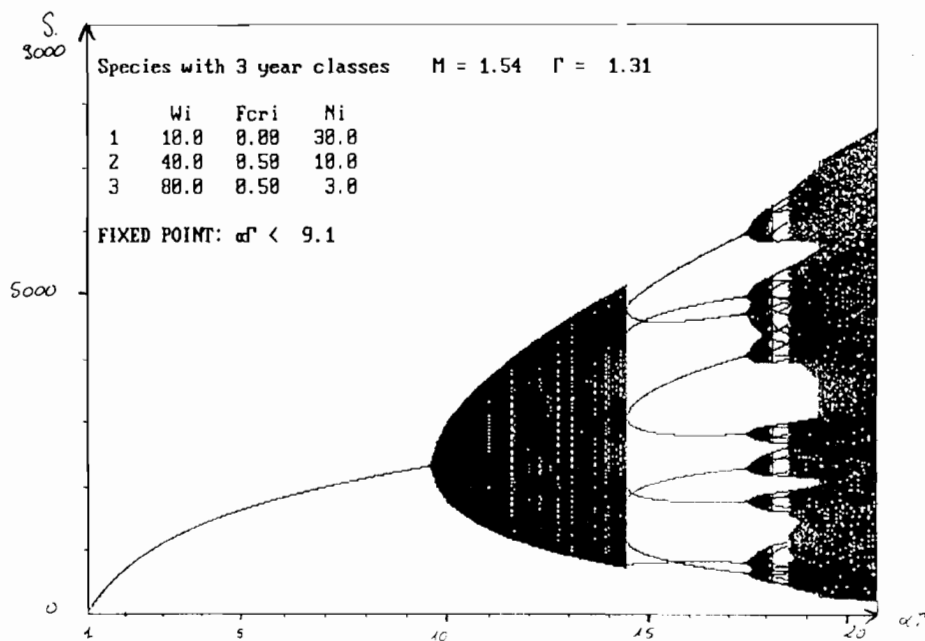


Université Paris VII

Année 1989-1990

**SIMULATIONS DE LA DYNAMIQUE INSTABLE
DES STOCKS DE PETITS POISSONS PELAGIQUES COTIERS:**

**BIFURCATIONS ET CHAOS
LIES A LA FORME DE LA RELATION STOCK PARENTAL/PROGENITURE.**



Christophe LE PAGE

Mémoire de D.E.A.
Biomathématiques et Biostatistiques

Directeur de stage: Philippe CURY
Organisme d'accueil: ORSTOM - Centre de Dakar-Thiaroye.

INTRODUCTION

PREMIERE PARTIE: DEFINITION DE L'INSTABILITE DES RESSOURCES PELAGIQUES COTIERES.

1. Des niveaux de capture très fluctuants.
2. Une instabilité propre à la dynamique de ces espèces ?
3. Caractérisation de la dynamique des stocks de petits pélagiques côtiers.

DEUXIEME PARTIE: LES PETITS PELAGIQUES COTIERS ET LA RELATION STOCK/RECRUTEMENT.

1. Recrutement et phénomènes densito-dépendants.
2. Comment modéliser la relation stock/recrutement ?
3. Quelques exemples de graphes stock/recrutement - Ajustement aux courbes "classiques".

TROISIEME PARTIE: CARACTERISATION DE LA DYNAMIQUE D'UNE POPULATION SIMULEE PAR UN MODELE AUTOREGENERANT INTEGRANT UNE RELATION STOCK/RECRUTEMENT DE TYPE RICKER.

1. Algorithme - Formulation des processus dynamiques.
2. Dynamique des situations équilibrées - Le paradoxe de la droite de remplacement.
 - a. Suivi graphique de l'évolution du stock.
 - b. Visualisation "en continu" de l'évolution de la dynamique du stock: le schéma de bifurcation.
 - c. Le paradoxe de la droite de remplacement pour les espèces à générations recouvrantes.
3. Dynamiques d'espèces à générations recouvrantes.
 - a. Transition d'un schéma de bifurcation pour espèce à générations non-recouvrantes à un schéma pour espèce à générations recouvrantes.
 - b. Sensibilité de la dynamique au mode de répartition de la fécondité au sein des classes d'âge de géniteurs.
 - c. Essai de caractérisation du processus dynamique.
4. Impact de la pêche sur un tel régime dynamique.

CONCLUSION

BIBLIOGRAPHIE - ANNEXES

INTRODUCTION

Les populations animales semblent posséder la capacité de réguler leur niveau d'abondance (résilience). Elles peuvent être qualifiées d'écologiquement stables si elles persistent pendant un grand nombre de générations, et d'écologiquement instables si elles ne persistent que pendant un nombre réduit de générations. L'instabilité se caractérise donc par des phases de changements brusques et radicaux du niveau de population, alors que la stabilité est caractérisée par l'émergence d'un état équilibré.

Dans le monde animal, les exemples d'instabilité les plus frappants se rencontrent parmi les organismes à durée de vie très courte, comme les bactéries, par exemple, mais certaines espèces à organisation plus complexe suivent des dynamiques présentant les mêmes caractéristiques.

C'est par exemple le cas, en milieu marin, des espèces de poissons pélagiques côtiers (sardines, anchois, etc...). L'exploitation de ces poissons revêt un enjeu économique énorme, leurs captures représentant (en tonnage) le tiers du total mondial des ressources halieutiques. Ceci justifie les nombreuses recherches portant sur les phases de changements brusques et radicaux récemment observées chez certaines de ces espèces et présentées dans la première partie de cette étude. Comprendre la dynamique instable de ces stocks est actuellement un des enjeux les plus importants du monde halieutique. Cette étude s'inscrit dans cette optique.

Pour reproduire la variabilité observée, le modélisateur a souvent recours à l'addition d'un terme aléatoire. Cependant, certaines équations déterministes décrivant l'évolution de la taille d'une population ont également la propriété d'exhiber des comportements caractérisés par une forte variabilité. Ainsi en 1976, May attirait l'attention des scientifiques sur le comportement très complexe d'équations aux différences du premier ordre ($X_{t+1} = f(X_t)$) non-linéaires pourtant très simples: au delà d'un certain seuil de leur paramètre, ces équations produisent des fluctuations imprédictibles, de nature apparemment aléatoires.

Un tel comportement, qualifié de "chaotique", permettrait d'expliquer l'instabilité d'une population animale sans invoquer l'imprédictibilité de l'environnement, ni les erreurs sur les données. Encore faudrait-il réussir à valider la fonction proposée et à prouver que les valeurs de paramètres pour lesquelles la dynamique est chaotique appartiennent à la gamme des valeurs observées pour l'espèce considérée.

Les équations aux différences du premier ordre sont susceptibles de décrire la dynamique de populations à générations non-recouvrantes: l'ensemble de la reproduction est assurée par une seule et même génération. La discrétisation d'un tel système tient à sa structure démographique extrêmement simple, aussi cette discrétisation peut être qualifiée de "structurelle".

En ce qui concerne les poissons, plusieurs générations coexistent. Cependant, la période annuelle de reproduction - encore appelée "saison de ponte" - est relativement restreinte. Cette saisonnalité permet de bien identifier les différentes cohortes (ou classes d'âge) constituant la population. Comme les générations coexistantes sont distinctes, le modélisateur peut encore envisager l'usage de systèmes discrétisés. La discrétisation du système peut dans ce cas être qualifiée de "fonctionnelle", car liée au mode de fonctionnement discontinu du processus de reproduction. L'équation décrivant l'évolution de la taille de la population s'écrit alors: $R = F(S)$, R représentant le recrutement (nombre de jeunes individus s'intégrant pour la première fois au le stock parental) et S la biomasse féconde (poids total des femelles sexuellement mûres au moment de la ponte). La fonction F symbolise la relation stock/recrutement.

Dans la seconde partie de cette étude, les différentes relations stock/recrutement proposées pour les stocks de poissons, et particulièrement les petits pélagiques côtiers seront présentées. La relation proposée par Ricker en 1954:

$$R = \alpha S e^{-\beta S} \quad (2).$$

qui semble, nous le verrons, convenir pour ces espèces, s'avère être équivalente (aux notations près) à une formulation mathématique présentée par May en 1976 et dont la dynamique est chaotique:

$$X_{t+1} = X_t \cdot \exp(r(1 - X_t/K)) \quad (3).$$

La validité de la relation de Ricker n'a encore jamais été établie de manière suffisamment rigoureuse pour être utilisée de manière opérationnelle par les modèles de gestion des pêcheries (Fletcher et Deriso, 1988). Certains chercheurs pensent qu'il faut se donner davantage de moyens pour récolter des données de manière plus fiable, afin de pouvoir mieux estimer les paramètres du modèle. Cependant, il est tout autant indispensable d'étudier dans le détail son comportement mathématique afin de vérifier s'il n'est pas incompatible avec la dynamique particulière de ces stocks.

PREMIERE PARTIE: DEFINITION DE L'INSTABILITE DES RESSOURCES PELAGIQUES COTIERES.

