_2 peut être explicité : $N_r = C_1 - C_k$ en conservant les notations antérieures.

Globalement, ceci conduit à la formule :

$$Y_2 = Yk + (C_1 - Ck) e^{-MT^*} E \frac{Yk}{Ck}$$

Soit :

$$(3) \quad Y_2 = Yk \left(1 + \left(\frac{C_1}{Ck} - 1 \right) E e^{-MT^*} \right)$$

Avec en général $T^* = T/2$.

Si l'on utilise l'approximation $T^* = T/2$, cette formule suppose connus :

- la croissance entre les âges t_1 et t_2 , comme précédemment;
- la mortalité naturelle;
- le taux d'exploitation, qui doit de plus être supposé constant au-delà de l'âge t_2 ;
- C_1/Ck et Yk qui, comme précédemment, peuvent être déterminés par échantillonnage des captures ou par des pêches expérimentales. Là encore, le respect de l'hypothèse d'équilibre est essentiel.

Cette formule nécessite plus d'information que celle de HOLT (1958). Par ailleurs, elle fait appel à une approximation au niveau de la définition de T^* . GULLAND souligne un avantage essentiel : si l'âge t_1 est faible, il se peut qu'en dehors de tout problème de sélectivité liée à l'engin, les animaux ne soient pas pleinement exploitables (recrutés) à cet âge. La formule de HOLT (1958) est fragile à cet égard et conduit à surestimer Y_2 . La formule de GULLAND (1961 b,) peut corriger cet excès d'optimisme, et c'est même dans ce but que GULLAND suggère $T^* = T/2$. En effet, si les animaux étaient pleinement recrutés à l'âge t_1 , en raison de la décroissance des effectifs entre les âges t_1 et t_2 , il y aurait plus d'individus épargnés au début qu'à la fin. Par suite, il conviendrait d'utiliser une valeur $T^* > T/2$. Mais le caractère partiel du recrutement au voisinage de l'âge t_1 vient agir dans l'autre sens. Pour utiles qu'ils soient, de tels raisonnements restent évidemment très approximatifs. La formule de GULLAND a néanmoins été utilisée très couramment.

IV. - FORMULE DE CADIMA (1977)

Poussant plus loin l'analyse mathématique, CADIMA (1977) a présenté une troisième formule qui ne manque pas d'attraits. Partant de la formule de HOLT, il a remarqué que le terme e^{FT} pouvait s'écrire différemment :

$$FT = \left(\frac{F}{F+M} \right) (F+M)T \approx EZT$$

Par suite

$$e^{FT} = e^{EZT} = (e^{ZT})^E$$

Par ailleurs

$$e^{ZT} = \frac{N_1}{Nk} = \frac{C_1}{Ck}$$

et, par conséquent :

$$(4) \quad Y_2 = Yk \left(\frac{C_1}{Ck} \right)^E$$

Cette formule limite les inconnues à Yk, C_1, Ck , qui peuvent être obtenues comme ce fut indiqué précédemment, et E . L'estimation directe de Yk , et C_1 reste soumise aux hypothèses d'équilibre, mais la croissance n'a plus à être explicitement connue et, en terme de mortalité, seul le taux d'exploitation apparaît. CADIMA note que c'est une grandeur plus facile à estimer que F ou M . Les avantages vis-à-vis de la formule de HOLT sont évidents. Ceci tient à une exploitation plus complète de l'hypothèse d'équilibre et des grandeurs directement estimables $Yk, C_1/Ck$. Le seul inconvénient correspond au fait

que pour écrire $\frac{N_1}{Nk} = \frac{C_1}{Ck}$, il faut supposer que le taux d'exploitation est constant au-delà de l'âge t_1 .

Par rapport à la formule de GULLAND (1961, b), l'avantage est évident, de par la limitation des informations requises. Le problème du recrutement partiel, évoqué par GULLAND (1961, b) reste entier. On peut, toutefois, se demander si le remède préconisé par GULLAND a valeur universelle.

*
* *

Globalement, ces formules, en limitant le nombre d'inconnues, offrent un avantage évident pour les calculs. L'avantage existe pour les informations requises : la croissance au-delà de l'âge t_2 n'a pas notamment à être connue. Il n'est pas toujours aussi considérable qu'on pourrait le croire : l'examen de la formule de GULLAND montre qu'il faut connaître beaucoup de choses. A la croissance au-delà de l'âge t_2 près, il faut en avoir autant que pour faire des calculs de rendement par recrue.

Par ailleurs, toutes les formules nécessitent l'hypothèse d'équilibre lorsque l'on procède à l'estimation directe de Y_k , ou de grandeurs analogues. Il faut être très vigilant sur ce point. Enfin, toutes supposent les sélectivités en lame de rasoir. Dans la pratique, cette condition n'étant pas remplie, elles n'offrent que des approximations. Ce n'est pas nécessairement un problème grave (GULLAND, 1961, b), mais cette difficulté doit rester présente à l'esprit, car des calculs complets utilisant les modèles appropriés permettent de prendre en compte les courbes de sélectivité réelle. Enfin, aucune de ces formules n'est à même de prendre en compte le phénomène des rejets soumis à un taux de survie déterminé, ou la mortalité engendrée par le passage au travers des mailles d'un chalut.

