

# 29 • Une approche théorique de l'impact de l'environnement sur la pêche

PHILIPPE CURY

Chercheur ORSTOM, CRODT/ISRA, B.P. 2241, Dakar, Sénégal

## RÉSUMÉ

Les difficultés liées à l'analyse des systèmes vivants et leurs relations avec l'environnement physique sont soulignées. L'adaptabilité, les temps de réponse des systèmes biologiques, la sub-optimalité des processus ainsi que les discontinuités et non linéarités sont les principales difficultés identifiées pour modéliser des systèmes complexes. Le temps, fil conducteur des études sur l'impact des fluctuations environnementales sur la dynamique des stocks, peut permettre de définir trois strates (le court, le moyen et le long termes) correspondant à trois problématiques bien définies pour les pêcheries. Des méthodes d'analyse afférentes à ces problématiques sont proposées.

## ABSTRACT

*Difficulties in analyzing living systems and their relation with the physical environment are emphasized. Adaptiveness, response time of biological systems, suboptimality of processes, discontinuities and non linearities are the principal identified difficulties for modelling complex systems. Time, used as a red thread for studies on the impact of environmental fluctuations on stock dynamics, can permit to identify three scales (short, mean and long terms) corresponding to well defined problems in fisheries. Techniques of study are proposed.*

## INTRODUCTION

Le déclin récent de nombreuses pêcheries a provoqué une remise en cause profonde de la façon dont les scientifiques abordent la dynamique de ces populations. Les échecs en matière de gestion de ces stocks illustrés par le caractère brutal de leur effondrement incombent très souvent à la non régulation de ces pêcheries, mais aussi à la méconnaissance de certains facteurs de la dynamique de ces stocks. C'est ainsi que la connaissance de l'impact climatique sur la dynamique des stocks demeure aujourd'hui l'un des plus sérieux problèmes à résoudre pour aménager les ressources marines exploitées (Bakun, 1986).

Les écosystèmes d'upwelling très productifs sont colonisés par les espèces pélagiques. L'environnement des zones d'upwelling dans lesquels évoluent les stocks de poissons pélagiques est capricieux. Cette instabilité joue un rôle déterminant sur la dynamique des stocks de poissons pélagiques côtiers. Caractériser les changements qui peuvent apparaître dans les systèmes physiques ou biologiques est relativement aisé. On peut décrire et caractériser à l'aide de variables correctement choisies la variabilité climatique ou les transformations de certaines caractéristiques des systèmes vivants. Cependant identifier sous une forme compréhensible

l'impact des fluctuations climatiques sur les pêcheries soulève de nombreux problèmes qui peuvent se rattacher à deux questions principales:

- Quelle est la nature des relations mises en jeu entre la dynamique des stocks et leur environnement ?
- Quelle est la sensibilité des stocks aux fluctuations climatiques ?

Seul le premier thème sera discuté ici. Certaines réflexions théoriques et méthodes d'approche ainsi que de nombreux exemples sont présentés dans le présent volume. Les quelques éléments de réflexion sur les méthodes d'analyse développées dans le présent texte, permettront peut-être de proposer, dans un cadre mieux défini, des modèles adaptés à de telles études.

## COMPLEXITÉ ET ADAPTABILITÉ DES SYSTÈMES VIVANTS.

Les espèces ne sont pas des pièces interchangeableables. Comme dans un système physique, les relations de cause à effet existent, mais de par leur capacité d'apprentissage (recueillir de l'information), les systèmes biologiques sont des systèmes adaptables. Les relations de cause à effet peuvent donc se modifier suivant l'état du système: la vie est mouvement. De telles généralités ont leur importance si l'on veut modéliser les relations "pêche-climat". Les systèmes vivants sont des entités complexes qui évoluent. Ils sont caractérisés par des mécanismes de contrôle très élaborés dont la précision et la complexité sont absentes de n'importe quel système inanimé. Ernst Mayr (1982b) a montré dans un article intitulé « Biology is not postage stamp collecting » en quoi un système physique et un système biologique étaient différents et par conséquent devaient être perçus différemment. Mayr revendique une approche dynamique de la compréhension des systèmes vivants par nature complexes. Il définit les systèmes complexes comme étant ceux où « l'ensemble est plus que la somme des parties, non pas dans un sens ultime et métaphysique, mais dans le sens pragmatique important qu'étant donné les propriétés des parties et les lois de leurs interactions, il n'est pas facile d'en inférer les propriétés de l'ensemble » (Mayr, 1974). Pour Mayr (1982a), la notion d'archétype ou de modèle qui a longtemps prévalu depuis Platon (eïdos), est une vision non valide en biologie. Les systèmes vivants ne sont pas le reflet d'un modèle (archétype) affecté d'une variabilité, mais ce sont des systèmes en évolution au sens où les paramètres qui les définissent peuvent se transformer au cours du temps selon les contraintes du milieu. Cette vision de la biologie a révolutionné la perception des systèmes complexes (Prigogine et Stengers, 1979). Ainsi, les concepts de base doivent être revisités selon une approche dynamique des écosystèmes (Allen et McGlade, 1986, 1987, 1989). Certains concepts comme la stabilité et la résilience des écosystèmes, sur lesquels sont fondés la plupart des modèles de dynamique des populations, peuvent ainsi être perçus sous un angle différent; ainsi

Peterman *et al.* (1979) soulignent que: «Stability, resilience is defined not simply as an ability to absorb unexpected events and variability but, in addition, to benefit from such changes».