Ayant colonisé les zones d'upwelling, lieux de remontées d'eaux froides et riches en sels nutritifs constituant les principales sources d'enrichissement trophique des milieux marins, les espèces pélagiques côtières sont susceptibles de développer des biomasses énormes. L'exploitation de ces formidables sources de protéines animales peut devenir la principale activité économique d'un pays (ce fut le cas du Pérou avec l'anchois à la fin des années 1960). Malheureusement, cette activité souffre trop souvent de l'irrégularité du niveau des captures. Le schéma classique de bon fonctionnement d'une pêcherie repose

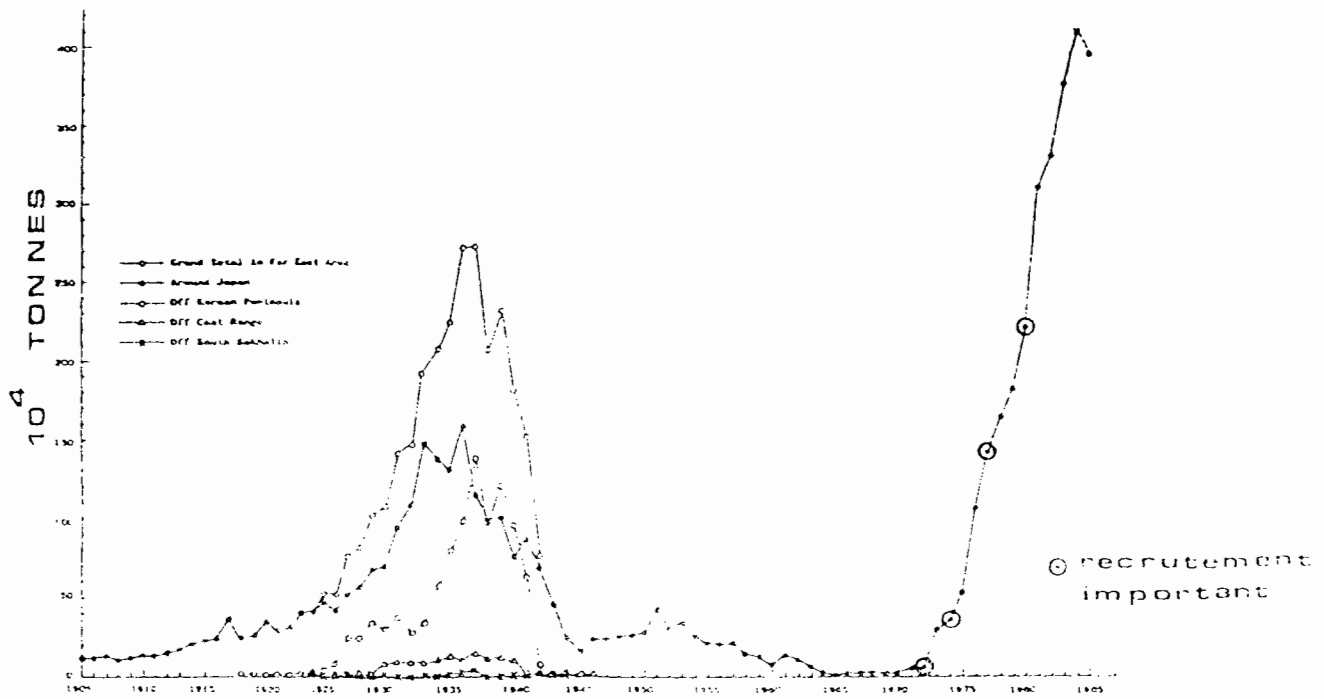


Figure 1: Captures de sardine du Japon (*Sardinops melanostica*) (d'après Cury, 1988).

en effet sur des apports relativement stabilisés afin que toute une filière, nécessaire à une utilisation optimisée de la ressource, puisse s'organiser.

1. Des niveaux de capture très fluctuants.

La documentation la plus abondante porte sur les espèces exploitées par l'homme pendant de longues périodes. Nous présenterons deux exemples extrêmement connus pour leur importance économique: celui de la sardine du Japon (Sardinops melanosticta) et celui de l'anchois du Pérou (Engraulis ringens).

*** La sardine du Japon.**

Les différentes sous-populations regroupées sous la dénomination commune "sardine du Japon" ont été exploitées intensivement durant la période 1930-1940. Les débarquements atteignirent plus de 2.5 millions de tonnes (cf fig. 1). Après un effondrement spectaculaire qui eut lieu dans les années 1943-1945, les stocks furent réduits durant une trentaine d'année à un niveau très bas, puis, après cette phase d'absence extrêmement longue dans la pêcherie, une récupération rapide et soutenue de la sous-population du Pacifique eut lieu à partir de 1973, sans que l'on connaisse vraiment les facteurs d'un tel changement. Aujourd'hui, on pêche environ quatre millions de tonnes de sardines autour du Japon, soit deux fois plus que durant la période précédente (Cury, 1988).

*** L'anchois du Pérou.**

La pêcherie d'anchois de l'upwelling péruvien a été la plus grande pêcherie du monde. Après une croissance rapide de son activité à partir des années soixante, la flottille débarquait durant la période allant de 1965 à 1971 entre 7.2 et 12.3 millions de tonnes. Un effondrement du stock eut lieu en 1972-1973 et depuis, les captures ne dépassent pas 4 millions de tonnes (Cury, 1988).

Cette alternance de phases de prospérité et de phases d'extinction semble être une caractéristique des petits pélagiques côtiers (tout récemment encore, on notait un recouvrement spectaculairement marqué et rapide du stock ivoirien de sardinelles (Sardinella aurita). Un certain nombre de travaux réalisés à partir de données antérieures à l'essor des pêcheries modernes présentent les mêmes résultats, ce qui semblerait indiquer que ces fluctuations font partie intégrante de la dynamique de ces espèces.

2. Une instabilité propre à la dynamique de ces espèces ?

A partir des faits relatés dans la littérature ancienne concernant l'activité des pêcheries de sardine du Japon, Tsuboi (1984) a pu mettre en évidence environ six périodes durant lesquelles cette espèce a été abondante depuis le 17^{ème} siècle.

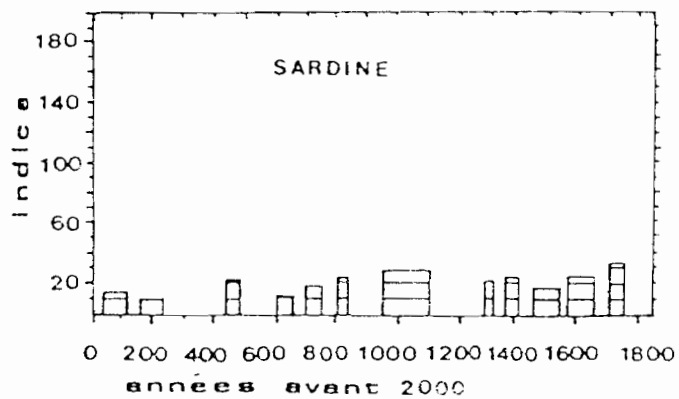


Figure 2: Indices d'abondance de la population de sardine du Pacifique établis à partir du nombre d'écaillés trouvé dans les sédiments anaérobiques du bassin de Santa Barbara (d'après Soutar et Isaacs, 1969).

Les durées des périodes de faible abondance sont très variables puisque comprises entre 20 et 100 ans.

Des travaux paléocéologiques ont par ailleurs permis de prouver l'existence de fluctuations des niveaux d'abondance d'un stock hors pêcheries. Les études des taux de dépôts d'écaillés dans les sédiments anaérobies effectuées par Soutar et Isaacs (1969, 1974) pour la sardine du Pacifique (*Sardinops sagax*) (cf figure 2), par Shackleton (1986) pour l'anchois (*Engraulis japonicus*) et le pilchard (*Sardinops ocella*) des côtes de Namibie ont permis de démontrer l'existence d'importantes fluctuations du niveau de biomasse bien avant le début de l'activité des pêcheries. De même, l'interprétation des structures sédimentaires et la datation au carbone 14 ont permis à De Vries et Percy (1982) de montrer que les biomasses d'anchois du Pérou ont grandement fluctué depuis 16000 ans.

Ces résultats sont à considérer avec prudence, car le comportement migratoire fait que ces espèces n'ont peut être pas toujours été présentes dans la zone d'échantillonnage. Malgré tout, ils permettent de renforcer le concept d'"instabilité naturelle" des ressources pélagiques côtières.

3. Caractérisation de la dynamique des stocks de petits pélagiques côtiers.

La dynamique des ressources pélagiques apparaît comme instable et imprévisible: ces stocks connaissent, nous venons de le voir, des phases de prospérité suivies de périodes d'extinction quasi-totales. Ce phénomène semble faire partie de l'histoire naturelle de ces espèces.

Il ne semble pas exister de niveau minimum des stocks de petits pélagiques côtiers pour lequel le recouvrement soit impossible (Lasker, 1985). Le phénomène d'extinction est apparemment toujours temporaire, et il apparaît que les périodes durant lesquelles les stocks sont éteints sont souvent largement supérieures à la durée de vie des espèces.

Par ailleurs, les phases de changements se produisent très brusquement et sans transition. Les mécanismes de récupération des stocks -tout comme ceux des effondrements- ne sont pas progressifs et tout se passe comme si les faibles abondances observées durant les périodes d'extinction étaient des états attractifs, les biomasses des stocks amoindries fluctuant alors très peu.

La survie au cours des premiers stades pélagiques joue un grand rôle dans la régulation et la variabilité des populations (Lasker, 1981). Le noeud du problème se situe en quelque sorte au niveau de la nature et de la forme de la relation entre la fraction de géniteurs du stock et la nouvelle génération d'individus destinée à assurer la pérennité du stock. Une succession de mauvais recrutements est susceptible d'entraîner l'effondrement d'un stock, et parallèlement, le recouvrement est sans doute la conséquence d'une suite de plusieurs très bons recrutements.

retrouver placés dans des conditions particulièrement favorables à leurs métabolismes. Une classe d'âge habituellement immature peut par exemple participer, lors d'une année où l'abondance des géniteurs est réduite, à la reproduction.

Au deuxième stade, le taux de survie des oeufs dépend soit de leur propre densité, soit de celle des adultes (Harris, 1975):

* La concentration initiale des oeufs doit intervenir de telle sorte que le volume de la ration alimentaire de chacune des larves est très probablement dépendant du nombre d'autres larves à proximité immédiate. Selon Hjort (1926), lorsque la résorption des réserves vitellines s'achèvent, si les conditions trophiques ne lui sont pas favorables, une larve n'a aucune chance de survivre. Cette "période critique", pourrait influencer grandement le succès du recrutement (O'Connell et Raymond, 1970; Lasker, 1975). Ces phénomènes de compétition intraspécifique pour la nourriture sont particulièrement difficiles à mettre en évidence en milieu marin, cependant des phénomènes analogues ont été identifiés en milieu terrestre: Lack (1948, 1949) a ainsi montré que chez certaines espèces d'oiseaux, la famine, directement liée à la taille de la couvée, est certainement une cause importante de mortalité des oisillons, et tend ainsi à réguler la taille de la famille.