RÉFÉRENCES CITÉES

- ABRAMSON N.-J. (1971) - Computer programmes for Fish Stock Assessment. *F.A.O. Fish. Biol. Tech. Pap.*, 101 : 4 p + unpag.
- ALLEN K.-R. (1953) - A method for computing the optimum size-limit for a fishery. *Nature*, London, pp. 204-214.
- ALLEN R. (1977) - Standardization of yellowfin purse seine catch rates. 1977, *Tuna conference Lake Arrowhead*, 8 p., miméo.
- ALLEN K.-R. and CHAPMAN D.-G. (1977) - Whales. In *Gulland ed* (1977), pp. 333-358.
- AYALA F.-J., GILPIN M.-E. and EHRENFEILD J.-G. (1973) - Competition between species : theoretical models and tests. *Theor Pop Biol*, 4, pp. 331-356.
- BAGENAL T.-B. (1973) - Fish fecundity and its relations with stock and recruitment. In *C I E M*, 1973, pp. 186-198.
- BANNISTER R.-C. (1977) - North Sea plaice. In *Gulland ed*, pp. 243-282.
- BARANOV F.-I. (1918) - On the questions of the biological basis of fisheries. *Nauchnyi Issled Ikhtiol Inst*, Izv, 1 (1), pp. 81-122.
- BARD F.-X. (1974) - Étude sur le germon (*Thunnus alalunga Bonnaterre 1788*) de l'Atlantique Nord. Éléments de dynamique des populations. *Rec Doc Sci CICTA*, II, pp. 198-224.
- BARD F.-X. (1981) - Le thon germon (*Thunnus alalunga Bonnaterre 1788*). Thèse Doc. d'Etat. Univ. Paris VI, 333 p.
- BAUDIN-LAURENCIN F. (1967) - Sélectivité des chaluts et variations nyctémérales des rendements dans la région de Pointe-Noire. *Cahiers ORSTOM, Sér Océanogr* S (1), pp. 85-121.
- BEDDINGTON J.-R. and MAY R.-M. (1977) - Harvesting natural populations in a randomly fluctuating environment. *Science*, 197 (4302), pp. 463-465.
- BERTHOU P. et LE GALL J.-Y. (1980) - Sélectivité de la drague à paire (*Venus verrucosa*, mollusque vénéridae) en Manche Occidentale. *C I E M*, C M. 1981/B : II (miméo).
- BEVERTON R.-J.-H. and HOLT S.-J. (1957) - On the dynamics of exploited fish populations. *U K Min Agric Fish Food, Fishery Investigations* (Ser. 2), 19 : 533 p.
- BEVERTON R.-J.-H. and HOLT S.J. (1966) - Manual of methods for fish stock assessment, Part. II. Tables of Yield functions. *F A O , F A O Fish Tech Pap* 38 (Rev. 1), 10 pp + unpag.
- BOUCHET P. et BOUR W. (1980) - La pêche du troca en Nouvelle-Calédonie. *Lettre d'information sur les pêches C P S*, 20, pp. 9-12.
- BOUGIS P. et coll. (1976) - Océanographie biologique appliquée. L'exploitation des océans. *Masson*, Paris. 320 p.

- BRAUER F. et SANCHEZ D.-A. (1975) - Constant rate population harvesting : equilibrium and stability. *Theor pop Biol* 8 (1), pp. 12-30.
- BROWN B.-E., BRENNAN J.-A., GROSSLEIN M.-D., HEYERDAHL E.-G. and HENNEMUTH R.-C. (1976) - The effect of fishing on the marine finfish biomass in the North-West Atlantic from Gulf of Maine to Cape Hatteras. *ICNAF Research Bulletin*, 12, pp. 49-68.
- CADDY J.-F. (1975) - Spatial model for an exploited shellfish population, and its application to the Georges Bank Scallop Fishery. *J Fish Res Board Can*, 32 (8), pp. 1305-1328.
- CADDY J.-F., FRANCIS R., LAUREC A. et LENARZ W.-H. (1975) - Répercussions prévues de différents niveaux de mortalité d'ensemble sur la production à long terme des pêcheries atlantiques de thon rouge. *Recueil de documents scientifiques CICTA*, Madrid, vol. IV (SCRS 1974), pp. 173-176.
- CADIMA E. (1977, a). Les modèles globaux. In *F A O* (1977), pp. 71-88.
- CADIMA E. (1977, b) - Effets sur la production d'un changement dans l'âge de première capture. In *F A O* (1977), pp. 45-52.
- CALAPRICE J.-R. (1980). - Stock identification techniques. *Proceedings of the 30th annual tuna conference, Southwest Fisheries Center, Administrative report LJ-79-44*, N.M.F.S. La Jolla, U.S.A., pp. 19-26.
- CARLSON E.-W. (1975). - Cross section production functions for North Atlantic ground fish and tropical tuna serie fisheries. Measures of fishing power and their use in the measurement of fishing effort. *Cons int Explor Mer, Special meeting on measurement of fishing effort* n° 14, 44 p.
- CHAMPAGNAT C. (1968). - Les campagnes thonières de « pêche fraîche » à Dakar, 1955-1967. DSP n° 015, *Centre Océanographique de Dakar-Thiaroye*, 53 p., miméo.
- CHAPMAN D.-G. (1967). - Course of Fish Population Dynamics. College of fisheries. *Fish 556*, Univ. of Wash., Seattle, 180 p.
- CHAPMAN C.-J. and HOWARD F.-G. (1979). - Field observations on the emergence rythm of the Norway lobster, *Nephrops norvegicus*, using different methods. *Mar Biol*, 51, pp. 157-165.
- CHARUAU A. (1978). - Nouvelles données sur la sélectivité des chaluts en polyamide dans la pêche de la langouste. *C I E M*, K5, miméo.
- C.I.E.M. (1964). - Symposium on the management of abundance of fish stocks. *Rapp. Proc. Verb. Cons. int. Explor. Mer.* 164, 372 p.
- C.I.E.M. (1973). - Fish stocks and recruitment. Symposium Aarhus 70. *Rapp. Proc. Verb. Cons. int. Explor. Mer.*, 164, 372 p.
- C.I.E.M. (1980, a). - The assessment and management of pelagic fish stocks. *Rapp. Proc. Verb. Cons. int. Explor. Mer.*, vol. 177, 517 p.
- C.I.E.M. (1980, b). - Report of the herring assessment Working Group for the area south of 62°N. Copenhagen 21-26, April 1980, C.I.E.M., CM 1980/4, 112, 103 p.
- C.I.E.M. (1980, c). - Report of the Working Group on assessment of *Nephrops* stocks. C.I.E.M., CM 1980/K : 2, 46 p., miméo.
- C.I.E.M. (1980, d). - Report of the ad hoc working group on multispecies assessment. Model testing. Copenhagen, 3-7 march, 18 p., miméo.
- CLARK C.-W. (1974). - Possible effects of schooling on the dynamics of exploited fish populations. *J. Cons. int. Explor. Mer*, 36 (1), pp. 7-14.
- CLARK W. (1977, a). - Les modèles structuraux. In *F A O* (1977), pp. 53-66.
- CLARK W. (1977, b). - L'exploitation d'une seule cohorte. Session de perfectionnement sur la dynamique des populations. La Coruna, 1976. *Documents scientifiques CICTA*, pp. 111-113.
- CONAN G. (1978). - Life history, growth, production and biomass modelling of *Emerita analoga*, *Nephrops norvegicus* and *Homarus vulgaris* (Crustacea, Decapoda). *Ph D University of California*, San Diego, 376 p.
- CONAN G. and MORIZUR Y. (1979). - Long term impact of a change in mesh size form 45-50 to 70 mm on yield in weight and fecundity per recruit for Norway Lobster populations. Is there a simple solution to a complex model : a simulation model. *C I E M CM 1979/K* : 43, 47 p., miméo.
- C.P.S. (1976). - Ad hoc meeting of scientists to discuss skipjack fisheries developments and research requirements. Nouvelle-Calédonie, 6-10 décembre 1976. *Rapports C P S*, Nouméa 17 p. + unpag.
- CROSNIER A., FONTANA A., LE GUEN J.-C. et WISE J.-P. (1970). - Ponte et croissance de la crevette péneïde *Parapenaeus longirostris* (Lucas) dans la région de Pointe-Noire (République du Congo). *Cahiers ORSTOM*, série Océanogr., VIII, 4, pp. 89-102.