Les caractéristiques fondamentales des systèmes vivants sont leur complexité et leur adaptabilité: à chaque niveau de leur organisation, ce sont des systèmes complexes qui se transforment en fonction de leur environnement. Un système vivant peut donc réagir différemment à une perturbation du milieu suivant l'état dans lequel il se trouve. Il apparaît clairement que l'étude de la dynamique est de ce fait délicate. La difficulté d'approche résulte aussi dans la nature des outils utilisés (souvent issus de la physique) et qui peuvent structurer de façon incorrecte la pensée ou la nature du modèle. Ceci nous amène naturellement à nous poser la question: comment modéliser un système vivant et son adaptabilité ?

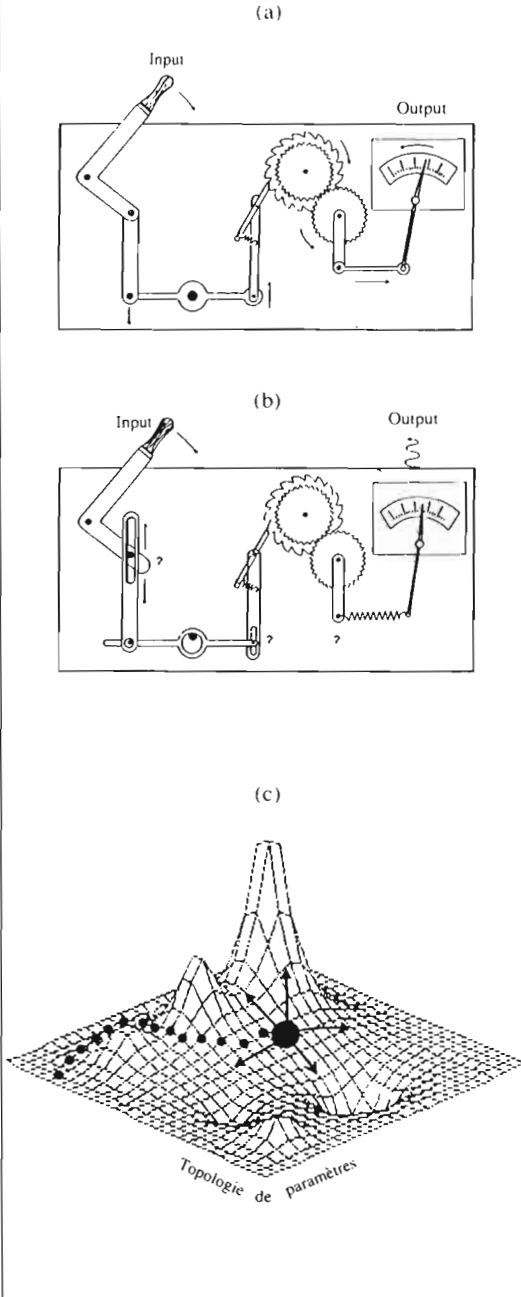
## MODÈLES PHYSIQUES ET MODÈLES BIOLOGIQUES

«The ecological Théâtre and the evolutionary Play», l'analogie d'Evelyn Hutchinson (1965) a pour lieu le théâtre où se succèdent les représentations avec des acteurs qui, éternellement, jouent la même pièce mais dont le jeu se transforme au fur et à mesure des représentations. Modéliser un système biologique revient à définir le décor du théâtre mais aussi à suivre les éventuelles modifications du jeu des acteurs.

Avant de modéliser un quelconque système, il est nécessaire d'identifier au préalable les mécanismes qui, pour un signal d'entrée (input), fournissent une réponse du système (output). Le modèle mécaniste de l'ingénieur est simple, même si la mécanique constitutive du système est complexe; il n'en demeure pas moins qu'à une perturbation donnée du système correspond une seule et unique réponse (fig. 1a). Un modèle biologique dérivé de la représentation du modèle mécaniste tente d'introduire la variabilité biologique par un système de perturbations aléatoires (à l'aide par exemple de ressorts et de jeu dans les rouages). A une perturbation donnée, correspond alors un ensemble de réponses possibles (fig. 1b). On peut à l'aide de cette représentation observer une certaine variabilité dans la réponse du système. Cette vision stochastique peut ne paraître que partiellement juste, car elle tend à présenter une certaine indépendance de la variabilité biologique. Elle est aussi limitée car elle néglige la possibilité de transformation du système. Une représentation de l'évolution d'un système vivant complexe serait plutôt celle d'une topologie de paramètres biologiques dans laquelle se déplace volontairement ou non un système biologique matérialisé par une bille (fig. 1c). Cette représentation a l'avantage de montrer qu'une impulsion (input) peut modifier la trajectoire biologique (output), c'est-à-dire modifier la valeur des paramètres qui la caractérise. Diverses réponses du système peuvent être observées selon la position du système sur la topologie au moment

Fig. 1

Modèles de dynamique des populations. a : Modèle mécaniste de l'ingénieur (d'après Mann, 1982); b : Modèle mécaniste du biologiste (d'après Mann, 1982); c : Modèle dynamiste du biologiste.



de l'impulsion. La position du système sur la topologie caractérise donc son état et la trajectoire, matérialisée ici par des pointillés, son évolution.