* Le cannibalisme exercé sur les jeunes par les adultes est suspecté chez de nombreuses espèces de petits pélagiques. Hunter et Kimbrell (1980) ont mis en évidence ce phénomène pour le stock d'anchois californien (*Engraulis mordax*). Kawai et Isibasi (1986), loin de considérer le cannibalisme comme anecdotique, vont jusqu'à envisager cette forme particulière de prédation comme un moyen de survie indispensable pour les espèces ichtyophages qui se reproduisent dans des zones où la concentration en nutriments est faible (la propre progéniture des reproducteurs étant leur seule source de nourriture).

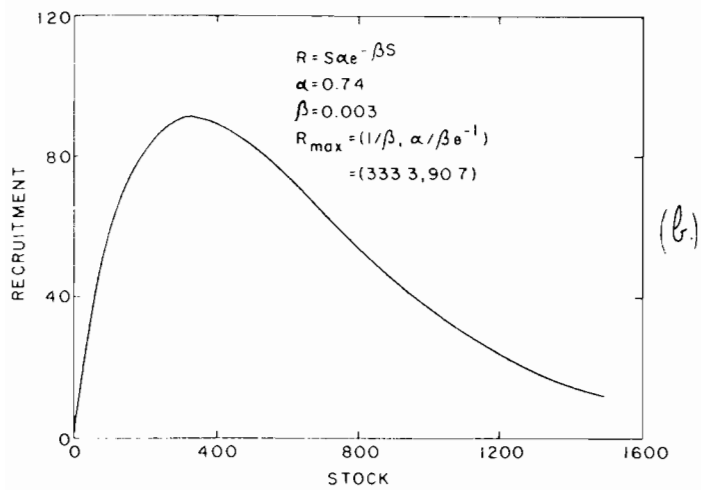
2. Comment modéliser la relation stock/recrutement ?

Vers le milieu de ce siècle, deux approches furent proposées:

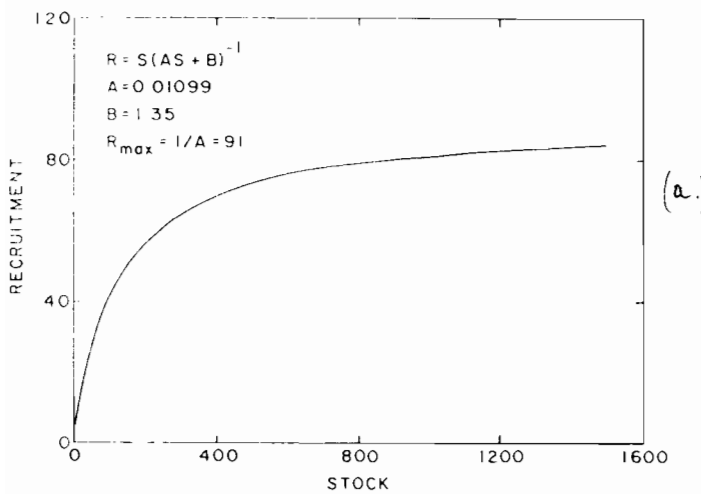
* Considérant que l'hypothèse la plus simple et la plus réaliste consistait à prendre un coefficient de mortalité naturelle linéairement lié à la densité de population, Beverton et Holt (1957) ont repris l'équation de Verhulst (1884), retenant comme facteur prépondérant la compétition intraspécifique des larves pour la nourriture. Ils ont abouti à la relation suivante:

$$R = \frac{1}{\alpha + \beta/E} \quad (4).$$

R représentant le recrutement et E le nombre d'oeufs produits.



b. Ricker (1954).



a. Beverton et Holt (1957).

Figure 3: Forme des relations stock/recrutement (d'après Rotschild, 1986).

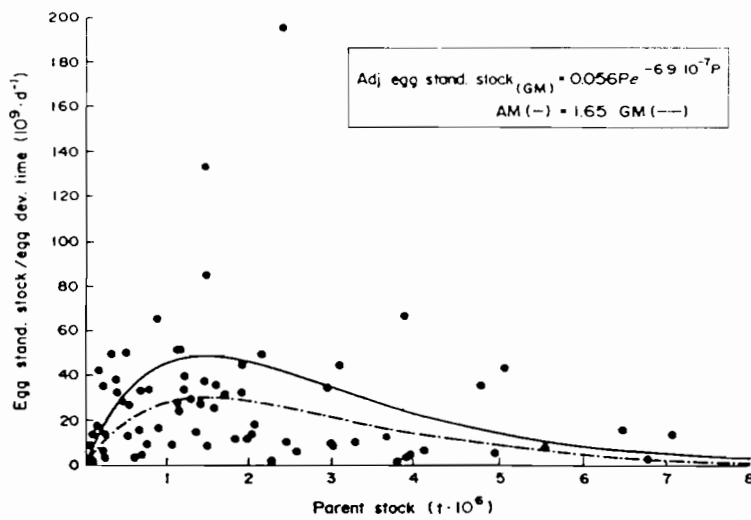


Figure 4: Relation stock/recrutement pour l'anchois du Pérou (d'après Santander, 1987).

ainsi estimé les coefficients "Alpha" et "Bêta" de la relation de Ricker appliquée au stock d'anchois du Pérou (cf figure 4). Selon l'auteur, la forme de la relation suggère un effet particulièrement important du cannibalisme parental, effet par ailleurs mis en évidence pour ce même stock (Hunter et Kimbrell, 1980).

Comme le notait Gulland (1974), en raison de la grande dispersion des points expérimentaux, il est aisé de proposer telle ou telle type de courbe, mais beaucoup plus difficile de la valider. Sans doute une certaine tendance à l'autovalidation de la relation de Ricker existe-t'elle dans la littérature spécialisée, mais cela ne suffit pas pour la rejeter. A l'heure actuelle, elle demeure un outil de base pour l'étude de la dynamique des stocks de petits pélagiques côtiers, mais il ne faudrait pas en faire un outil "sacré", utilisable en "boîte noire". Afin d'en étudier le comportement en détail, nous allons procéder par simulation de dynamique de stocks fictifs.

TROISIEME PARTIE: CARACTERISATION DE LA DYNAMIQUE D'UNE POPULATION SIMULEE PAR UN MODELE AUTOREGENERANT INTEGRANT UNE RELATION STOCK/RECRUTEMENT DE TYPE RICKER.

Ainsi que nous venons de l'évoquer, il est très difficile de cerner l'influence de la biomasse de l'ensemble des géniteurs sur le recrutement. Par le passé, on a le plus souvent cherché à gérer une pêcherie en essayant simplement de tirer le meilleur parti d'un recrutement donné. Le recrutement étant considéré constant, seule la phase recrutée (animaux ayant intégré la pêcherie) était modélisée. Désormais, la prise en compte de l'intégralité du cycle vital de l'espèce (grâce à des modèles qualifiés d'"autorégénérants") s'avère indispensable pour appréhender la "dynamique de l'instabilité" qui caractérise les stocks de petits pélagiques. Le modèle utilisé pour cette étude et les "contraintes" sur les différents paramètres sont présentés à l'annexe 1.

1. Algorithme - Formulation des processus dynamiques.

La simulation nécessite la définition de quelques paramètres caractéristiques, à savoir:

- * Durée de vie.
- * Effectifs initiaux des différentes classes d'âge.
- * Vecteur pondéral.
- * Vecteur de fécondité relative.

Un fichier comprenant ces renseignements a été constitué pour chaque cas étudié. Toutes les valeurs de paramètres utilisées sont des valeurs calculées, mais déterminées à chaque fois en tenant compte des "contraintes" évoquées dans l'annexe 1. Les situations examinées se rapprochent ainsi le plus possible de schémas réels. L'algorithme est alors le suivant:

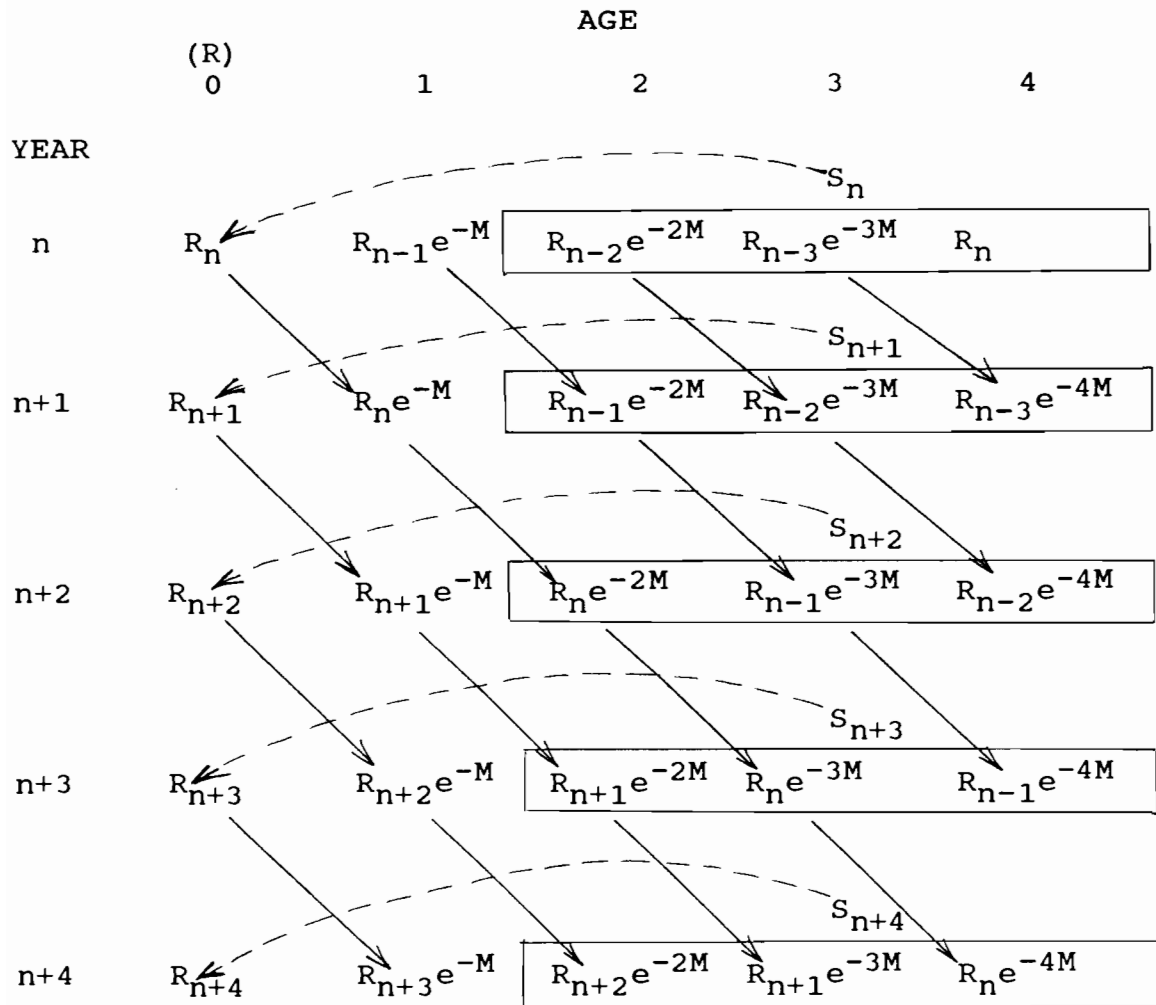


Figure 5: Schématisation des relations stock --> recrutement (flèches en pointillé) et recrutement --> stock (flèches en trait plein) pour une espèce devenant mature à deux ans et mourant à quatre ans.

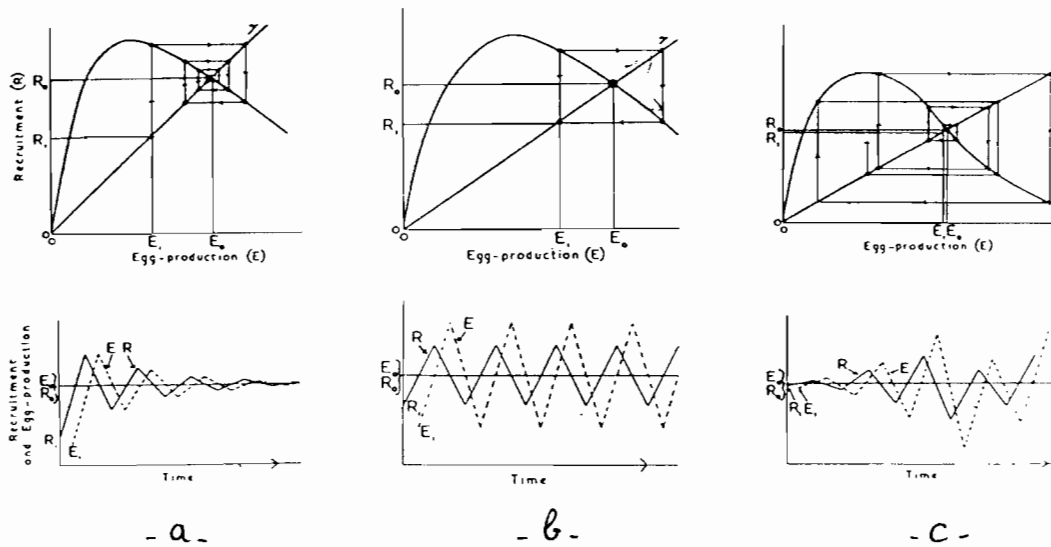


Figure 6: Dynamique d'un modèle autorégénérant intégrant une relation stock recrutement de type Ricker (d'après Beverton et Holt, 1957).

$$S = \Gamma.R \quad \text{avec } \Gamma = \sum_{i=am}^{nc} (W_i.Fri.e^{-iZ}). \quad (7).$$

Γ étant appelé la fécondité par recrue. La relation (7) est l'équation d'une droite baptisée par Ricker en 1954 "droite de remplacement". Considérer le recrutement constant a pour conséquence d'occulter les relations interannuelles agissant sur la dynamique du stock. Cette conséquence est sans effet dès lors que la situation vers laquelle converge le système est une situation équilibrée. Les relations (5) et (7) -englobant l'intégralité du cycle vital- sont suffisamment simples pour permettre de suivre graphiquement l'évolution du stock. Cette technique de "suivi graphique" fut largement employée dans les premiers travaux portant sur la dynamique des populations marines.

2. Dynamique des situations équilibrées - Le paradoxe de la droite de remplacement.

a. Suivi graphique de l'évolution du stock.

Sur un même graphe ayant pour abscisse la biomasse féconde et pour ordonnée le recrutement, figurons les fonctions "stock donne recrutement", représentée par la courbe de Ricker, et "recrutement donne stock", représentée par une droite de pente $1/\Gamma$. Pour obtenir les niveaux successifs de recrutement et de biomasse féconde, il suffit de répéter les déplacements suivants: horizontalement jusqu'à la droite $S = \Gamma.R$ puis verticalement jusqu'à la courbe de Ricker. Grâce à cette technique, Beverton et Holt (1957) ont montré que ce système présentait plusieurs types de comportement: convergence vers le point d'intersection des courbes (fig. 6a), oscillations périodiques (fig.6b) et oscillations apériodiques, avec une sensibilité aux conditions initiales très importante (fig. 6c). Le calcul explicite de la condition de convergence vers un point fixe ($\alpha\Gamma < e^2$) est présenté dans l'annexe 3. Les paramètres "sensibles" du système sont donc le coefficient α de la relation de Ricker, et les paramètres propres au stock étudié (intervenant dans l'expression (7) de Γ).

b. Visualisation "en continu" de l'évolution de la dynamique du stock: le schéma de bifurcation.

L'équation aux différences du premier ordre (adaptée aux espèces à générations non-recouvrantes) équivalente à la relation de Ricker a été abondamment étudiée dès lors qu'apparurent de puissants moyens de calcul (May, 1974, 1975, 1976; May et Oster, 1976; Schaffer, 1985). May proposa en 1976 un mode de représentation qui permet de synthétiser l'évolution de comportement d'un tel système: pour chaque valeur du paramètre α de la relation de Ricker, on laisse le système converger vers l'état qui le caractérise, puis on reporte la ou les valeurs du niveau de biomasse correspondant à cet état. En augmentant très progressivement α , on arrive à visualiser continument l'évolution du comportement du modèle.

La figure 7 a été obtenue en simulant la dynamique d'un stock fictif à une seule classe d'âge féconde (la formule (7) est alors équivalente à la formule (6)). Au fur et à mesure que α augmente, le seul point fixe initialement stable se transforme, par une série de bifurcations successives dites "bifurcations de pente", en une série de nouveaux points fixes stables apparaissant par paires (d'où le nom de "schéma de bifurcation"). Ainsi, les populations correspondantes tendent à se stabiliser, d'abord en un seul point d'équilibre, puis en une série de cycles limites de périodes se dédoublant de plus en plus rapidement. Il existe une valeur critique à partir de laquelle le nombre d'orbites périodiques devient infini: la trajectoire de la population correspondante, quoique bornée, ne se stabilise sur aucun cycle et est très sensiblement conditionnée par les conditions initiales (trajectoire dite "chaotique"). Les oscillations engendrées par un tel régime dynamique sont tout à fait similaires à des oscillations aléatoires.

c. Le paradoxe de la droite de remplacement pour les espèces à générations recouvrantes.

Il est assez remarquable de constater que ce comportement chaotique avait été dès 1957 présenté dans ces lignes essentielles par Beverton et Holt. Ces auteurs notèrent alors que les implications étaient d'un "intérêt considérable" pour la science. Pourtant ces résultats ont été totalement laissés de côté pendant une vingtaine d'années (Allen, 1990). Ainsi, en halieutique, Gulland (1977) ou encore Laurec et Le Guen (1981) omettent de signaler la possibilité de régime chaotique liée à l'emploi de la relation de Ricker.

La suggestion de cette possibilité repose il est vrai sur un paradoxe que l'on pourrait nommer "paradoxe de la droite de remplacement": pour des espèces à générations non-recouvrantes (reproduction assurée par une seule et même génération), l'usage de cette droite (qui n'est alors autre que la première bissectrice d'équation $S = R$) ne nécessite pas la prise en compte d'hypothèse supplémentaire. Au contraire, lorsque la fécondité du stock est répartie sur plusieurs classes d'âge, l'emploi de la droite de remplacement est subordonnée à l'hypothèse de constance du recrutement. Or, c'est précisément en utilisant cette droite que Beverton et Holt concluent à la possibilité d'existence de situations non-équilibrées (c'est-à-dire pour lesquelles le recrutement ne se stabilise pas).

En somme, pour les espèces à plusieurs classes d'âge fécondes, la "droite de remplacement" est utile pour le calcul de la condition de convergence, mais impropre à l'étude des situations non-équilibrées. La simulation numérique se révèle donc ici être un moyen particulièrement intéressant pour explorer la dynamique encore méconnue de ces situations.

3. Dynamiques d'espèces à générations recouvrantes.

Afin de faciliter les comparaisons, les différents schémas de bifurcation présentés dans cette partie ont tous des axes identiquement gradués: en abscisse, le produit $\alpha\Gamma$ varie de 1 à 20, en ordonnée, S (biomasse féconde) varie de 0 à 9000.

a. Transition d'un schéma de bifurcation pour espèce à générations non-recouvrantes à un schéma pour espèce à générations recouvrantes.