- CSIRKE J.-G. (1980). - Recruitment in the Peruvian anchovy and its dependence on the adult population. In *C I E M* (1980), pp. 307-313.
- CUSHING D.-H. (1971). - The dependance of recruitment on parent stock in different groups of fishes. *J. Cons. int. Explor. Mer*, 33, pp. 340-362.
- CUSHING D.-H. (1973). - Dependance of recruitment on parent stock. *J. Fish. Res. Board Can.* 30 (12), PT 2, pp. 1965-1976.
- CUSHING D.-H. (1975, a). - Marine ecology and fisheries. *Cambridge University Press* 278 p.
- CUSHING D.-H. (1975, b). - The natural mortality of the plaice. *J. Cons. int. Explor. Mer*, 36 (2), pp. 150-157.
- CUSHING D.-H. (1977). - The problems of stock and recruitment. In *Gulland ed*, pp. 116-133.
- CUSHING D.-H. and DICKSON P.-R. (1976). - The biological response in the sea to climatic changes. *Adv. in Mar. Biol.* 14, pp. 111-122.
- CUSHING D.-H. and HARRIS J.-K. (1973). - Stock and recruitment and the problem of density dependence. In *C I E M* (1973), pp. 142-155.
- CUSHING D.-H. and WALSH J.-J. ed. (1976). - The ecology of the seas. *Blackwell Sc* Oxford, 467 p.
- DAAN N. (1980). - A review of replacement of depleted stocks by other species and the mechanism underlying such replacement. In *C I E M* (1980, a), pp. 405-421.
- DAGET J. et LE GUEN J.-C. (1975). - Dynamique des populations exploitées de poissons in *Problèmes d'écologie : la démographie des populations de vertébrés*. *Lamotte et Bourlière*, 443 p., Masson, Paris, pp. 395-443.
- DARDIGNAC J. et DE VERDELHAN C. (1978). - Relation entre l'écart de sélection et la taille de retenue à 50 % dans la sélectivité du merlu. *C I E M*, CM 1978/B-21, 14 p., miméo.
- DE ANGELIS D.-L. and CHRISTENSEN S.-W. (1979). - A general stock recruitment curve. *J. Cons. int. Explor. Mer*, 38 (3), pp. 324-325.
- DOUBLEDAY W.-G. (1976). - Environmental fluctuations and fisheries management. *ICNAF selected papers*, n° 1, 1976, pp. 141-150.
- DUPOUY H. (1978). - L'exploitation de la coquille Saint-Jacques, *Pecten maximus* (L.) en France. *Science et Pêche*, 26, pp. 1-11.
- F.A.O. (1976). - Monitoring of fish stock abundance : the use of catch and effort data. *F A O Fish Tech Pap.*, 155, 101 p.
- F.A.O. (1977). - Les modèles d'évaluation des stocks halieutiques. *F A O Cire Pêches*, 701 : 164 p.
- FARRUGIO H. (1981). - Exploitation et dynamique des populations de thon rouge *Thunnus Thynnus* (Linné, 1758) atlanto-méditerranéennes. Thèse de doctorat d'État, Univ. Sc. et Techn. du Languedoc, 325 p.
- FLETCHER R.-J. (1978). - On the restructuring of the Pella-Tomlinson system. *Fish Bull. US*, 76, pp. 515-521.
- FONTENEAU A. (1975). - Programme de simulation de la pêcherie d'albacores (*Thunnus albacares*) de l'Atlantique. *Cah ORSTOM*, sér. Océanogr., 13 (1), pp. 79-97.
- FONTENEAU A. (1977). - Introduction aux techniques de simulation, in *F A O* (1977), pp. 67-70.
- FONTENEAU A. (1979). - Analyse de l'effort de pêche des senneurs de la flottille. *F.I.S. SCRS 78/70, Rec. Doc. Scient. CICTA*, vol. VIII (1), pp. 37-66.
- FONTENEAU A. (1981). - Dynamique des populations d'albacore (*Thunnus albacares*) Bonnaterre, 1788) de l'Océan Atlantique. Thèse de doctorat d'État. Univ. Pierre-et-Marie-Curie, Paris VI, 324 p.
- FONTANA A. (1979). - Étude du stock démersal côtier congolais. Biologie et dynamique des principales espèces exploitées. Proposition d'aménagement de la pêcherie. Thèse de doctorat d'État. Univ. Pierre-et-Marie-Curie, Paris VI, 300 pp.
- FONTANA A. et LE GUEN J.-C. (1969). - Étude de la maturité sexuelle et de la fécondité de *Pseudotolithus (Fonticulus) elongatus*. *Cah ORSTOM*, sér. Océanogr. 7(3), pp. 9-20.
- FOX W.-W. Jr (1970). - An exponential surplus yield model for optimizing exploited fish populations. *Trans Am. Fish. Soc.*, 99 (1), pp. 80-88.
- FOX W.-W. Jr. (1971). - Random variability and parameter estimation for the generalized production model. *Fish. Bull.*, U S 76, pp. 377-388.
- FOX W.-W. Jr. (1973). - A general life history exploited population simulator with pandalid shrimp as an example. *Fish. Bull.*, U S 71 (4), pp. 1019-1028.