Pour illustrer cette façon simplifiée de modéliser la dynamique des systèmes, nous prendrons l'exemple de la notion d'équilibre et de stabilité des écosystèmes qui est différente parmi les écologistes et parmi les dynamiciens des populations (Peterman *et al.*, 1979). Pour les uns, les écosystèmes sont globalement stables ou éminemment instables, pour les autres il existe des frontières caractéristiques aux capacités de réponse d'un système. Dans ce dernier cas, les perturbations peuvent être absorbées jusqu'à une certaine limite; au-delà de cette limite, le système change ses caractéristiques. Un point de vue plus récent et plus dynamique émet que ces frontières ou limites de la réponse d'un système se modifient selon les contraintes externes et les changements propres au système (Holling, 1978). Notre compréhension des systèmes dépend des concepts utilisés qui sont divergents dans le sens où la modélisation de leur fonctionnement n'aura pas les mêmes fondements suivant le concept choisi. S'intéresser à la stabilité des systèmes ou à leur instabilité n'implique pas la même démarche, le même type de modèle. On peut ainsi imaginer que les modèles proposés par les figures 1a et 1b répondent mieux à la perception des systèmes capables de retrouver leur état d'équilibre après avoir été perturbés et que la figure 1c peut mieux rendre compte de l'évolution d'un système vers un autre état. Le point de vue sous lequel on se place détermine des visions très différentes de la dynamique des systèmes et de leur modélisation.

#### TEMPS DE RÉPONSE DES SYSTÈMES BIOLOGIQUES: UNE APPROCHE EN TERME DE PROCESSUS

L'inertie des systèmes biologiques introduit une première difficulté, celle du temps de réponse entre l'effet et la réponse du système. «Il y a deux sources de scandale pour l'esprit observant la nature: l'aléatoire (*i.e.* l'apparemment indéterminé) et le non local» (Thom, 1979). Définir l'état d'un système est un problème non local en biologie, car la nature des interactions dépend aussi du passé du système. Ainsi la réponse des systèmes biologiques n'est pas instantanée, car elle met en cause nombre de processus biologiques induits. Ceux-ci répondent de façon différée, s'opposant en cela aux systèmes physiques simples qui répondent de façon quasi instantanée. La première conséquence immédiate est: corrélations entre données simultanées ne signifient pas causalité. Les réactions étant différées, la «vie» du système se déroule rendant a posteriori nombre d'événements potentiellement responsables de l'effet. Une approche en terme de processus doit donc être privilégiée lorsque l'on veut analyser des systèmes biologiques. Comprendre l'état d'un système et ses trajectoires possibles c'est analyser son histoire, son inertie. La représentation topologique des systèmes que nous avons faite précédemment (fig. 1c) permet d'intégrer le temps (le passé) c'est-à-dire l'évolution des paramètres.

Plus le temps de réponse des systèmes est long, plus l'incertitude sur les causes possibles est grande. On peut ainsi définir, comme le faisait Claude Bernard en 1878 (*in* Mayr, 1974) deux types de causalité, une concerne les causes immédiates et l'autre les causes évolutives: il y aurait en quelque sorte deux biologies.

## LES DEUX BIOLOGIES

Nombre d'auteurs (Mayr, 1974; Potts et Wootton, 1984) montrent qu'un problème biologique ne peut être résolu que si l'on a élucidé à la fois les causes immédiates et les causes évolutives. Prenons un exemple: celui des migrations de poissons. Celles-ci sont le fruit d'un ajustement évolutif sur le long terme aux conditions du milieu, mais aussi d'un ajustement à court terme lié à une adaptabilité à des événements environnementaux locaux. La biologie moderne reconnaît ainsi deux catégories de causes correspondant à la biologie écologique, dont le sujet est l'étude des causes immédiates, et à la biologie évolutive, celle des causes lointaines. Les méthodes d'approche diffèrent: la première peut être abordée par les méthodes métriques (approche statistique, modélisation), l'autre par la comparaison des observations et leur interprétation (approche analogique ou interprétative). Une plus grande part de spéculation est introduite dans l'interprétation des changements à long terme pour ces raisons.

Un autre degré de complexification est, dans l'étude des systèmes, la multiplicité des causes.

## SUB-OPTIMALITÉ DES PROCESSUS.

Les populations de poissons sont confrontées à divers scénarios climatiques (ou environnementaux dans un sens plus restrictif) dans le milieu. Ceux-ci leur seront bénéfiques, néfastes ou indifférents. Les impératifs d'un individu ou d'une population sont a priori simples: les individus doivent assurer leur croissance et leur reproduction pour ensuite mourir selon une stratégie propre à l'espèce. Les individus d'une population «optimisent» en réalité ces différents critères qui sont parfois antagoniques. Ainsi investir une partie de son énergie pour se reproduire implique le plus souvent un ralentissement ou un arrêt de la croissance. La stratégie démographique adoptée par une espèce peut ainsi être optimale pour l'ensemble des paramètres, par rapport à une stratégie donnée, mais pas pour un paramètre pris isolément. Il y a une hiérarchisation des solutions adaptatives relatives à un problème donné (Meyer, 1981; O'Neill *et al.*, 1986). Il est donc vain, la plupart du temps, de rechercher à identifier un unique facteur explicatif de l'action du milieu sur les stocks de poisson. La nature des relations pouvant exister entre la dynamique d'un système et des variables environnementales est, la plupart du temps, multifactorielle. La réponse à plusieurs facteurs simultanés implique le plus souvent la sub-optimalité lorsque l'on considère un seul de ces facteurs. Il ne faut donc pas toujours s'attendre à trouver une variable simple qui permettra de contrôler toute la

dynamique du système. Même s'il existe de nombreux facteurs responsables de la dynamique du stock, il n'en demeure pas moins que l'on peut les hiérarchiser, par une analyse a priori des variables biologiques et écologiques susceptibles de jouer un rôle. Cette façon de procéder permettra en outre d'éviter d'introduire des corrélations non valides biologiquement.