Existe-t-il une transition entre la dynamique d'espèces dont une seule classe d'âge participe à la reproduction (générations non-recouvrantes) et celle d'espèces dont la reproduction est assurée par plusieurs classes d'âge (générations recouvrantes)? Pour le savoir, nous avons simulé la dynamique d'un stock pour lequel deux classes d'âge participent à la reproduction, l'une fortement (assurant à elle-seule 95% du processus) et l'autre de façon infime (5% du processus seulement). Le résultat, représenté à la figure 8a, indique que l'effet engendré par la distribution du potentiel fécond au sein de plusieurs classes d'âge semble se "superposer" au schéma de bifurcation pour espèces à générations non-recouvrantes.

Afin de contrôler comment les points se répartissent dans la gamme de valeurs qu'ils occupent, on peut construire un graphe $S_{t+1} = f(S_t)$. Ce type de graphe permet de déterminer quel type d'attracteur affecte la dynamique (dans le domaine non-linéaire, soit un point fixe, soit un cycle limite, soit un attracteur étrange), constituant donc un complément utile au schéma de bifurcation. La figure 8b montre ainsi qu'après le point fixe, les trajectoires sont des cycles limites de périodes croissantes mais non entières. On voit alors apparaître quatre zones à plus grande densité de présence, puis brusquement un régime cyclique de période 4. Celui-ci va donner naissance à quatre attracteurs "étranges" (on qualifie d'étrange tout attracteur qui n'est ni un point fixe, ni un cycle). La succession des attracteurs présente ici une analogie marquée avec celle décrite pour un système proies/prédateurs par Beddington et al. en 1975.

Ce premier exemple suggère que la dynamique est extrêmement sensible à la stratégie reproductive de l'espèce.

b. Sensibilité de la dynamique au mode de répartition de la fécondité au sein des classes d'âge de géniteurs.

Nous avons repris un stock à deux classes d'âge fécondes, mais à coefficients de fécondité relative égaux. Le degré de maturité du poisson adulte ne dépend alors plus de son âge. Γ , la fécondité par recrue du stock, reste inchangé par rapport à l'exemple précédent: les deux stocks présentent le même potentiel fécond, mais la répartition de ce potentiel parmi les géniteurs a changé. La classe d'âge 2 supporte 70% de la reproduction, la 3 seulement 30%. Le schéma de bifurcation correspondant (figure 9a) diffère pourtant singulièrement. Les graphes $S_{t+1} = f(S_t)$ (figure 9b) permettent cependant d'établir

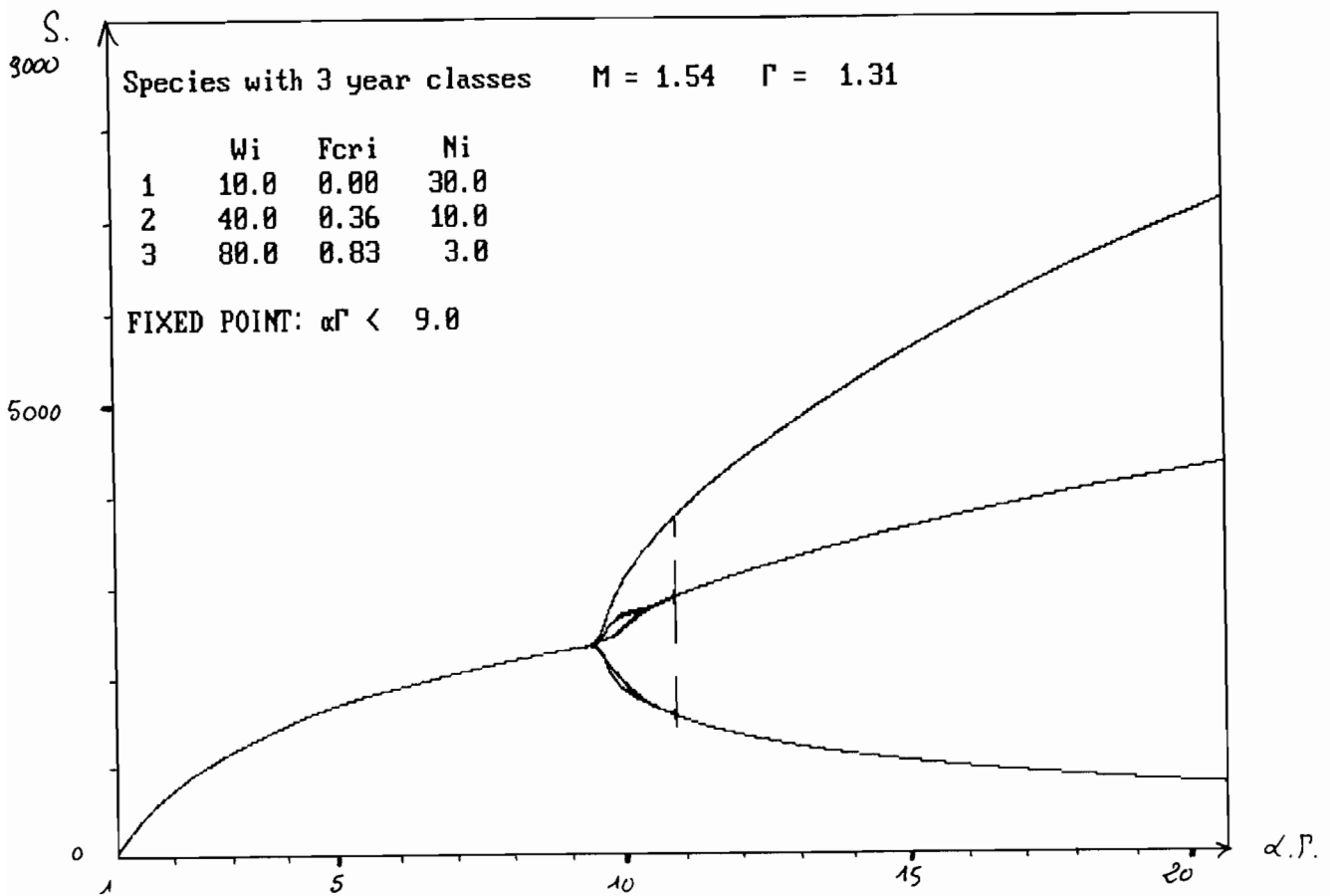


Figure 10: Schéma de bifurcation pour une espèce dont le potentiel fécond est uniformément réparti au sein de deux classes d'âge.

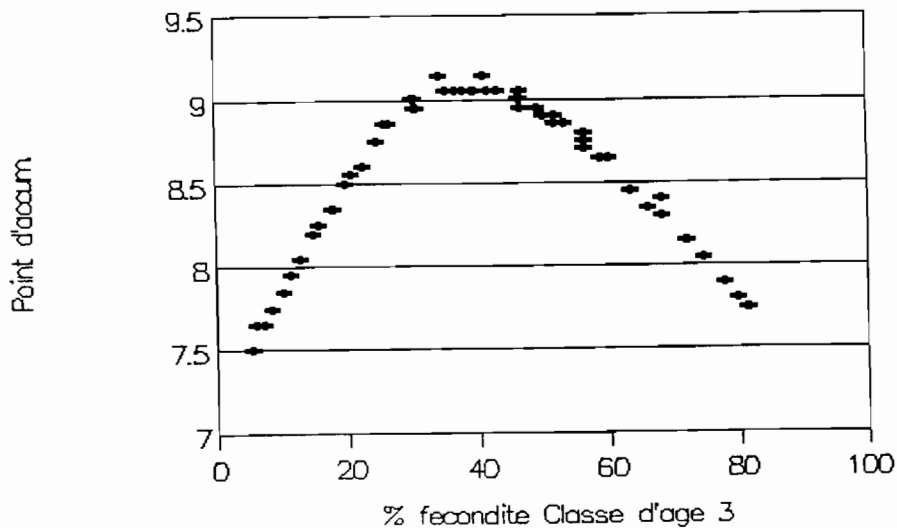


Figure 11: Relation entre la "valeur limite" du produit $\alpha \Gamma$ à partir de laquelle l'attracteur n'est plus un point fixe et l'importance relative d'une classe d'âge de géniteur dans le processus de reproduction d'une espèce à deux classes d'âge fécondes.

une certaine corrélation entre les deux dynamiques: après le passage du point fixe aux cycles limites de périodes non entières, on repasse brusquement à un régime cyclique de période 9 qui va progressivement évoluer, passant par plusieurs stades intermédiaires, en attracteurs étranges.

Ces deux exemples décrivent des situations qui -quoique différentes- se ressemblent: le potentiel fécond de l'espèce est inégalement réparti entre les classes d'âge concernées par la reproduction. Considérant un stock ayant toujours la même fécondité par recrue Γ , les coefficients de fécondité relative ont ici été calculés de manière à ce que l'apport des deux classes d'âge soit identique:

$$\Gamma_2 = Fcr_2 * W_2 * \text{Exp}(-2M) = \Gamma_3 = Fcr_3 * W_3 * \text{Exp}(-3M) = \Gamma/2$$

Notons que les valeurs des coefficients obtenus ($Fcr_2 = 0.36$) et ($Fcr_3 = 0.83$) expriment un degré de fécondité croissant avec l'âge, ce qui est loin d'être irréaliste. Cette homogénéisation a un impact remarquable sur la dynamique du stock (cf figure 10): les cycles limites ainsi que les attracteurs étranges ont disparu, un régime cyclique de période trois fait immédiatement suite au régime de stabilisation vers un point fixe.

On obtient le même type de résultats pour un nombre de classes d'âge de géniteurs plus importants. (l'annexe 4 regroupe les schémas correspondant à des espèces à 3 et 4 classes d'âge fécondes). On peut donc généraliser en affirmant que la variabilité du régime dynamique dépend grandement de la manière dont le potentiel fécond est distribué parmi les classes d'âge de géniteurs.

c. Essai de caractérisation du processus dynamique.