- FOX W.-W. Jr. (1974). - An overview of production modeling. ICCAT Workshop on tuna population dynamics, Nantes, France 1974, *Rec Doc Scient CICTA, III*, pp. 142-156.
- F02FOX W.-W. Jr (1975). - Fitting the generalized stock-production model by least square and equilibrium approximation. *Fish Bull*, U.S., 73 (1), pp. 23-37.
- FRANCIS R.-C. (1974, a). - Tunpop a computer simulation model of the yellowfin tuna population and the surface tuna fishery of the Eastern Pacific Ocean. *Bull IATTC*, 16 (3), pp. 235-79.
- FRANCIS R.-C. (1974, b). - Effort and e.p.u.e. as measures of abundance. ICCAT Workshop on tuna population dynamics, Nantes, France 1974. *Rec Doc Scient CICTA, III*, pp. 190-193.
- FRANCIS R.-C. (1974, c). - Effect of fishing modes on estimates of fishing power, relative abundance and surplus production in the Eastern Pacific Yellowfin tuna fishery. ICCAT Workshop on tuna population dynamics, Nantes, France 1974. *Rec Doc Scient CICTA, III*, pp. 194-211.
- GARCIA S. (1977). - Biologie et dynamique des populations de crevette rose (*Penaeus duorarum notialis*, Perez-Farfante, 1967) en Côte-d'Ivoire. *Trav. Doc. ORSTOM Paris*, 79, 271 p.
- GARROD J.-J. (1964). - Effective fishing effort and the catchability coefficient q. In *CIE M*, 1964, pp. 66-70.
- GARROD D.-J. (1969). - Empirical assessments of catch effort relationship in the North Atlantic cod stocks. *Res Bull ICNAF*, 6, pp. 26-34.
- GAUSE G.-F. (1934). - The struggle for existence. *Williams*, Baltimore.
- GAUSE G.-F. (1935). - Vérification expérimentale de la théorie mathématique de la lutte pour la vie. *Hermann*, Paris.
- GHENO Y. et POINSARD F. (1968). - Observations sur les jeunes sardinelles de la baie de Pointe-Noire (Congo). *Cah ORSTOM*, sér. Océanogr., 6 (2), pp. 53-67.
- GILPIN M.-E. et AYALA F.-J. (1973). - Global models of growth and competition. *Proc Nat Acad Sci USA* (70), pp. 3590-3593.
- GOHIN F. et LAUREC A. (1981). - Note sur le calcul analytique de l'impact d'un changement de maillage. *CIE M*, 1981/G : 34, 15 p, miméo.
- GOMPERTZ B. (1825). - On the nature of the functions expressive of the law of human mortality and on a new mode of determining the value of life contingencies. *Phil Trans*, 115, pp. 513-585.
- GRAHAM M. (1935). - Modern theory of exploiting a fishery, and application to North Sea trawling. *J Cons perm int Explor Mer*, 10 (2), pp. 264-274.
- GRIFFITHS R.-G. (1960). - A study of measures of population density and of concentration of fishing effort in the fishery for yellowfin tuna (*Neothunnus macropterus*), in the Eastern Tropical Pacific Ocean from 1951 to 1956. *IATTC Bull*, IV (3), pp. 41-136.
- GULLAND J. (1956). - On the fishing effort in English demersal fisheries. *Fish Invest London*, sér. 2, 20 (5), 41 p.
- GULLAND J. (1961, a). - Fishing and the stocks of fish at Iceland. *U K min Agr and Fish*, Fish. Invest. (sér. 2), 23 (4), 52 p.
- GULLAND J. (1961, b). - The estimation of the effect on catches of changes in gear selectivity. *J Cons perm int Explor Mer*, 26 (2), pp. 204-214.
- GULLAND J. (1964). - Catch per unit effort as a measure of abundance. In *CIE M* (1964), pp. 8-14.
- GULLAND J. (1968, a). - The concept of the maximum sustainable yield and fishery management. *F A O Fish Tech Pap*, (70).
- GULLAND J. (1968, b). - The concept of the marginal yield from exploited fish stocks. *J Const int Explor Mer* 32 (2), pp. 256-261.
- GULLAND J. (1969). - Manuel des méthodes d'évaluation des stocks d'animaux aquatiques. Première partie : analyse des populations. *Man F A O Sci Halieut* 4, 160 p. (également en anglais).
- GULLAND J. (1972). - Population dynamics of world fisheries. Univ. of Washington, Seattle, USA, 336 p., miméo.
- GULLAND J. (1974). - The management of marine fisheries. *Scientifica Bristol*, 198 p.
- GULLAND J. (1975). - Manual of methods for fisheries resource survey and appraisal. Part. 5. Objectives and basic methods. *F A O Fish Tech pap*, 145, 29 p.
- GULLAND J. (1977, a). - The stability of fish stocks. *J Cons int Explor Mer*, 37 (3), pp. 199-204.
- GULLAND J. (1977, b). - The analysis of data and development of models. In *Gulland ed*, 197, pp. 67-95.