La sub-optimalité soulève aussi le problème des relations de faible intensité entre certaines variables qui peuvent présenter une certaine réalité quant au contrôle de la dynamique des systèmes mais qui sont, d'un point de vue statistique, difficiles à identifier. De ce fait, on a peut-être parfois tendance à incriminer la qualité des données et leur représentativité pour justifier a posteriori des faibles relations trouvées.

## DISCONTINUITÉ ET NON-LINÉARITÉ DES INTERACTIONS

L'action des variables environnementales sur la dynamique des stocks n'est pas, le plus souvent, continue et linéaire; on trouvera de nombreuses illustrations dans le présent volume (Fréon, Mendelsohn, Orbi *et al.*). Il est facile d'imaginer que, pour une espèce, un accroissement de 2° C de la température du milieu n'aura pas le même effet sur la dynamique du stock si la température moyenne est de 15° C ou de 27° C. Dans un même ordre d'idée, l'action du climat n'est pas la même au cours du développement d'un individu, qu'il soit sous forme d'oeuf, de larve, de juvénile ou d'adulte. Ainsi, des conditions climatiques favorables à la survie d'une larve (turbulences faibles, stabilité du milieu) peuvent être peu favorables, voire défavorables, à des juvéniles ou à des adultes.

Les non-linéarités et les discontinuités qui existent entre la réponse fonctionnelle de tout organisme vivant et la variabilité climatique sont importantes, mais leur mise en évidence reste le plus souvent délicate.

## UNE APPROCHE EMPIRIQUE

Les réflexions théoriques précédentes font ressortir la complexité des systèmes vivants et de leur organisation. Est-ce à dire que leur étude est impossible? Plutôt que de refuser toute modélisation sous prétexte de cette complexité, essayons de tirer partie des précédentes remarques afin de proposer des méthodes d'approche. «Même s'il existe un monde réel, même s'il existe une vérité, il n'est possible de l'atteindre que dans l'univers du discours, du langage, et notre connaissance de l'univers est celle d'un modèle de l'univers» (Danchin, 1979). Il faut donc bâtir une théorie, une proposition de fonctionnement, en attendant qu'elle soit abandonnée au profit d'une meilleure car, comme le souligne Popper (1969), «la vérité ne parle pas».

Les mécanismes d'action d'une variable physique sur une variable biologique ne sont pas simples. L'étude des systèmes écologiques complexes, c'est-à-dire de ceux où il existe des interactions dynamiques entre les différentes composantes, peut être perçue analytiquement ou

de façon empirique. Un paradoxe subsiste. Si la compréhension passe par l'analyse structurale (ou approche analytique), dans laquelle on s'attache à démontrer les mécanismes du système, l'esprit est alors satisfait car il peut associer à la «réalité biologique» un modèle «compréhensif». La démarche présente cependant un caractère réductionniste; de plus, en l'état actuel de nos connaissances, il est difficile pour l'étude des relations "climat-pêche" de calibrer ce type de modèles. Les données disponibles sont des données climatiques assez grossières (données de températures, de salinité, de vent...) et les données concernant les stocks sont essentiellement des données de pêche (effort de pêche, prise par unité d'effort). Une autre forme de modélisation peut être faite en abordant le fonctionnement du système de façon globale, c'est-à-dire en ne considérant que sa réponse pour un signal d'entrée et en ne démontant pas la mécanique interne du système. Si la calibration des paramètres est relativement aisée pour ce type de modèle, en substance, leur interprétation demeure spéculative. La démarche est à caractère holistique. De plus, il n'est pas possible d'explorer le comportement du système en dehors des limites de l'étude puisqu'on ne sait pas comment agissent les facteurs clés. Ces modélisations, malgré leurs limitations, restent intéressantes pour diverses raisons:

- elles n'analysent pas les propriétés d'un système à partir des propriétés de ces composants; elles peuvent intégrer ainsi la diversité et la complexité des interactions entre les éléments du système;
- les études comparatives de mêmes espèces vivant dans des écosystèmes semblables peuvent procurer une plus grande confiance dans les résultats obtenus;
- l'interprétation biologique et écologique de ces modèles faite a posteriori permet de les valider et d'orienter les recherches;
- le faible coût de mise en oeuvre qu'elles nécessitent.

Ces approches empiriques sont par conséquent complémentaires et souvent préalables aux approches analytiques exploratoires et elles répondent, semble-t-il, assez bien aux préoccupations théoriques que nous avons soulevées précédemment.

### LES TROIS ÉCHELLES TEMPORELLES DE PERCEPTION

Lorsque l'on veut modéliser la dynamique d'un écosystème d'upwelling côtier, la difficulté est de choisir les variables les plus représentatives d'un phénomène donné et d'estimer correctement leurs fluctuations. La démarche initiale consiste donc à identifier les variables susceptibles d'avoir un rôle significatif sur les mécanismes mis en jeu pour une échelle de temps et d'espace. Les variables connues pour jouer un rôle déterminant ne sont pas mesurées directement dans le milieu. Il peut s'agir par exemple de caractériser un niveau d'enrichissement trophique du milieu: les mesures physiques et biologiques nécessaires à une telle estimation ne sont pas, la plupart du temps, réalisées, car difficiles

et coûteuses. On utilise donc des variables plus faciles à mesurer et possédant un certain degré de liaison avec le processus étudié. Ces variables auxiliaires permettent d'appréhender avec plus ou moins de légitimité le fonctionnement du système.