Le recouvrement de plusieurs générations de géniteurs induit un bouleversement du régime dynamique, mais certaines caractéristiques essentielles se conservent:

* jusqu'à une certaine valeur du paramètre α de la relation de Ricker, le système converge vers un point fixe.

* Passé ce seuil, le nombre fini ou infini de valeurs prises par le niveau de biomasse féconde se répartit dans un intervalle borné.

Le seuil de bifurcation, atteint pour $\alpha\Gamma = e^2$ dans le cas d'espèces à reproduction assurée par une seule classe d'âge, peut-il également être prédit grâce à une relation dans le cas d'espèces pour lesquelles la reproduction est partagée au sein de plusieurs classes d'âge ?

Si l'espèce compte deux classes d'âge fécondes, il semble exister une relation en forme de dôme entre ce seuil et le taux de fécondité assurée par l'une des classes d'âge (cf figure 11). Lorsque ce taux est voisin de 0 ou de 1 (on est alors proche de la situation où toute la reproduction est assurée par

Alpha = 7.63 Beta = 0.01 M = 1.54

2 classes d'age fécondes

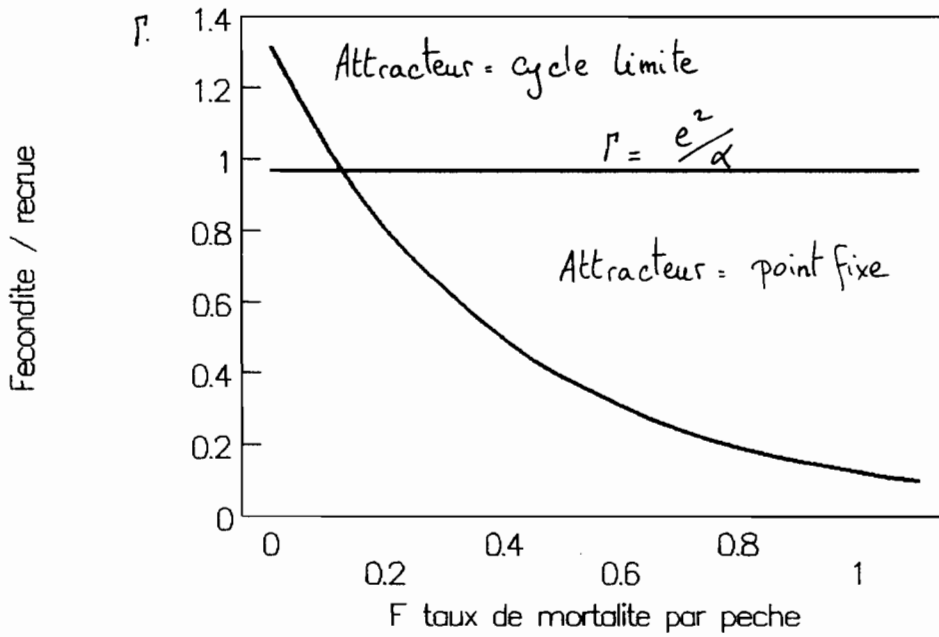


Figure 12: Exemple de relation entre fécondité par recrue (r) et taux de mortalité par pêche (F). Conséquence sur la nature de l'attracteur affectant la dynamique.

une seule classe d'âge), la valeur du seuil approche la barrière $\alpha\Gamma = e'$.

Lorsque l'espèce compte plus de deux classes d'âge fécondes, il devient beaucoup plus difficile de mettre en évidence l'existence d'une relation entre le mode de répartition de la fécondité au sein des classes d'âge et le seuil de bifurcation.

En ce qui concerne la deuxième phase, la complexité engendrée par la répartition de la fécondité au sein des différentes classes d'âge a été notée dès 1977 par Guckenheimer *et al.* La stratégie reproductive de l'espèce (nombre de classes d'âge fécondes et mode de répartition de la fécondité au sein de ces classes d'âge) influencerait donc directement le régime dynamique faisant suite au régime du point fixe.

La répartition de la fécondité au sein des classes d'âge dépend bien entendu des valeurs des coefficients de fécondité relative, mais elle serait pareillement affectée par des variations de croissance (en effet, les coefficients f_{c_i} et W_i - poids moyen d'un individu d'âge i - jouent un rôle symétrique dans l'expression de Γ). En revanche, l'effet engendré par une variation de la mortalité (introduction de la pêche) demande une étude particulière.

4. Impact de la pêche sur un tel régime dynamique.

Considérant tout autre paramètre constant (et en particulier le α de la relation de Ricker), augmenter l'effort de pêche se traduit par une diminution de la fécondité par recrue du stock. Les conséquences sont doubles:

* Le produit $\alpha\Gamma$ va décroître, et on va donc tendre vers le régime dynamique caractérisé par un point fixe. Cette décroissance est extrêmement rapide (M intervenant dans une expression exponentielle négative dans la relation (7)), comme l'illustre la figure 12. La situation initiale servant de base à cet exemple est caractérisée par une forte variabilité, mais on revient à une situation équilibrée avec des taux de mortalité par pêche pourtant peu importants.

* L'importance relative des différentes classes d'âge de géniteurs dans le processus de reproduction va varier: plus la mortalité par pêche augmente, plus la part assurée par les géniteurs les plus jeunes augmente. Or de tels changements sont à eux seuls susceptibles de bouleverser la dynamique du système.

L'impact de la pêche est alors bien difficile à définir de manière précise.

CONCLUSION

Cette étude permet d'établir que d'un point de vue théorique, l'instabilité fait partie intégrante de la dynamique des populations dès lors que des phénomènes compensatoires densité-dépendants permettent de représenter la relation géniteurs/descendants par une courbe de type Ricker. Les différents schémas de bifurcation présentés montrent tous que les changements de régime dynamique s'établissent très soudainement, sans phase de transition. Une variation infime des paramètres de croissance ou de fécondité de l'espèce (pouvant être engendrée par des fluctuations environnementales) peut suffire pour faire basculer la dynamique du système d'un attracteur à un autre. L'action de l'homme, par l'intermédiaire de la pêche, est également susceptible d'engendrer les mêmes effets.

Ces phases de changements brusques caractérisent les stocks de petits pélagiques côtiers. Mais les jeux de données récoltés à l'occasion de l'exploitation de ces ressources sont insuffisamment étoffés pour mettre en oeuvre des techniques permettant de valider l'hypothèse du caractère chaotique des fluctuations des niveaux de population. A cet égard, la reconstitution de longues séries chronologiques grâce à la paléocéologie peut se révéler très riche d'enseignements.

BI BLIOGRAPHIE

- Allen J.C.** (1990). Factors contributing to chaos in population feedback systems. *Ecological Modelling*, 51 (1990): 281-98.
- Beddington J.R., Free C.A. and Lawton J.H.** (1975). Dynamic complexity in predator-prey models framed in difference equations. *Nature*, 225: 58-60.
- Beverton R.J.H. and Holt S.J.** (1957). On the dynamics of exploited fish populations. U.K. Min. Agric. Fish., Fish. Invest. (Ser 2) 19: 533 p.
- Bindman A.G.** (1986). The 1985 spawning biomass of the northern anchovy. *Calif. Coop. Ocean. Fish. Invest. Rep.*, 27: 16-24.
- Clark F.N. and Marr J.C.** (1955). Population dynamics of the Pacific sardine. *Calif. Mar. Res. Com., Prog. Rep.*, 1 July 1953 to 31 March 1955.
- 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: 1099-1107.
- Cushing D.H.** (1971). The dependence of recrutement on parent stock in different groups of fishes. *J. du Cons.* 33.
- De Vries T.J. and Pearcy W.G.** (1982). Fish debris in sediments of the upwelling zone off central Peru: a late Quaternary record. *Deep-Sea Res.* 29: 87-109.
- Fiedler P.C., Methot R.D. and Hewitt R.P.** (1986). Effects of California 1982-1984 El Nino on the northern anchovy. *J. Mar. Res.*, 44: 317-338.
- Fletcher R.I. and Deriso R.B.** (1988). Fishing in dangerous waters: remarks on a controversial appeal to spawner-recruit theory for long-term impact assessment. *Amer. Fish. Soc. Monogr.* 4: 232-244.
- Guckenheimer J., Oster G.F. and Ipaktchi A.** (1977). The dynamics of density-dependent models. *J. Math. Biol.* 4: 101-147.
- Gulland J.A.** (1974). Fishery science, and the problems of management. Pages 413-431 in F.H. Jones, editor. *Sea fisheries research*. Wiley, New-York.
- Gulland J.A.** (1977). The stability of fish stocks. *J. Cons. Int. Explor. Mer*, 37 (3): 199-204.
- Harris J.G.K.** (1975). The effect of density-dependent mortality on the shape of the stock and recrutement curve. *J. Cons. int. Explor. Mer*, 36 (2): 144-149.

ANNEXE 1

MODELE AUTOREGENERANT - CONTRAINTES SUR LES PARAMETRES.

Une cohorte étant un groupe d'individus nés durant la même année, nous noterons $N(t)$ le nombre de survivants de la cohorte à l'instant t . D'année en année, une même cohorte passe d'une classe d'âge à l'autre, subissant les pertes engendrées par les différentes causes de mortalité. La survie d'une cohorte peut ainsi être caractérisée par le coefficient instantané de mortalité totale, noté $Z(t)$:

$$Z(t) = -1/N(t) \times dN(t)/dt. \quad (1).$$

Pour une population marine exploitée, une part des décès 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 $M(t)$. Considérant une base temporelle annuelle et supposant, pour simplifier, les coefficients $M(t)$ et $F(t)$ constants, l'intégration de la relation (1) nous donne:

$$N(t+1) = N(t) \cdot \text{Exp}[-(M+F)] \quad (2).$$

Les valeurs des coefficients de mortalité naturelle M ont été déterminées -pour chaque stock fictif- suivant la même règle: l'effectif de la dernière classe d'âge est égal à 1% de l'effectif de la classe d'âge "zéro" (recrutement), soit, pour une espèce à nc classes d'âge:

$$M = \text{Ln}(100)/nc. \quad (3).$$

L'allure de la décroissance exponentielle des effectifs est ainsi comparable quelle que soit la durée de vie du stock étudié.