- GULLAND J. ed. (1977). - **Fish populations dynamics.** Wiley & sons, New York, 372 pp.
- HAMLEY J. (1975). - **Review of gillnet selectivity.** *J Fish Res Board Can* 32 (11), pp. 1944-1969.
- HANNESSON R. (1974). - **Relation between reproductive potential and sustained yield of fisheries.** *J Fish Res Board Can*, 31 (3), pp. 359-362.
- HARRIS J.-G.-K. (1975). - **The effect of density dependent mortality on the shape of the stock and recruitment curve.** *J Cons int Explor Mer*, 36 (2), pp. 144-149.
- HAYASI S., HONMA M. and SUSUKI Z. (1972). - **A comment to rational utilization of yellowfin tuna and albacore.** *Bull Far Seas Res Lab* 7, pp. 71-112. En japonais, avec résumé en anglais.
- HENNEMUTH R.-C., PALMER J.-E. and BROWN B.-E. (1980). - **A statistical description of recruitment in 18 selected fish stocks.** Sous presse NAFO Res. Bull.
- HOLT S.-J. (1958). - **A note on the simple assessment of a proposal for mesh regulation.** *Ann Proc ICNAF* 8, pp. 82-83.
- HONGSKUL V. (1979). - Report on the studies of multispecies systems in fisheries. *F A O Circ des Pêches*, 718, pp. 73-84.
- HONMA M. (1974). - **Estimation of effective overall fishing intensity of tuna longline fishery. Yellowfin tuna in the Atlantic Ocean as an example of seasonally fluctuating stocks.** *Bull Far Seas Res Lab* (10), pp. 63-75 (en japonais avec résumé en anglais).
- I.C.N.A.F. (1963). - **The selectivity of fishing gears.** I.C.N.A.F. Special publication n° 5
- ILES T.-D. (1973). - **Interaction of environment and parent stock size in determining recruitment in the Pacific sardine as revealed by analysis of density dependent O-Group growth.** In *C I E M*, 1973, pp. 228-240.
- ILES T.-D. (1974). - **The tactics and strategy of growth in fishes.** In *F R Harden Jones (ed) Sea fisheries Research*, Paul Elek London 510 p., pp. 331-346.
- ILES T.-D. (1980). - Environmental pressure and intra — and inter — year class competition as determinants of year class size. In *C I E M* (1980), pp. 315-331.
- JEFFERS N.-R. (1978). - **An introduction to systems analysis with ecological applications.** Edward Arnold Ltd , Londres, 198 pp.
- JENSEN A.-J.-C. (1965). - **Nephrops in the Skagerak and Kattegat (length, growth, tagging experiments and changes in stock and fishery yield).** *Rapp Proc Verb Réun Cons int Explor Mer*, 156, pp. 150-171.
- JONES B.-W. (1976). - **Appendix to the report of the Saithe (coalfish). Working Group C I E M , CM 1976/F : 2,** pp. 33-34 (miméo).
- JONES R. (1957). - **A much simpler version of the fish yield equation.** Contribution to the Joint Scientific Meeting of ICNAF/ICES and F A O , Lisbon, pp. 21, 8 p (miméo).
- JONES R. (1961). - **The assessment of the long term effects of changes in gear selectivity and fishing effort.** *Mar Res Scotl* , 2, 19 p.
- JONES R. (1973). - **Stock and recruitment with special reference to cod and haddock.** In *C I E M* (1973), pp. 156-173.
- JONES R. (1977). - **Stock et recrutement.** In *F A O* (1977), pp. 89-109.
- JOSSE E. (1976). - **Étude de la concentration de l'effort des senneurs de la flottille franco-ivoiro-sénégalaise. - Mémoire de fin d'étude,** ENSAR Rennes, 44 p. + non pag. miméo.
- JOSSE E. (1979). - **Étude de la bonite *Katsuwonus pelamis* (Linné, 1758) à Tahiti.** Thèse 3^e cycle, Université de Bretagne occidentale, Brest, 114 p
- JOSSE E., LE GUEN J.-C., KEARNEY R., LEWIS A., SMITH A., MAREC L. et TOMLINSON P.-K. (1979). - **Croissance des bonites à ventre rayé.** Doc. occasionnel n° 11, C.P.S., Nouméa, janvier 1979, 83 p.
- KNIGHT N. (1968). - **Asymptotic growth : an example of nonsense disguised as mathematics.** *J Fish Res Bd Canada*, 25 (6), pp. 1303-1307.
- KRUGER F. (1969). - **Das asymptotische Wachstum der Fische-ein Nonsense?** *Helgoländer wiss Meeresunters*, 19, pp. 205-215.
- LARKIN P.-A. (1977). - **An epitaph for the concept of maximum sustainable yield.** *Am Fish Soc* 106 (1), pp. 1-11 (Traduction française disponible au G.S.G.).
- LASKER R. (1978). - **The relation between oceanographic conditions and larval anchovy food in the California Current : identification of factors contributing to recruitment failure.** *Rapp Proc Verb Réun Cons Int Explor Mer*, 173, pp. 212-230.