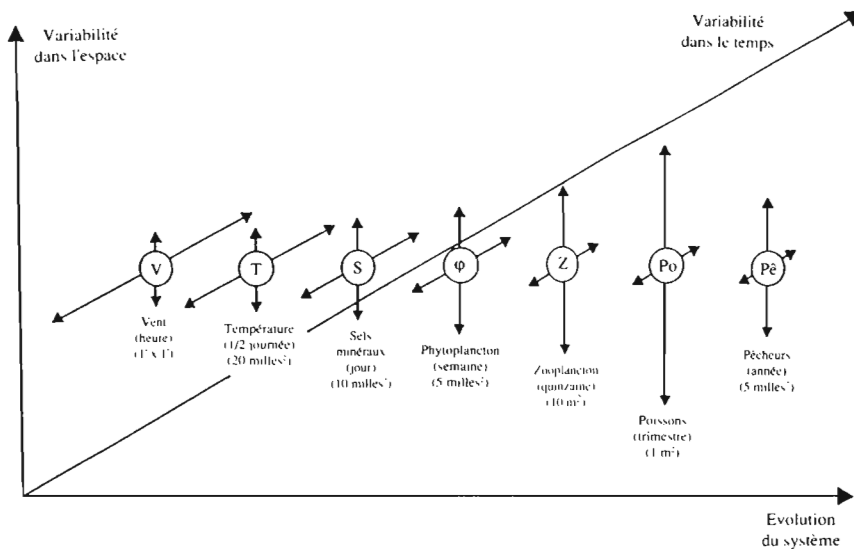
Lorsque l'on progresse dans un système pélagique, les principales variables couramment mesurées sont successivement: la vitesse et la direction des vents, la température de l'eau, les teneurs en sels minéraux, le phytoplancton, le zooplancton et les poissons pélagiques. Au cours de l'évolution de l'écosystème, la variabilité dans l'espace des différents maillons va en augmentant, tandis que la variabilité dans le temps (pour une région donnée) va en diminuant (Fréon, 1988, fig.2). Il est nécessaire d'avoir ce schéma en tête lorsque l'on veut relier la variabilité biologique à une variabilité environnementale. Une difficulté supplémentaire intervient dans l'analyse comparée des processus physiques et biologiques: quelle est la strate spatio-temporelle des variables physiques qu'il faut prendre en compte pour caractériser la variabilité biologique observée ? Il n'y a vraisemblablement pas de réponse satisfaisante à cette question et ce n'est qu'une bonne connaissance des processus mis en jeu qui peut amener à considérer certaines solutions. Les échelles spatio-temporelles des processus physiques et biologiques peuvent être différentes: certains mécanismes physiques à court terme peuvent ainsi avoir une incidence sur les fluctuations des stocks à moyen terme. Trois strates temporelles qui correspondent à des problématiques différentes de la dynamique des stocks sont cependant intéressantes à étudier car elles semblent avoir une réalité en terme de dynamique des populations et un intérêt pour les pêcheries (Cury, 1989).

#### *Le court terme: fonctions descriptives et processus spatio-temporels*

Avec une échelle de temps fine, de l'ordre de la semaine ou de la quinzaine, on s'intéresse plus particulièrement à la disponibilité du poisson, c'est-à-dire à sa présence dans une zone de pêche. C'est essentiellement par le jeu des déplacements horizontaux et verticaux des concentrations que le poisson est rendu disponible. La liaison pêche-climat apparaît a priori de façon simple: l'individu recherche dans le milieu certaines conditions (trophiques, hydrologiques ou de reproduction) qui lui conviennent. Il se déplacerait à la recherche de ces conditions favorables. Les enrichissements locaux, si l'on retient ce facteur comme important pour la dynamique à court terme, ne sont pas instantanés: il existe un temps de réponse propre au développement de chacun des niveaux trophiques. Si l'on utilise des variables environnementales pour caractériser la dynamique trophique du système, il est nécessaire d'intégrer dans l'analyse les temps de réponse de ces niveaux intermédiaires: une analyse en terme de processus s'avère importante pour traiter les aspects temporels. Un autre type de difficulté intervient lorsque la dimension spatiale fait partie intégrante de la dynamique du système. En effet, nombre d'événements font que les distribu-

Fig. 2

Schématisation de la variabilité dans le temps et dans l'espace des différents maillons d'un système de production dans une région d'upwelling côtier (d'après Fréon, 1988).



tions locales ne sont pas une fonction simple et directe du biotope et de ses ressources: inertie des réponses, interaction avec d'autres espèces, etc... Les distributions locales ne sont pas indépendantes des conditions environnementales qui peuvent exister dans des zones géographiquement proches. Les fluctuations de disponibilité dépendent d'autres événements que de la seule dynamique de l'environnement dans une zone donnée. La connectivité spatiale et les temps de réponse des systèmes biologiques rendent la démarche en terme de *processus* indispensable.