Connaissant les effectifs des nc classes d'âge, on obtient le niveau de biomasse du stock (noté B) par la formule:

$$B = \sum_{i=1}^{nc} (N_i \times W_i) \quad (4).$$

W_i étant le poids moyen d'un individu de la classe d'âge i . L'allure sigmoïdale des courbes de croissance pondérale des poissons étant satisfaisante car courante dans la pratique (Laurec et Le Guen, 1981), les vecteurs pondéraux W des stocks fictifs ont été choisis en tenant compte de cette contrainte.

Enfin, pour estimer le niveau de biomasse féconde, nécessaire à l'utilisation de la relation stock/recrutement, on introduit un facteur correctif, noté fcr , pour définir la contribution de la classe d'âge i à la fécondité totale par le terme $N_i \cdot W_i \cdot fcr_i$. fcr , appelé coefficient de fécondité relative, englobé à la fois les notions de sex-ratio et de degré de maturité relative de la classe d'âge (Laurec et al., 1980). fcr prend des valeurs souvent peu éloignées de 0.5, sauf pour les classes d'âge immatures pour lesquelles la fécondité

relative est nulle. La fécondité totale, notée S, équivaut au niveau de biomasse féconde du stock:

$$S = \sum_{i=1}^{nc} (N_i \times W_i \times fcr_i) \quad (5).$$

Le recrutement, qui correspond pour tous les exemples que nous traiterons à l'effectif de la classe d'âge "zéro", est donné par la relation de Ricker dans laquelle le nombre d'oeufs E est assimilé à la fécondité totale du stock S:

$$R = \alpha.S.Exp(-\beta.S) \quad (6).$$

Cette assimilation est envisageable si on suppose qu'aucun mécanisme compensatoire n'intervient avant la ponte. Dans le cas contraire, la fécondité calculée serait alors simplement une fécondité potentielle (Laurec et al., 1980).

ANNEXE 2

LISTING DU PROGRAMME DE DESSIN DU SCHEMA DE BIFURCATION

```
(*****  
Turbo-Pascal 5
```

```
PROGRAMME DE DESSIN DU SCHEMA DE BIFURCATION  
D'UN MODELE AUTOREGENERANT
```

```
Christophe LE PAGE
```

```
*****)
```

```
Program BIFURC;
```

```
Uses Dos, Crt, Gdriver, Printer, GKernel, GWindow, GShell;
```

```
Const
```

```
  NbClMax = 20;      (* Nb Max de classes d'âge *)  
  Beta    = 0.001;  (* Coeff. de la relation de Ricker *)  
  Seuil   = 0.1;    (* Seuil d'égalité entre deux réels *)
```

```
Type
```

```
  Vect = Array [0..NbClMax] of real;
```

```
(*****  
ENTREE DES COEFFICIENTS PAR AGE DE L'ESPECE  
*****)
```

```
Procedure Coeff_Esp (Var M: Real; Var NbCl: Integer; Var Poids,  
Fcr,NO, W_X_Fcr : Vect);
```

```
Var
```

```
  Fichier : Text;  
  i       : Integer;
```

```
Begin
```

```
Assign (Fichier, 'a:\data\E30150.dat');  
reset (Fichier);
```

```
Readln (fichier, M, NbCl);
```

```
While not eof (Fichier) do
```

```
  begin  
    Readln (Fichier,i, Poids [i], Fcr [i], NO [i]);  
    W_x_Fcr[i] := Poids [i] * Fcr[i];  
  end;
```

```
Close (Fichier);
```

```
End;
```

```
(*****  
PROGRAMME PRINCIPAL  
*****)
```

```
Var  
N      : Vect; (* Effectif *)  
NO     : Vect; (* Effectif initial *)  
W      : Vect; (* Poids moyen *)  
Fcr    : Vect; (* Fécondité relative *)  
W_X_Fcr: Vect; (* produit de W*Fcr *)  
S      : Real; (* Biomasse féconde *)  
Si     : Real; (* B. Féc. Initiale *)  
R      : Real; (* Recrutement *)  
M      : Real; (* Mortalité naturelle *)  
Alpha  : Real; (* Coeff. Rel. Ricker *)  
Lambda : Real; (* Fécondité / Recrue *)  
  
BMax, NbCl : Integer;  
Iter,i,j,k : Integer;  
wo         : word;  
Res        : Array[1..100] of real;  
pas,AMin,Amx : Real;  
Temp, StThr : Real;  
Stab       : Boolean;
```

```
BEGIN
```

```
Clrscr;
```

```
Coeff_Esp (M, NbCl, W, Fcr, NO, W_x_Fcr );
```

```
write ('Pas de calcul pour le schéma de bifurcation: ');  
readln (pas);
```

```
(* CALCUL DE LA FECONDITE PAR RECRUE *)
```

```
Lambda := 0;  
For i := 1 to NbCl do  
Lambda := Lambda + W[i]*Exp(-i*M)*Fcr[i];
```

```
(* CALCUL DE LA BIOMASSE FECONDE INITIALE *)
```

```
SI := 0;  
For i := 1 to NbCl do  
SI := SI + NO[i]*W[i]*Fcr[i];
```

```
(* BORNES POUR LE SCHEMA DE BIFURCATION *)
```

```
AMin := 1/Lambda;  
AMax := 20/Lambda;  
BMax := Round(19/Pas);
```


ANNEXE 3

**CONDITION DE CONVERGENCE VERS UN POINT FIXE POUR UN MODELE
AUTOREGENERANT INTEGRANT UNE RELATION DE TYPE RICKER.**

Le point d'intersection vérifie les équations (1) et (2):

$$R_e = \alpha S_e e^{-\beta S_e} \quad (1)$$

$$S_e = \Gamma \cdot R_e \quad (2)$$

$$(1) \text{ --> } R_e = \Gamma \cdot \alpha R_e e^{-\beta \Gamma R_e}$$

$$\Leftrightarrow \alpha \Gamma e^{-\beta \Gamma R_e} = 1$$

$$\Leftrightarrow e^{\beta \Gamma R_e} = \alpha \Gamma$$

$$\Leftrightarrow R_e = \text{Ln}(\alpha \Gamma) / \beta \Gamma$$

$$(2) \text{ --> } S_e = \text{Ln}(\alpha \Gamma) / \beta$$

La convergence vers le point fixe défini par l'intersection entre la fonction curvilinéaire (1) et la droite (2) dépend de la position de ce point d'intersection par rapport au maximum de la courbe (1).

* L'intersection se situe dans la partie croissante de (1):
il y a convergence lorsque (2) est située sous (1) et lorsque la biomasse féconde initiale est inférieure à la biomasse féconde correspondant au recrutement maximum ($R_{\text{Max}} = \alpha / \beta e$), soit inférieure à $1/\beta$.

* L'intersection se situe dans la partie décroissante de (1):
il y a convergence si, à l'intersection, la pente de (2) (notée $\pi(2)$) est supérieure (en valeur absolue) à la pente de (1) (notée $\pi(1)$).

$$\pi(1) = [d(\alpha S \cdot e^{-\beta S})/dS]_{S=S_e} = [\alpha e^{-\beta S} (1 - \beta S)]_{S=S_e} = 1/\Gamma (1 - \text{Ln}(\alpha \Gamma)).$$

$$\pi(2) = 1/\Gamma.$$

(1) étant décroissante, $\pi(1) < 0$, donc $|\pi(1)| = -\pi(1)$. La condition de convergence: $|\pi(2)| > |\pi(1)|$ s'écrit alors:

$$\pi(2) + \pi(1) > 0$$

$$\Leftrightarrow 1/\Gamma + 1/\Gamma (1 - \text{Ln}(\alpha \Gamma)) > 0$$

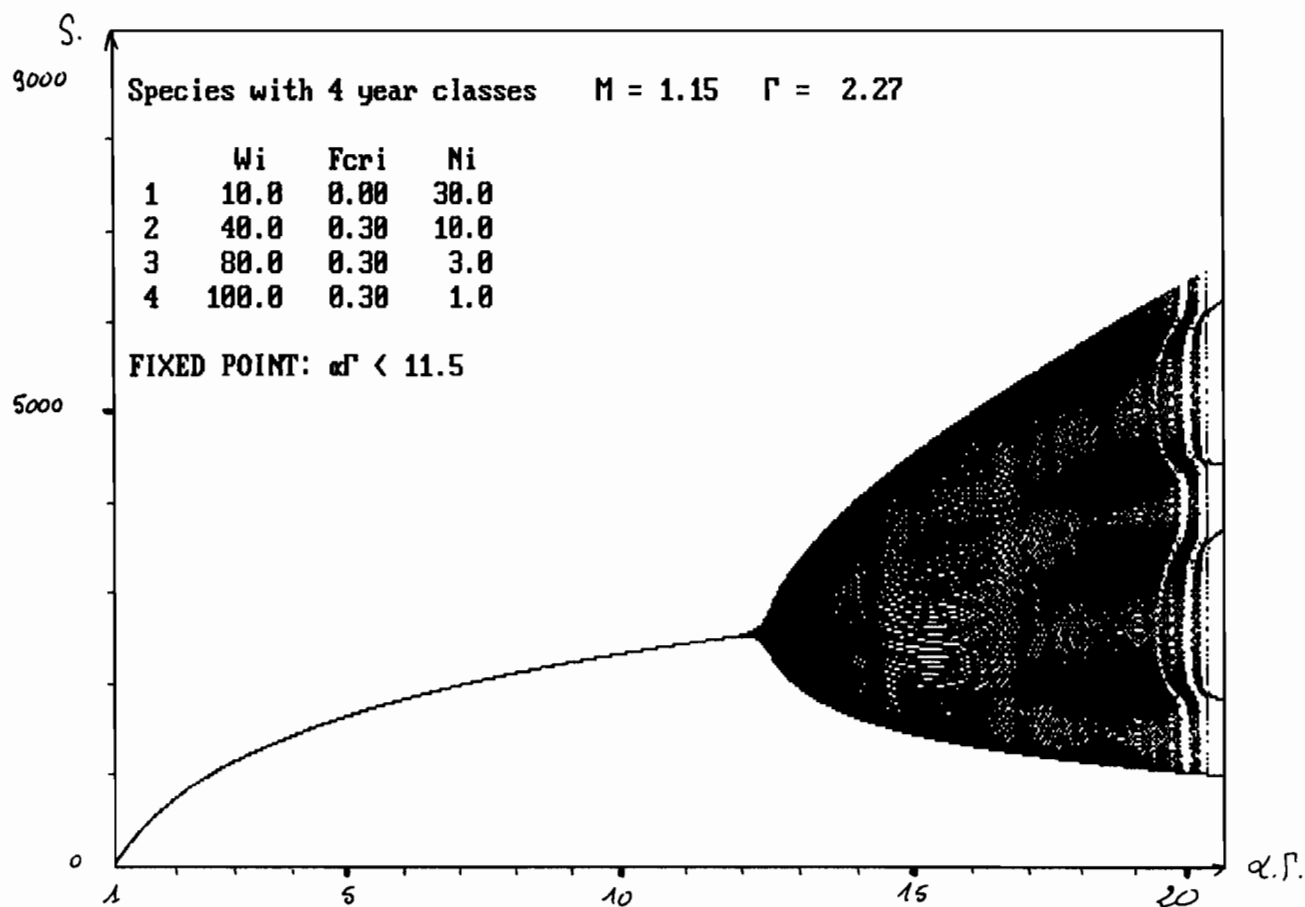
$$\Leftrightarrow \text{Ln}(\alpha \Gamma) < 2$$

