

Emploi des modèles de rendement par recrue (Beverton et Holt)

Le cas des espèces à longévité élevée

Jacques MOREAU (1) et Christian BRIÈRE (2)

RÉSUMÉ

Chez les espèces à forte longévité, l'évaluation des paramètres de croissance notamment L_{∞} par l'équation de von Bertalanffy amène à des estimations très éloignées des réalités biologiques et par conséquent dangereuses dans la prédiction de la production exploitée par le modèle originel de Beverton et Holt. Une variante de ce modèle dans laquelle la longueur est considérée comme une fonction linéaire de l'âge dans un intervalle d'âges préalablement défini est énoncée et critiquée.

MOTS-CLÉS : Espèces tropicales — Rendement par recrue — Modélisation.

ABSTRACT

USING THE BEVERTON AND HOLT MODEL WITH LONG LIVED SPECIES

Within long-lived fishes the evaluation of growth parameters and mainly L_{∞} in the equation of von Bertalanffy, occurs to be too far from biological realities. This might be a danger in yield evaluation by the usual equation of Beverton and Holt. In a preliminary defined range of ages, it is suggested to assume the length to be a linear function of age. This allows a new expression of the equation of Beverton and Holt which is discussed.

KEY WORDS : Tropical species — Yield per recruit — Modelisation.

INTRODUCTION

DE MERONA (1983) a établi un modèle général d'évaluation rapide et approchée des paramètres de croissance des poissons africains, élaboré à partir des données actuellement disponibles sur de nombreuses espèces. Toutefois, l'auteur a été amené à exclure les résultats concernant des espèces à longévité élevée, susceptibles de parvenir à de grandes tailles individuelles. En effet, pour de telles populations, l'équation de von Bertalanffy est calculée à partir de couples âge-longueur traduisant une vitesse de croissance linéaire pratiquement constante jusqu'à l'âge maximum observé, même en l'absence de toute pêche.

En pareille circonstance, l'auteur admet que les évaluations des paramètres de croissance conduisent

notamment à des valeurs chiffrées de L_{∞} très élevées, trop éloignées des longueurs maximales réellement observées. La prise en compte de tels résultats dans le calcul prévisionnel du rendement des espèces économiquement importantes, vu les tailles qu'elles atteignent, peut alors paraître susceptible d'erreurs. Pour éviter ce risque, on peut penser à remplacer une courbe de von Bertalanffy par une droite dont l'équation serait $L_t = L_m (1-k (t_m-t))$ ou L_m est la longueur maximale moyenne réellement observée pour l'âge maximum considéré t_m .

Le but du présent travail a été d'examiner la possibilité d'utiliser une telle équation de type linéaire dans le calcul de rendement par recrue et de comparer les résultats avec ceux obtenus par la méthode de Beverton et Holt (RICKER, 1975; GULLAND, 1977).

(1) Laboratoire d'Ichtyologie appliquée, E.N.S. Agronomique 145, av. de Muret, 31076 Toulouse.

(2) Laboratoire de Biologie quantitative, E.N.S. Agronomique 145, av. de Muret, 31076 Toulouse.

MÉTHODE DE CALCUL

La longueur croît de façon linéaire avec l'âge selon la relation $Lt = Lm (1 - k (tm - t))$. Lm est la longueur maximale observée à l'âge maximum considéré tm . Par analogie, le poids Wt s'écrit $Wt = Wm (1 - k (tm - t))^3$.

A tout âge t , supérieur à l'âge de première capture tc , l'effectif d'une classe d'âge s'écrit :

$$N(t) = R e^{-M(t-tr)} e^{-F(t-tr)}$$

tr est l'âge de recrutement; M et F sont les mortalités naturelle et due à la pêche.

L'équation de croissance pondérale s'écrit aussi :

$$Wt = Wm \sum_{n=0}^3 U_n k^n (tm-t)^n$$

avec $n = 0, 1, 2, 3$ et $U_n = 1, -3, 3, -1$.