L'analyse multivariée des séries temporelles peut être l'outil utilisé pour tenter de comprendre spatio-temporellement ces fluctuations à court terme. L'intérêt d'une telle méthode statistique est de pouvoir tenir compte d'une certaine «mémoire» contenue dans les séries chronologiques. On peut ainsi rendre partiellement compte du fait que la disponibilité du poisson peut être due à des événements biologiques ou climatiques éloignés temporellement et spatialement. Cette technique permet d'identifier empiriquement certaines séquences climatiques ou biologiques expliquant une partie de la variabilité contenue dans les séries à expliquer. La notion de cause unique et ponctuelle est ainsi abandonnée et remplacée par celle de *fonction*. Cette relation fonctionnelle pluraliste semble mieux rendre compte du raisonnement en terme de processus développé dans l'introduction. Elle est en cela plus dynamique que la démarche consistant à comparer, à un instant donné, la

disponibilité du poisson aux données climatiques concomitantes, pratique courante dans ce type d'étude. Cette notion de fonction introduit une différence fondamentale entre une simple étude de corrélation et l'approche en terme de processus (que l'on décrit par une fonction), dans le sens où il existe plusieurs scénarios pouvant induire une réponse identique du système. Ce raisonnement s'avère a priori plus satisfaisant pour justifier le fait que des disponibilités identiques peuvent être observées pour des situations climatiques différentes. Les fonctions statistiques utilisées peuvent permettre d'identifier, grâce aux modèles autorégressifs, certains processus temporels et spatiaux responsables des fluctuations de disponibilité (Mendelssohn et Roy, 1986; Mendelssohn et Cury, 1987, 1989). Un des facteurs importants pour les déplacements à court terme serait d'ordre trophique et lié à la dynamique des upwellings. Les temps de réponse à un enrichissement local et temporaire peuvent être ainsi quantifiés.

La nature généralement non linéaire de l'impact des fluctuations climatiques sur la dynamique des stocks a été soulignée. La linéarité n'est pas de règle dans le monde du vivant: les systèmes réagissent différemment suivant les situations rencontrées. La nature non linéaire des interactions à court terme peut être abordée grâce à l'utilisation des transformations optimales dans les régressions multiples (Breiman et Friedman, 1985). Cette technique statistique dont l'utilisation en dynamique des populations marines est nouvelle (Mendelssohn et

Cury, 1987, 1989; Mendelssohn et Mendo, 1987) s'avère être d'un grand intérêt pour ce type d'étude. Elle revêt un caractère heuristique en permettant de connaître les domaines de validité des modèles linéaires ainsi que les valeurs des paramètres pour lesquelles on observe des discontinuités.

*Le moyen terme: non-linéarité, discontinuité et sub-optimalité des interactions*

D'une année sur l'autre, l'abondance du stock est plus ou moins importante et la pêche est plus ou moins bonne. Que le poisson soit abondant une année est essentiellement dû au fait d'un bon recrutement dans la pêcherie, d'un fort taux de survie et d'une bonne croissance des individus. La difficulté de modéliser l'abondance du stock d'adultes résulte ici du choix de mesures environnementales représentatives permettant de caractériser, la plupart du temps, un niveau d'enrichissement du milieu. La notion de capacité biotique variable selon l'intensité des upwellings saisonniers a été le concept écologique clé de cette modélisation. Les modèles non linéaires utilisés pour analyser les fluctuations interannuelles d'abondance des poissons pélagiques sont issus de la dynamique des populations classiques (modèles globaux). On trouvera une présentation détaillée de ces modèles ainsi que des exemples d'application chez Fréon (présent volume). L'introduction de variables environnementales dans les modèles globaux permet de considérer deux facteurs comme responsables des niveaux d'abondance observés: les prélèvements dus à la pêche et l'effet des enrichissements des upwellings. La calibration de ces modèles permet de mieux comprendre l'importance des effets climatiques sur le niveau d'abondance des stocks. La réussite de la pêche une année est fonction de son activité (effort de pêche) mais aussi des conditions qui ont prévalu durant l'année de la pêche et les années précédentes, c'est-à-dire sur le recrutement ainsi que sur la survie et la croissance des individus.

D'autres méthodes d'approche sont possibles. Ainsi, les relations existant entre le succès annuel du recrutement et l'intensité de l'upwelling ont été proposées par Cury et Roy (1989) et Orbi *et al.* (présent volume) en utilisant l'analyse des transformations optimales dans les régressions multiples.

*Le long terme: biologie évolutive et modèles qualitatifs*

Sur le long terme, les fluctuations d'abondance observées peuvent être le fruit de l'évolution de la stratégie démographique développée par l'espèce en relation avec le milieu. A une approche écologique, se superpose alors une approche évolutionniste lorsque la strate temporelle retenue devient beaucoup plus importante que la durée de vie des espèces.

Les stratégies adaptatives des espèces sont le fruit de pressions sélectives passées et présentes. Comprendre la nature des solutions de survie adoptées par les espèces, leur relation avec le milieu et leurs modifications permet un degré de compréhension supplémentaire à la dynamique de population de ces espèces en y introdui-

sant un aspect qualitatif. La dynamique qualitative comparée des espèces permet de mieux comprendre certains aspects de la dynamique quantitative (Cury et Fontana, 1988).