$$\Leftrightarrow \alpha \Gamma < e^2$$

ANNEXE 4

SCHEMAS POUR ESPECES A 3 ET 4 CLASSES D'AGE FECONDES.

Schéma de bifurcation pour une espèce dont le potentiel fécond est réparti dans 3 classes d'âge.



a- Répartition inégale entre les trois classes.

b- Répartition homogène entre les trois classes.

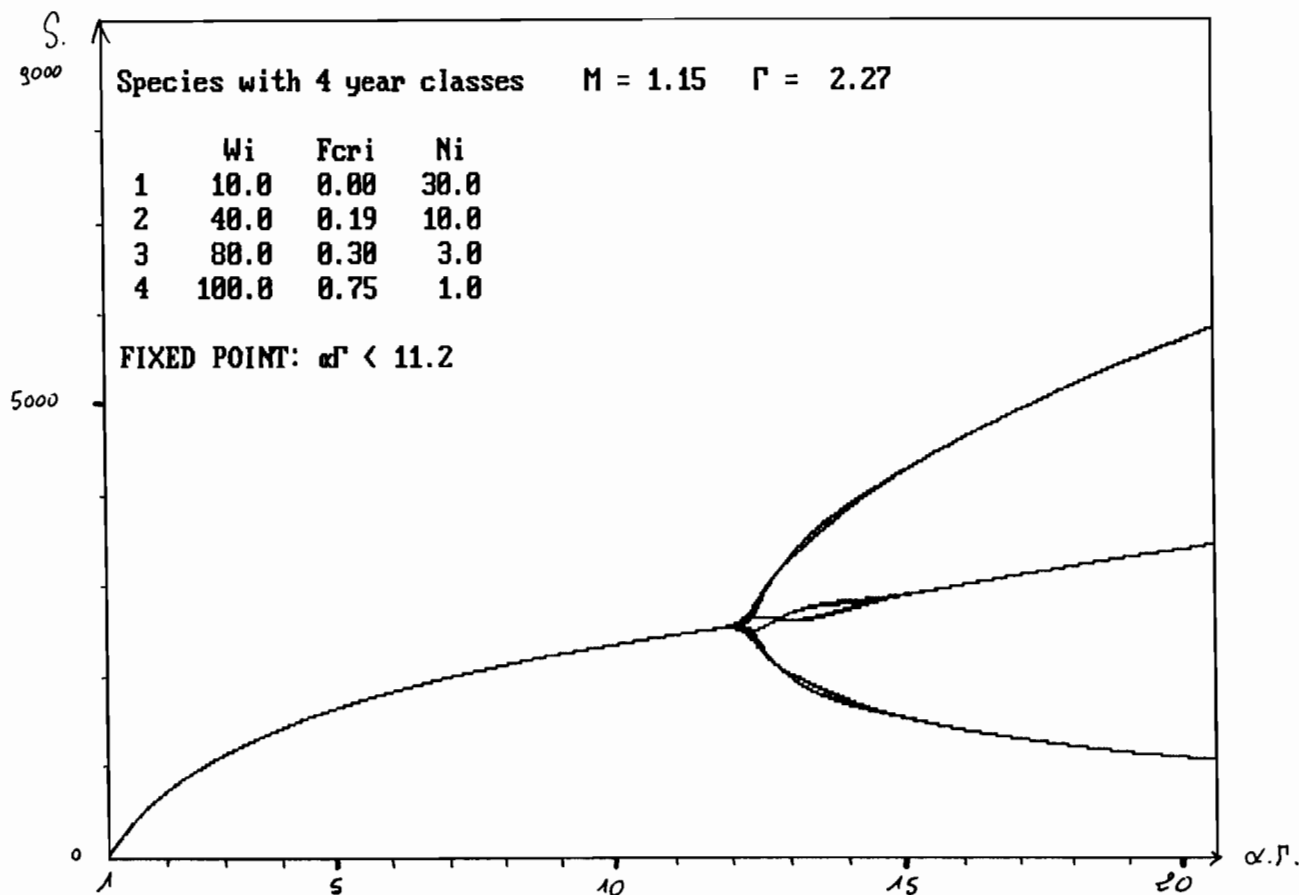
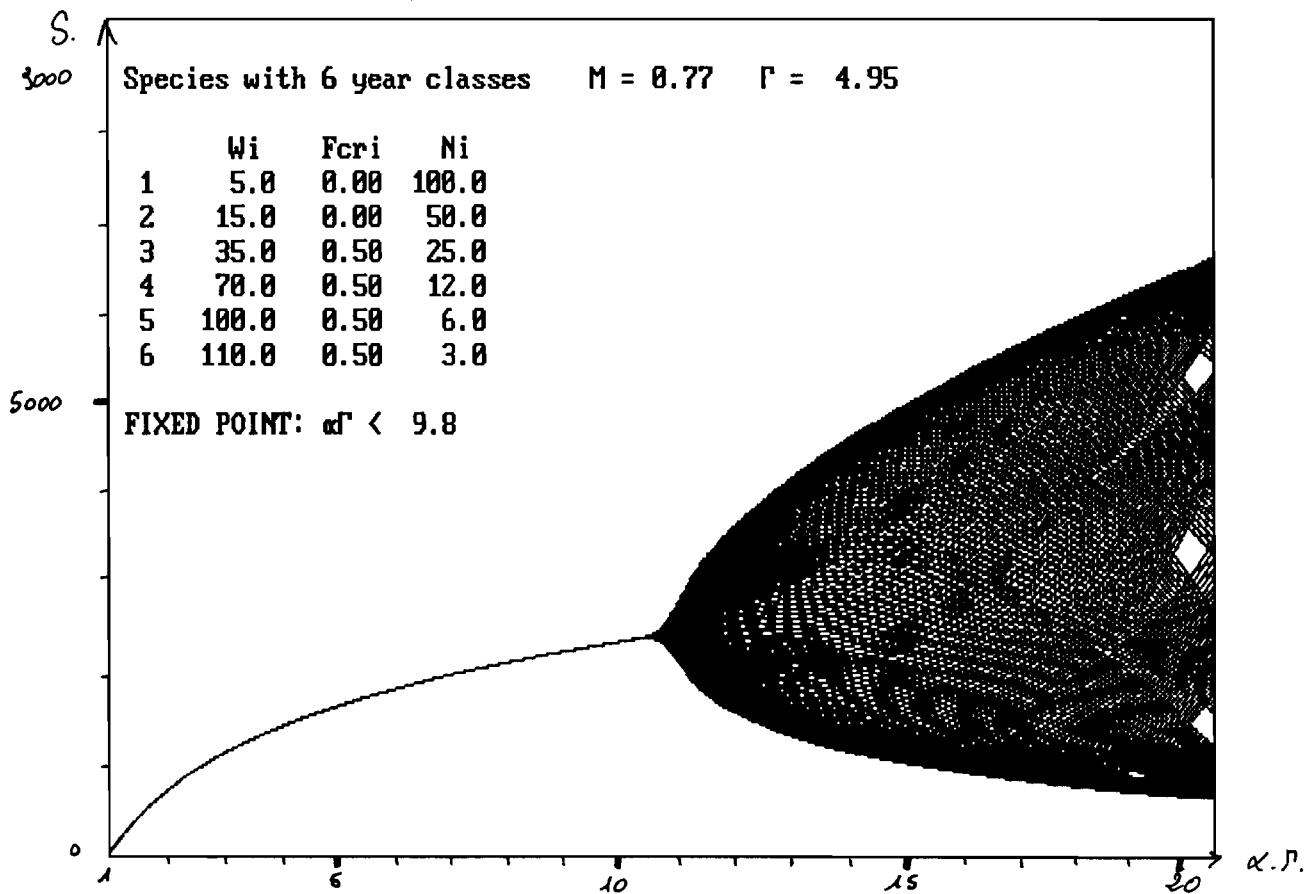


Schéma de bifurcation pour une espèce dont le potentiel fécond est réparti dans 4 classes d'âge.



a- Répartition inégale entre les classes.

b- Répartition homogène entre les classes.