La production exploitée s'écrit :

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

Compte tenu de tout ce qui précède, cette intégrale s'écrit :

$$Y = FRW_m e^{-M(tc-tr)} \sum_{n=0}^3 U_n k^n I_n$$

$$\text{avec } I_n = \int_{tc}^{tm} (tm-t)^n e^{-(F+M)(t-tc)} dt$$

$$I_n = \frac{(tm-tc)^n}{F+M} e^{-F+M(tm-tc)} - \frac{n}{F+M} I_{(n-1)}$$

En posant $E = e^{-(F+M)(tm-tc)}$ et $T = tm-tc$ on obtient :

$$I_0 = \frac{1-E}{F+M} \quad I_1 = \frac{E}{(F+M)^2} + \frac{T}{F+M} - \frac{1}{(F+M)^2}$$

Ages.....	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Longueurs (cm).....	8,2	13,1	18,3	25,4	31,9	38,3	44,3	50,5	54,8	61,0	64,8

Par la méthode de GASCHUTZ PAULY et DAVID (1980), on obtient $L_{\infty} = 306$ cm, $K = 0,0219$ avec $r = 0,9991$. La somme résiduelle des carrés des écarts est de 6,9245 et $F = 2 537$, t^0 est alors égal à $-0,056$ an.

La relation âge-longueur peut aussi être représentée par une droite d'équation $Lt = 66,72 (1 - 0,088 (11-t))$ selon l'équation générale proposée ici; on a alors $r = 0,9986$; la somme résiduelle des carrés des écarts est de 10,634; $F = 3 217$.

La figure 1 montre que les deux ajustements sont très proches l'un de l'autre. Par ailleurs, du

$$I_2 = \frac{2E}{(F+M)^3} - \frac{2T}{(F+M)^2} + \frac{T^2}{F+M} + \frac{2}{(F+M)^3}$$

$$I_3 = \frac{6E}{(F+M)^4} + \frac{6T}{(F+M)^3} - \frac{3T^2}{(F+M)^2} + \frac{T^3}{(F+M)} - \frac{6}{(F+M)^4}$$

La formule de l'intégrale I_n est :

$$I_n = \frac{n!}{F+M} \sum_{i=0}^n \frac{(-1)^{n-i} T^i}{i! (F+M)^{n-i}} + \frac{n! (-1)^{n+i} E}{(F+M)^{n+1}}$$

Dans un précédent travail (MOREAU, 1979), il a été montré qu'en cas de longévité élevée le terme E peut être admis égal à 0. Lorsqu'on néglige effectivement le terme E , l'intégrale s'écrit plus simplement :

$$I_n = \frac{n!}{F+M} \sum_{i=0}^n \frac{(-1)^{n-i} T^i}{i! (F+M)^{n-i}} \text{ et } Y \text{ s'écrit}$$

$$Y = FRW_m e^{-M(tc-tr)} \sum_{n=0}^3 U_n k^n \frac{n!}{F+M} \sum_{i=0}^n \frac{(-1)^{n-i} (tm-tc)^i}{i! (F+M)^{n-i}}$$

Toutefois, même en conservant le terme E , les calculs sont facilement programmables sur tout micro-ordinateur et un listing est disponible sur demande auprès des auteurs.

EXEMPLE

Des informations sur la croissance en longueur et la démographie d'une population de *Clarias gariepinus* du lac Kariba sont disponibles grâce à une étude de BALON et COCHE (1974). Le tableau ci-dessous donne les longueurs moyennes observées aux différents âges :

point de vue statistique, ils sont de qualité comparable si l'on se réfère aux valeurs obtenues des deux façons pour r , F et la somme des carrés des écarts. Enfin, la longueur maximale envisagée est beaucoup plus proche des données réellement observées dans l'expression du modèle linéaire que dans celle du modèle de von Bertalanffy.

La relations longueur poids s'écrit $W = 0,01106 L^3$; W_{∞} est donc 40 8483 g avec le modèle de von Bertalanffy et de 3 010 g avec le modèle linéaire.