Les exemples de bouleversements écologiques, avec apparition ou disparition d'une espèce sont fréquents et importants pour les pêcheries. Ce sont très souvent de véritables «catastrophes écologiques» qui peuvent perturber toute la dynamique d'un écosystème (Cury, 1988; Caverivière, présent volume). Comment appréhender de telles fluctuations sur le long terme, c'est-à-dire sur des échelles de temps de l'ordre de décennies ou de siècles? Une première approche est de considérer les grands changements climatiques qui ont eu lieu dans la zone d'étude et qui sont parfois importants (Roy, présent volume). La confrontation de ces profondes variations climatiques avec les modifications à long terme des populations de poissons ne sont pas souvent reliées. En analysant les séries chronologiques disponibles sur le long terme, il semble difficile d'identifier des facteurs climatiques simples susceptibles d'expliquer les changements à long terme des populations. Les approches statistiques sont souvent inadaptées, car trop d'événements sont potentiellement rendus possibles en terme de causalité. Les extinctions temporaires semblent faire partie de l'histoire naturelle de ces populations. Pourquoi certaines espèces disparaissent-elles sporadiquement d'un milieu et réapparaissent-elles parfois très longtemps après? L'analyse comparative des stratégies démographiques ainsi qu'une approche en terme de biologie évolutive peut permettre de résoudre certains aspects des fluctuations d'abondance des espèces (Sinclair, 1988; Cury, 1988).

Même si l'approche de la dynamique des populations reste le plus souvent très spéculative, il apparaît capital, comme le souligne Meyer (1982), «d'étudier s'il existe des stratégies adaptatives propres aux populations, aux communautés et aux écosystèmes si l'on espère, d'une part, comprendre comment et pourquoi la structure et le fonctionnement de tels systèmes dépendent de leur passé et conditionnent leur avenir et, d'autre part, modéliser cette structure et ce fonctionnement autrement que sous une forme mécaniste fixe».

## DISCUSSION

Les tentatives de quantification des fluctuations de l'environnement sur la dynamique des stocks ou bien celle des pêcheries restent rares, même si elles revêtent une importance capitale (Cushing, 1982; Bakun, 1986). Nous proposons une façon d'appréhender la dynamique, en réduisant la problématique de ces relations, en suivant une stratification temporelle et en proposant certains concepts qui permettent de développer différents types d'approche. Les travaux sur la dynamique des systèmes complexes de Holling (1978), de Allen (1988, présent volume) ou de Allen et McGlade (1986; 1987; 1989), reprenant des modèles analytiques conçus comme des outils exploratoires, proposent d'autres voies originales et novatrices pour résoudre ces problèmes.



MILLET: Peut-on hiérarchiser l'importance des difficultés présentées ?

CURY: La difficulté majeure pour analyser un système vivant est peut-être liée à l'adaptabilité des systèmes; les systèmes vivants sont des entités complexes qui se transforment au cours du temps et selon les contraintes du milieu; ainsi, la dynamique des populations peut plus ou moins rapidement se modifier qualitativement. Ce problème est à l'heure actuelle très difficile à aborder. De toute évidence, on peut hiérarchiser l'importance des difficultés de façon plus satisfaisante dans le court terme que dans le long terme où un grand nombre de facteurs et de mécanismes sont potentiellement responsables de l'effet considéré. J'insisterais sur les non-linéarités qui existent entre l'impact des fluctuations environnementales et les réponses des systèmes vivants; ces non-linéarités sont d'une grande difficulté à identifier dans la mesure où elles se heurtent à une insuffisance d'outils et de méthodes d'analyse. Pour terminer et répondre de façon directe à votre question, je dirais que notre principal objectif est de hiérarchiser l'importance des différents facteurs, tout en gardant à l'esprit que le système étudié se transforme ainsi que les relations avec les facteurs extrinsèques.

FRÉON: Le troisième modèle présenté (topologie des paramètres) paraît trop descriptif; ne pourrait-il pas intégrer les deux premiers modèles en y introduisant la variable temps.

CURY: Effectivement le troisième modèle est idéal, mais trop descriptif: on peut cependant s'en approcher en identifiant les modèles mécanistes (les deux premiers modèles) qui pourront fonctionner à un moment donné de l'évolution du système, mais qui ne pourront être utilisés que durant une certaine période de la «vie» du système.

GARCIA: Il s'agit plus de problèmes que de questions; on peut se demander comment cela conduit à l'action.

CURY: L'action ne peut, à mon avis, être dictée que si l'on comprend certains facteurs agissants et la nature de leur action. Je définis un cadre théorique de travail ainsi que les principaux problèmes qui se posent afin de proposer une interprétation de ce que l'on observe. C'est une méthode d'approche, les résultats et les interprétations viennent ensuite et enfin l'action.

FRÉON: Le modèle topologique illustre le fait que le système peut évoluer vers des situations particulières, vers une nouvelle «niche écologique», correspondant à des changements qualitatifs apparus dans la population (cas de la sardinelle dans le système ivoiro-ghanéen). Les deux premiers types de représentations ne peuvent pas décrire un changement de situation.