- LAUREC A. (1979). - Analyse des données et modèles prévisionnels en écologie marine. *Thèse Doc d'Etat Univ Aix-Marseille II*, 405 pp. + non pag.
- LAUREC A. (1980). - Collecte des données en recherche halieutique : modélisation et rôle des moyens à la mer. *Océanis*, 6 (1), pp. 57-98.
- LAUREC A. et FONTENEAU A. (1979). - Estimation de l'abondance d'une classe d'âge. Utilisation des c.p.u.e. de plusieurs engins, en différentes zones et saisons. *Rec. doc Scient CICTA*, VIII (1), pp. 79-100.
- LAUREC A., FONTENEAU A. et CHAMPAGNAT C. (1978, 1980). - Étude de la stabilité de modèles stochastiques autorégénérants. *Symposium on the Biological Basis of Pelagic Fish Stock Management, Cons Int Explor Mer*, Aberdeen (1978). Traduction anglaise publiée en 1980 sous le titre : a study of the stability of some stocks described by self-regenerating stochastic models. In *C.I.E.M.* (1980, a), pp. 423-438.
- LAUREC A. and LE GALL J.-Y. (1975). - De-seasonalizing of the abundance index of a species. Application to the albacore (*Thunnus alalunga*) monthly catch per unit of effort (c.p.u.e.) by the Atlantic Japanese longline fishery. *Bull Far Seas Res Lab*, 12, pp. 145-169.
- LAUREC A. et LE GUEN J.-C. (1977). - C.p.u.e. des palangriers et abondance. Impact des structures fines. *CICTA*, SCRS/77/98 Non publié. Repris dans LAUREC (1979).
- LAUREC A. et LE GUEN J.-C. (1978). - C.p.u.e. des senneurs et abondance; impact des structures fines. *Rec Doc Scient CICTA*, VII (1), pp. 30-54.
- LAUREC A. et MAUCORPS A. (1981, a). - Discréttisation de la croissance pondérale et rendement par recrue. *Cons Int Explor Mer*, 1981/G : 33, 16 p., miméo.
- LAUREC A. et MAUCORPS A. (1981, b). - Note sur l'utilisation de règles de décision pour la gestion des stocks. *Cons Int Explor Mer*, 1981/H : 37, 18 p., miméo.
- LE GALL J.-Y. (1974). - Cartographie mensuelle des données sur l'effort et les prises de la pêcherie palangrière thonière japonaise de l'Océan Atlantique, 1956-1971. *Rap Sci Techn CNEXO*, n° 18, 158 p.
- LE GALL J.-Y. (1976). - Contribution à l'étude de la dynamique des populations du thon blanc ou germon *Thunnus alalunga* (Bonnaterre, 1788). *Thèse Doc d'Etat Univ Aix-Marseille II*, 80 p.
- LE GALL J.-Y., LAUREC A., BARD F.-X. et DAO J.-C. (1975). - Étude de l'état du stock nord-atlantique du germon (*Thunnus alalunga*) par l'analyse des cohortes. *Rec Doc Scient CICTA*, IV, pp. 109-127.
- LEGAY J.-M. (1973). - La méthode des modèles, état actuel de la méthode expérimentale. *Informatique et biosphère*, pp. 11-73.
- LE GUEN J.-C. (1971). - Dynamique des populations de *Pseudotolithus (Fonticulus) elongatus* (BOWD, 1825). *Poissons Sciaenidae*. *Cah ORSTOM*, sér *Océanogr*, IX (1), pp. 3-84.
- LE GUEN J.-C. (1973). - Croissance des albacores (*Thunnus albacares*). *Doc Scient Centre de Recherches Océanographiques Abidjan*, 4 (3), pp. 1-28.
- LE GUEN J.-C. et CROSNIER A. (1968). - Contribution à l'étude du rythme quotidien d'activités de la crevette *Penaeus duorarum* Burkenroad (crustacés, decapoda, natantia). *Bull Mus Hist Nat*, 2^e série, 40 (2), pp. 342-350.
- LE GUEN J.-C. et PIANET R. (1975). - Équation de production. Adaptation du modèle de RICKER à un stock de poissons exploité par différents engins. *Doc Scient Centre Rech Océanogr Abidjan*, 6 (1), pp. 67-70.
- LE GUEN J.-C. et WISE J.-P. (1967). - Méthode nouvelle d'application du modèle de SCHAEFER aux populations exploitées d'albacores dans l'Atlantique. *Cah ORSTOM*, sér *Océanogr*, 5 (2), pp. 79-94.
- LE GUEN J.-C., BAUDIN-LAURENCIN F. et CHAMPAGNAT C. (1969). - Croissance de l'albacore (*Thunnus albacares*) dans les régions de Pointe-Noire et de Dakar. *Cah ORSTOM*, sér *Océanogr*, VII (1), pp. 19-40.
- LE LŒUFF P., CAYRE P. et INTES A. - Étude du crabe rouge profond *Geryon quinquedens* en Côte-d'Ivoire. Éléments de biologie et d'écologie avec référence aux résultats de pêche. *Doc Scient Cent Rech Océanogr*, Abidjan, IX (2), pp. 17-65.
- LENARZ W.-H. (1971). - Yield per recruit of Atlantic yellowfin tuna for multigear fisheries. *Rec Doc Sci CICTA*, pp. 1-5.
- LENARZ W.-H. et COAN A. (1975). - Assessment of the condition of the North Atlantic albacore fishery. *Rec Doc Scient CICTA*, IV, pp. 76-88.
- LENARZ W., FOX W., SAKAGAWA G. et ROTHSCHILD B. (1974). - An examination of the yield per recruit basis for a minimum size regulation for Atlantic yellowfin tuna (*Thunnus albacares*). *Fish Bull U.S.*, 72, pp. 37-61.
- LETT P.-F. and KOHLER A.-C. (1976). - Recruitment : A problem of multispecies interaction and environmental perturbations, with special reference to Gulf of St. Lawrence Atlantic herring (*Clupea harengus harengus*). *J Fish Res Board Can*, 33, pp. 1353-1371.

- LENARZ W.-H. et COAN A. (1975). - Assessment of the condition of the North Atlantic albacore fishery. *Rec Doc Scient CICTA*, IV, pp. 76-88.
- LENARZ W., FOX W., SAKAGAWA G. et ROTHSCHILD B. (1974). - An examination of the yield per recruit basis for a minimum size regulation for Atlantic yellowfin tuna (*Thunnus albacares*). *Fish Bull U S*, 72, pp. 37-61.
- LETT P.-F. and KOHLER A.-C. (1976). - Recruitment : A problem of multispecies interaction and environmental perturbations, with special reference to Gulf of St. Lawrence Atlantic herring (*Clupea harengus harengus*). *J Fish Res Board Can*, 33, pp. 1353-1371.
- LETT P.-F., KOHLER A.-C. and FITZGERALD D.-N. (1975). - The role of stock biomass and temperature in the recruitment of Southern Gulf of St. Lawrence Atlantic cod *Gadus morhua*. *J Fish Res Board Can*, 32 (9), pp. 1613-1627.
- LEVI D. (1976). - Fuel consumption as an index of fishing effort for small and medium range trawl fisheries, with particular reference to the Mediterranean trawl fisheries. In *F A O* (1976), pp. 63-84.
- LEVI D. and TROADEC J.-P. (1974). - Les ressources halieutiques de la Méditerranée et de la Mer Noire. *Étud Rev C G P M*, 54, pp. 29-52.
- LORD G.-F. (1976). - Decision theory applied to the simulated data acquisition and management of a salmon fishery. *Fish Bull U S*, 74 (4), pp. 837-845.
- LOTKA A.-J. (1923). - Contribution to quantitative parasitology. *J Wash Acad Sc*, 13 (8), pp. 152-15.
- LOTKA A.-J. (1925). - Elements of physical biology. Williams and Wilkins Co, Baltimore 460 p.
- MAC CALL A.-D. (1976). - Density dependence of catchability coefficient in the California Pacific sardine (*Sardinops caerulea*) purse seine fishery. *Calif Coop Oceanic Fish Invest Rep*, 18, pp. 136-148.
- MAC CALL A.-D. (1980, a). - Population models for the northern anchovy (*Engraulis mordax*). In *C I E M*, 1980, pp. 292-307.
- MAC CALL A.-D. (1980, b). - The consequence of cannibalism in the stock recruitment relationship. In workshop on the effects of environmental variation on the survival of larval pelagic fishes. *I O C Workshop Report*, 28, pp. 201-220.
- MACKETT D.-I. (1963). - A method of sampling the Pacific albacore (*Thunnus germei*) catch for relative age composition. *Proc world Sci Meeting Biol Tunas, Rel Sp F A O fish Rpt*, 6 (3), pp. 1355-1366.
- MARCHESEAU G.-D., SAILA S.-B. and PALM W.-J. (1976). - Delayed recruitment models and their application to the american lobster (*Homarus americanus*) fishery. *J Fish Res Board Can*, 33 (8), pp. 1779-1787.
- PALOHEIMO J.-E. and DICKIE L.-M. (1964). - Abundance and fishing success. In *C I E M*, 1964, pp. 152-163.
- MESNIL B. (1980). - L'approche structurale en analyse et aménagement des stocks. *Doc int ISTPM*, 34 p., miméo.
- PARKS W.-W. (1976). - Cohort analysis, equilibrium yield per recruit analysis and predicted effects of minimum size limit regulation in the Atlantic bluefin tuna fisheries system. *Rec doc Scient CICTA* V(2), pp. 318-331.
- PAULIK G.-J. (1973). - Studies of the possible form of the stock and recruitment curve. In *C I E M*, 1973, pp. 302-315.
- PAULIK G.-J. and BAYLIFF W.-H. (1967). - A generalized computer program for the Ricker model of equilibrium yield per recruitment. *J Fish Res Board Can*, 24 (2), pp. 249-259.
- PAULIK G.-J. and GALES L.-E. (1964). - Allometric growth and the Beverton and Holt yield equation. *Trans Amer Fish Soc*, 93, pp. 369-81.
- PEARL R. (1925). - The biology of population growth. Alfred A Knopf ed. New York, 260 p.
- PELLA J.-J. and TOMLINSON P.-K. (1969). - A generalized stock production model. *Bull. IATTC*, 13, pp. 419-496.
- PELLA J.-J. and PSAROPULOS C.-T. (1975). - Measure of tuna abundance from purse seine operations in the Eastern Pacific ocean adjusted from fleet wide evolution of an increasing fishing power, 1960-1971. *Bull I A T T C*, 16 (4), pp. 282-399.
- PEREIRO J.-A. (1977). - Estimation of growth. Session de perfectionnement sur la dynamique des populations, La Coruna, Espagne. Septembre 1976. *Rec Doc Scient CICTA*, pp. 62-86. Article en espagnol résumé en anglais. Traduction française disponible au G.S.G.
- PETERMAN R.-M. (1977). - A simple mechanism that causes collapsing stability regions in exploited salmonid populations. *J Fish Res Board Can*, 34, pp. 1130-1142.