Les variations du rendement par recrue en fonction de l'âge de première capture et de l'effort de

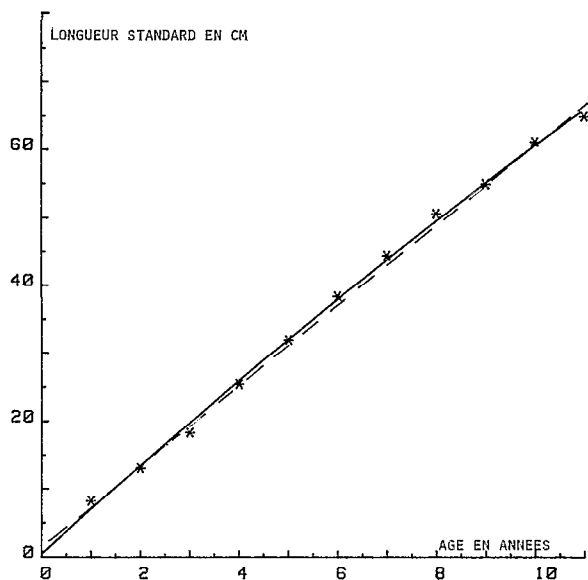


FIG. 1. — Croissance en longueur de *Clarias gariepinus* au lac Kariba d'après les données de BALON et COCHE (1974). Courbe de von Bertalanffy : trait plein; modèle linéaire : trait discontinu.

Length growth of Clarias gariepinus in Lake Kariba (data from BALON and COCHE 1974). Von Bertalanffy growth curve: continuous line; linear length growth pattern: dashed line.

pêche exprimé par le coefficient instantané de mortalité due à la pêche F sont résumées sur la figure 2. Les paramètres démographiques sont les suivants : âge de recrutement $t_r = 1$ an; âge maximum observé $t_m = 11$ ans; mortalité naturelle $M = 0,20$ évaluée à partir des données de BALON et COCHE (1974). La croissance est décrite par l'équation de von Bertalanffy calculée ici (traits pleins) et selon le modèle linéaire également proposé (trait discontinu). Les différences les plus importantes d'une expression à l'autre sont obtenues pour des mortalités par pêche supérieures à 0,2 et un âge de première capture n'excédant pas 9 ans. Ces différences ne dépassent pas 10 % des valeurs de Y/R .

DISCUSSION

En toute rigueur, l'équation de Beverton et Holt ne s'applique que dans les conditions suivantes :

— croissance décrite par l'équation de von Bertalanffy et relation longueur poids de type isométrique;

— mortalités naturelle et par pêche constantes dans l'intervalle t_r - t_m .

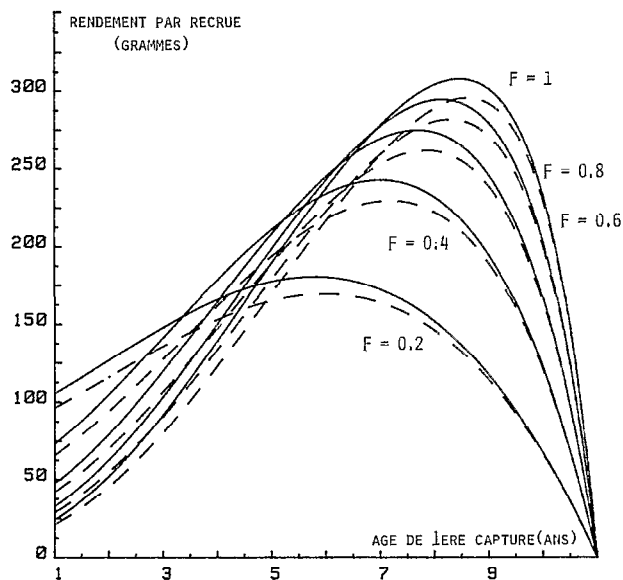


FIG. 2. — Variations du rendement par recrue Y/R chez *Clarias gariepinus* du lac Kariba pour $M = 0,20$. Expression usuelle : traits pleins; expression proposée ici : traits discontinus.