- Allen, P. 1988. Why the whole is greater than the sum of the parts ? *In*: W. Wolf, C.J. Soederand F.R. Drepper(eds.) Ecodynamics. Springer Verlag. p. 2-30.
- Allen, P. and J.M. McGlade. 1986. Dynamics of discovery and exploitation: the case of the Scotian shelf fisheries. *Can. J. Fish Aquat. Sci.*, 43: 1187-1200.
- Allen, P. and J.M. McGlade. 1987. The modelling of human systems: a fisheries example. *European Journal of Operational Research*, June.
- Allen, P. and J.M. McGlade. 1989. Optimality, adequacy and the evolution of complexity. *In*: P.L. Christiansen and R.D. Parmentier (eds.) Structure, coherence and chaos in dynamical systems. . Manchester, University Press, p. 3-21.
- Bakun, A. 1986. Definition of environmental variability affecting biological processes in large marine ecosystems. *In*: K. Sherman and L. M. Alexander(eds.) Variability and management of large marine ecosystems. AAAS Selected Symposium, 99: 87-106.
- Breiman, L. and J.H. Friedman. 1985. Estimating optimal transformations for multiple regression and correlation. *J. Amer. Stat. Assoc.*, 80: 580-619.
- Cury, P. 1988. Pressions sélectives et nouveautés évolutives: une hypothèse pour comprendre certains aspects des fluctuations à long terme des poissons pélagiques côtiers. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 45 (6): 1099-1107.
- Cury, P. 1989. Approches modélisatrices des relations à court, moyen et long termes entre la dynamique des stocks de poissons pélagiques côtiers et les fluctuations climatiques. Thèse de Doctorat de Biomathématiques. Université Paris VII, 258p.
- Cury P. et A. Fontana. 1988. Compétition et stratégies démographiques comparées de deux espèces de sardinelles (*Sardinella aurita* et *Sardinella maderensis*) des côtes ouest-africaines. *Aquat. Living. Resour.*, 1: 165-180.
- Cury, P. and C. Roy. 1989. Optimal environmental window and pelagic fish recruitment success in upwelling areas. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 46:670-680.
- Cushing, D. H. 1982. Climate and fisheries. Academic Press, New York and London, 373p.
- Danchin, A. 1979. Placage et modèle totalitaire. *In*: P. Delattre et M. Tellier (eds.), Elaboration et justification des modèles: applications en biologie. Maloine, Paris, p. 39-56.
- Fréon, P. 1988. Réponses et adaptations des stocks de clupéidés d'Afrique de l'ouest à la variabilité du milieu et de l'exploitation: Analyse et réflexion à partir de l'exemple du Sénégal. Etudes et Thèses, ORSTOM, 287 p.
- Holling, C.S. (ed.). 1978. Adaptive Environmental Assessment and Management. John Wiley & Sons, London.
- Hutchinson, G.E. 1965. The ecological theatre and the evolutionary play. Yale University Press, New Haven.
- Mann, K.H. 1982. Ecology of coastal waters: a systems approach. University of California Press. Studies in Ecology, vol. 8. 322p.
- Mayr, E. 1974. Populations, espèces et évolution. Hermann. Paris. 496p.
- Mayr, E. 1982a. The growth of biological thought. Belknap Press of Harvard University Press. 974p.
- Mayr, E. 1982b. Biology is not postage stamp collecting. *Science*, 216: 718-720.
- Mendelssohn, R. and P. Cury. 1987. Fluctuations of a fortnightly abundance index of the Ivoirian coastal pelagic species and associated environmental conditions. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 44: 408-428.
- Mendelssohn, R. and P. Cury. 1989. Temporal and spatial dynamics of a coastal pelagic species *S. maderensis* off the Ivory Coast. *Can. J. Fish Aquat. Sci.*, 46: 1686-1697.



- Mendelssohn, R. and J. Mendo. 1987. Exploratory analysis of anchoveta recruitment off Peru and related environmental series. p. 294-306. *In*: D. Pauly and I. Tsukayama (eds.), The Peruvian anchoveta and its upwelling ecosystem: three decades of change. ICLARM studies and Reviews 15, 351p. IMARPE, Callao, Peru; GTZ, Eschbom, Federal Republic of Germany; and ICLARM, Manila, Philippines .
- Mendelssohn, R. and C. Roy. 1986. Environmental influences of the French, Ivory-coast, Senegalese and Moroccan tuna catches in the gulf of Guinea. *In*: Proceedings of the ICCAT Conference on the International Skipjack Program. Comptes-rendus de la Conférence ICCAT sur le Programme de l'Année Internationale du Listao. Actes de la Conferencia ICCAT sobre el Programa de Año Internacional del listao. Madrid, ICCAT, 170-188.
- Meyer, J.A. 1982. Les modèles de simulation de la dynamique du plancton: nature, utilisation et limites. *In*: R. Pourriot (ed.). Ecologie du plancton des eaux continentales. Masson, Paris, p.147-193.
- Peterman, R.M., W.C. Clark and C.S. Holling. 1979. The dynamics of resilience: shifting stability domains in fish and insect systems. *In*: R.M. Anderson, B.D. Turner and L.R. Taylor (eds.). Population dynamics. Blackwell Scientific Publications, London, p. 321-341.
- Popper, K. 1969. Conjectures and refutations. Routledge and Kegan Paul.
- Potts, G.W. and R.J. Wootton. 1984. Fish reproduction: Strategies and tactics. Academic Press. 410p.
- Prigogine, I. et I. Stengers. 1979. La nouvelle alliance. Gallimard, Folio-essais, Paris, 439p.
- Sinclair, M. 1988. Marine populations: an essay on population regulation and speciation. Washington Sea Grant Program. University of Washington Press, 252p.
- Thom, R. 1979. Modélisation et scientificité. *In*: P. Delattre et M. Tellier (eds.), Elaboration et justification des modèles: applications en biologie. Maloine, Paris, p.21-29.