- PIANET R. et LE HIR Y. (1971). - La campagne thonière 1970 à Pointe-Noire. Évolution de la pêche thonière dans le Sud du Golfe de Guinée de 1964 à 1970. *Doc Centre ORSTOM*, Pointe-Noire, n° 5, NS, 8 p.
- POINSARD F. (1966). - La pêche au chalut à Pointe-Noire. *Doc Centre ORSTOM*, Pointe-Noire, Congo, n° 384, SR, oct. 66, 22 p. (mimeo).
- POINSARD F. et LE GUEN J.-C. (1975). - Observations sur la définition d'une unité d'effort de pêche applicable à la pêcherie de thon de l'Atlantique tropical africain. *Rapp P V réunion Cons int Explor Mer*, 168, pp. 39-43.
- POPE J.-G. (1980). - Some consequences for fisheries management of aspects of the behaviour of pelagic fish. In *C I E M* (1980), pp. 466-476.
- POPE J.-A., MARGETTS A.-R. and HAMLEY J.-M. (1975). - Manual of method for fish stock assessment, Part. III. Selectivity of fishing gear. *F A O Fish Techn Pap*, 41, Rev. 1, 65 p.
- POSTEL E. (1973). - Théorie des pêches (dynamique des populations exploitées). *Univ de Rennes*, 116 p. (mimeo).
- POSTEL E. (1976). - La théorie des pêches. Dynamique des populations exploitées. In *Bougis et coll* (1976), pp. 116-157.
- RICKER W.-E. (1945). - A method of estimating minimum size limits for obtaining maximum yield. *Copeia*, 1945 (2), pp. 84-94.
- RICKER W.-E. (1954). - Stock and recruitment. *J Fish Res Board Can*, 11, pp. 559-623.
- RICKER W.-E. (1958). - Handbook of computations for biological statistics of fish populations. *Bull Fish Res Board Can*, pp. 119-300.
- RICKER W.-E. (1975). - Computation and interpretation of biological statistics of fish population. *Bull Fish Res Board Can*, pp. 191-382.
- RICKER W.-E. (1979). - Growth rates and models. In *Fish Physiology* VIII (11), pp. 677-743.
- RICHARDS F.-J. (1959). - A flexible growth function for empirical use. *J Exp Botany*, 10, pp. 84-94.
- RIVARD D. and BLEDSOE L.-J. (1978). - Parameter estimation for the Pella-Tomlinson stock production model under non equilibrium conditions. *Fish bull U S* 76 (3), pp. 523-534.
- ROBSON D.-S. (1966). - Estimation of the relative fishing power of individual ships. *ICNAF Res Bull* 3, pp. 5-15.
- ROEDEL P.-R., editor (1975). - Optimum sustainable yield as a concept in fisheries management. *Amer Fish Soc Ser Pub*, 9, 98 p.
- ROTSCHILD B.-J. (1967). - Competition for gear in a multiple species fishery. *J Coas int Explor Mer*, 31, pp. 102-110.
- ROTSCHILD B.-J. (1977). - Fishing effort. In *GULLAND ed*, pp. 96-115.
- ROTSCHILD B.-J. and ROBSON D.-S. (1972). - The use of concentration indices in fisheries. *Fish Bull*, 70 (2), pp. 511-513.
- SAKAGAWA G.-T. (1980). - Unit stock management of highly migratory species. Is it an imperative? Proceedings of the 30th annual tuna conference. Opening remarks. Southwest Fisheries Center. Administrative Report LJ 79-44, N.M.F.S., La Jolla, U.S.A., pp. 1-2.
- SANDERS M.-J. and MORGAN A.-J. (1976). - Fishing power, fishing effort, density, fishing intensity and fishing mortality. *J Cons int Explor Mer*, 37 (1), pp. 36-40.
- SAVILLE A. éditeur (1978). - Méthodes de prospection pour l'évaluation des ressources halieutiques. *F A O Doc Tech Pêches* (171), 81 p.
- SCHAEFER M.-B. (1954). - Some aspects of the dynamics of population important to the management of the commercial marine fisheries. *Bull Int Amer Trop Tuna Comm*, 1 (2), pp. 26-56.
- SCHAEFER M.-B. (1957). - A study of the dynamics of the fishery for yellowfin tuna in the Eastern Tropical Pacific Ocean. *Bull Int Amer Trop Tuna Comm*, 2 (6), pp. 247-285.
- SCHAEFER M.-B. (1968). - Methods of estimating effects of fishing on fish populations. *Trans Am Fish Soc*, 97 (3), pp. 231-241.
- SCHAEFER M.-B. and BEVERTON R.-J. (1963). - Fishery dynamics : their analysis and interpretation. *The Sea*, edited by M.-N. HILL, New York, Wiley Interscience, vol. 2, pp. 464-483.
- SCHNUTE J. (1977). - Improved estimates from the Schaefer production model : theoretical considerations. *J Fish Res Board Can*, 34, pp. 583-603.
- SEBER G.-A.-F. (1973). - The estimation of animal abundance and related parameters. *Hafner press*, New York, 506 p.