Variations of the yield per recruit for Clarias gariepinus in Lake Kariba for $M = 0,20$. Usual way of evaluation: continuous lines; present proposal: dashed line.

La méthode d'évaluation de Y/R présentée ici ne s'écarte malheureusement que d'une de ces contraintes. De plus elle n'est réellement adaptée que si, dans l'intervalle t_r - t_m réellement observé, la courbe de von Bertalanffy peut effectivement être remplacée par une droite. Décrire la croissance en longueur selon un modèle linéaire n'est alors justifié que si l'ajustement obtenu est statistiquement aussi bon que celui de von Bertalanffy comme c'est le cas dans l'exemple donné ici. Cela ne peut être envisagé que pour de faibles valeurs de K (moins de 0,05) qui sont d'ailleurs celles associées à des longueurs maximales observées élevées (MERONA, 1983). Par ailleurs l'âge t_m doit être vraiment l'âge maximum observé dans les captures, quel que soit F . Il en est ainsi dans l'exemple proposé où la population de *Clarias gariepinus* du lac Kariba était pratiquement indemne de toute pêche (BALON et COCHE, 1974).

Il faut remarquer la portée limitée de la démarche dans l'évaluation de Y/R puisque la différence maximale observée est de l'ordre de 10 %. Des imprécisions du même ordre dans l'évaluation d'autres paramètres notamment la mortalité naturelle amènent des écarts sensiblement plus importants (MOREAU, 1979). Cette réserve ne semble pas toutefois complètement dissuasive dans la mesure où le

but de tout modèle mathématique doit être de s'approcher au mieux des données observées. C'est d'ailleurs cette démarche qui a inspiré les variantes du modèle de Beverton et Holt proposées par plusieurs auteurs et rappelées par LAUREC et LE GUEN (1981). Parmi celles-ci, il faut citer celle de LAUREC et MAUCORPS (1981) dans laquelle Y/R est admis comme fonction linéaire de l'âge à l'intérieur de l'intervalle considéré. Cette hypothèse conduit à une formule très simple pour l'expression de Y/R et c'est elle qui avait en grande partie inspiré la présente recherche.

CONCLUSION

Lorsque la croissance en longueur peut être décrite par une expression linéaire de la taille selon l'âge dans la tranche d'âges t_r - t_m (constante K de l'équation de von Bertalanffy inférieure à 0,05) il peut paraître injustifié d'adapter la formule de Beverton et Holt dans la version proposée ici. Toutefois, les contraintes plusieurs fois évoquées de la formule originelle de Beverton et Holt demeurent.

Manuscrit accepté par le Comité de Rédaction le 2 juillet 1986.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BALON (E. K.) et COCHE (A. G.), 1974. — Lake Kariba A man made tropical ecosystem in central Africa. Ed. Junk b.v. Publisher, La Haye : 256-676.
- GASCHUTZ (G.), PAULY (D.) et DAVID (N.), 1980. — A versatile BASIC program for fitting weight and seasonally oscillating length growth data. ICES./CM 1980./Pelagie, Demersal and Shellfish Cttees, 23 p.
- GULLAND (J. A.), 1977. — Fish population dynamics. Ed. J. Wiley & Sons, Londres, 372 p.
- LAUREC (A.) et LEGUEN (J.-C.), 1981. — Dynamique des populations exploitées, Tome 1 : concepts et modèles. *Doc. Sci. Tec. CNEEXO*, 45 : 47-101.
- LAUREC (A.) et MAUCORPS (P.), 1981. — Discrétisation de la croissance pondérale et rendement par recrue. *Cons. Int. explor. Mer.*, 1981/G/33, 16 p.
- MERONA (B. de), 1983. — Modèle d'estimation rapide de la croissance des poissons d'eau douce d'Afrique. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 16 (1) : 103-113.
- MOREAU (J.), 1979. — Influence des différents paramètres sur l'évaluation du rendement par recrue, le cas des espèces tropicales. *Cybium*, 4 : 179-190.
- RICKER (W. E.), 1975. — Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bull. Fish. Res. Bd. Can.*, 191, 382 p.