- SHARP G.-D. (rapporteur) (1980). - Report of the workshop on the effects of environmental variation on survival of larval pelagic fishes. I.O.C. Workshop report 28, pp. 15-59.
- SHEPHERD J.-G. (1981). - A versatile new stock and recruitment relationship for fisheries and the construction of sustainable yield curves. *J Cons int Explor Mer* (sous presse).
- SHIMADA B.-M. and SCHAEFER M.-B. (1956). - A study of changes in fishing effort, abundance and yield for yellowfin and shipjack tuna in the eastern tropical Pacific Ocean. *J ATTC Bull.*, 7, pp. 350-469.
- SISSENNINE M.-P. (1974). - Variability in recruitment and equilibrium catch of the Southern New England yellowtail flounder fishery. *J Cons int Explor Mer*, 36 (1), pp. 15-26.
- SISSENNINE M.-P. (1977). - The effect of random fluctuations on a hypothetical fishery. *ICNAF sel. papers*, 2, pp. 137-144.
- SISSENNINE M.-P. (1978). - Is MSY an adequate foundation for optimum yield? *Fisheries*, 3 (6), pp. 22-42.
- SISSENNINE M.-P. and BOWMAN E.-W. (1978). - An analysis of some factors affecting the catchability of fish by bottom trawls. *Doc Int Woods Hole Lab*, Woods Hole, USA, 13 p + unpag., miméo.
- STARK A.-E. (1971). - A computer program to estimate fishing power by the method of fitting constants. *J Cons int Explor Mer*, 33, pp. 487-492.
- SUDA A. (1966). - Catch variations in the North Pacific albacore. Considerations on the sustainable yield. *Rep Nankai Regional Fish res Lab*, 24, pp. 103-113. En japonais, avec résumé en anglais.
- SUDA A. (1974). - Some comments on the Y/R study. *I C C A T Workshop on tuna population dynamics, Nantes 1974 Rec doc Scient CICTA III*, pp. 61-63.
- THOMPSON W.-F. and BELL F.-H. (1984). - Biological statistics of the Pacific halibut fishery (2), Effect of changes in intensity upon total yield and yield per unit of gear. *Rep Int fish (Pacific Halibut)*, comm., 8, 49 p.
- TOMLINSON P.-K. and ABRAMSON N.-J. (1961). - Fitting of Von Bertalanffy growth curve by least squares. *California Dept Fish Game, Fish Bull*, 116, 69 p.
- TROADEC J.-P. (1978). - L'emploi des résultats des prospections de ressources dans l'évaluation des stocks. *F A O /C E C A F /C I B A , Seminar on Fishery resource evaluation* Casablanca, Maroc, 6-24, 25 p. (miméo, édité en 1980, F.A.O. Rome).
- ULLTANG O. (1977). - Methods of measuring stock abundance other than by use of commercial catch and effort data. *F A O Fish Tech Pap*, 176, 28 p.
- ULLTANG O. (1980). - Factors of pelagic fish stocks which affect their reaction to exploitation and require a new approach to their assessment and management. In *C I E M* (1980), pp. 489-504.
- URSIN E. (1979). - On multispecies Fish Stock and Yield Assesment in I.C.E.S. *Groupe de travail sur l'aménagement des pêcheries multi-spécifiques*. Saint-Jean-de-Terre-Neuve, 26-29 nov. 79, 27 p.
- VERHULST E.-F. (1884). - *Mém Acad Roy*, Bruxelles, 18, p. 1.
- VOLTERRA V. (1926). - Fluctuations in the abundance of species considered mathematically. *Nature*, 18, pp. 558-560.
- VON BERTALANFFY (1938). - A quantitative theory of organic growth (inquires on growth Laws II), *human Biology*, 10 (2), pp. 181-213.
- WALSH J.-J. (1976). - Models of the sea. In *Cushing and Walsh ed*, pp. 388-407
- WALTER G.-G. (1973). - Delay differential equation models for fisheries. *J. Fish. res. Board, Can.*, 30, pp. 939-945.
- WALTER G.-G. (1976). - Non-equilibrium regulation of fisheries. *ICNAF selected papers*, n° 1.
- WALTERS C.-J. (1969). - A generalized computer model for fish population studies. *Trans Amer Fish Soc*, 98, pp. 505-512.
- WIEGERT R.-G. (1975). - Simulation models of ecosystems. *Annual review of ecology and systematics*, 6, pp. 311-338.
- WILIMOVSKY N.-J. and WICKLUND E.-C. (1963). - Tables of the incomplete beta function for the calculation of fish population yield. Institute of Fisheries, University of British Columbia. Vancouver B.C. 291 p.
- WINTERS G.-M. (1976). - Recruitment mechanisms of Southern Gulf of St. Lawrence in relation to environmental variability and uncertain production parameters. *J Fish res Board Can*, 32, pp. 1777-1784.
- YANEZ-RODRIGUEZ E. (1980). - Étude comparée des pêcheries palangrières (1956 à 1977) et de surface (1969 à 1978) de l'albacore (*Thunnus albacares*, Bonnaterre, 1788), de l'Océan Atlantique. *Thèse 3 Cyd Univ Bretagne occidentale*, Brest, 150 p. + unpag.

Imprimé par

INSTAPRINT - TOURS

Mars 1982

