

Modélisation des pêcheries thonières

par Alain FONTENEAU
Biologiste des pêches à l'ORSTOM, Sénégal

RÉSUMÉ

Cette note fait un bilan résumé de l'évolution des modèles d'évaluation et de gestion des stocks de thons à l'échelle mondiale.

Le classique modèle global de Schaefer, toujours employé pour les thonidés, est tout d'abord présenté. Ses limitations principales sont examinées ce qui permet d'introduire les divers développements récents à ce modèle. L'approche analytique classique est ensuite examinée et ses avantages et difficultés dans l'analyse des stocks de thons sont ensuite présentées et discutées. Une attention spéciale est accordée aux techniques analytiques de simulation qui permettent de bien maîtriser les situations de tran-

sition les plus complexes et de réaliser des projections sous différentes hypothèses. Le problème des données et des paramètres requis à ces divers niveaux des modélisations est évoqué. Les résultats potentiels des campagnes de marquages intensifs en matière d'évaluation des stocks sont aussi présentés. Les exemples des marquages de listao réalisés par la CPS dans le Pacifique ouest et par l'ICCAT dans l'Atlantique est sont développés. Enfin l'utilité de développer, quand cela est possible, des modèles de simulations complexes qui intègrent une large gamme de paramètres biologiques, socio-économiques et d'environnement, est introduite. Cette modélisation est en effet indispensable pour bien comprendre et prévoir la dynamique et l'évolution des systèmes de pêche thonière.

1. Introduction

Les ressources thonières font l'objet depuis 40 ans de par le monde d'une exploitation croissante dans tous les océans du monde (fig. 1).

Il en ressort pour de nombreux stocks, des préoccupations croissantes de gestion rationnelle et de conservation.

Le présent exposé a pour objectif de faire un bilan des problèmes rencontrés et des méthodologies employées dans le domaine de la modélisation de l'exploitation des ressources thonières en vue de leur exploitation rationnelle.

Les principaux modèles employés de par le monde sur les principaux stocks de thons, ainsi que les données qu'ils demandent, seront donc présentés et discutés.

Les limites actuelles de ces modèles et les problèmes rencontrés dans leur utilisation seront bien entendu aussi examinés.

Enfin, les perspectives actuelles de la modélisation de l'exploitation des ressources thonières seront présentées et discutées.

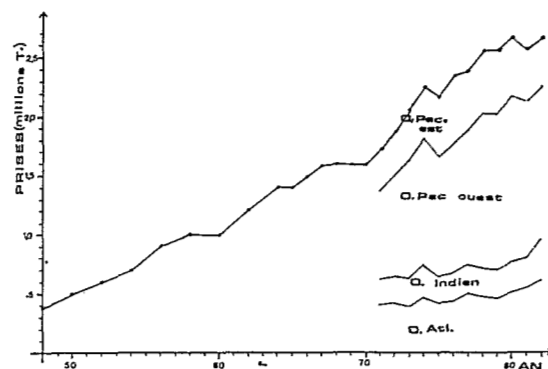
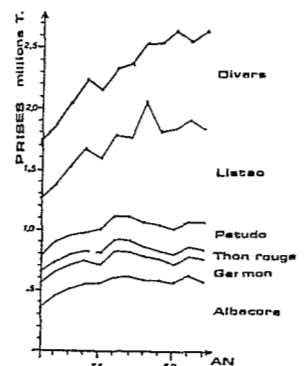


Fig. 1. — Evolution des prises de thons par espèce par engin et par océan

2. Le modèle global : Schaefer 1955, Pella et Tomlinson 1986, Fox 1973, Laloe 1989

2.1. Description et évolution

Le modèle global est couramment appliqué avec succès pour la modélisation de nombreux stocks de thons, au moins pour les espèces à vie relativement brève (par exemple moins de 10 ans).

Le modèle global proposé pour l'albacore du Pacifique est par Schaefer 1955 reprend le concept écologique développé par Lotka et Volterra décrivant la compétition entre une proie et un prédateur. Dans le cas d'une pêcherie, le prédateur est le pêcheur, et la proie le thon. Le modèle de Schaefer admet une décroissance linéaire des rendements pour des efforts de pêche croissants; il s'ensuit que la courbe de production (prises) en fonction des mêmes efforts de pêche est en forme de dôme (fig. 2).

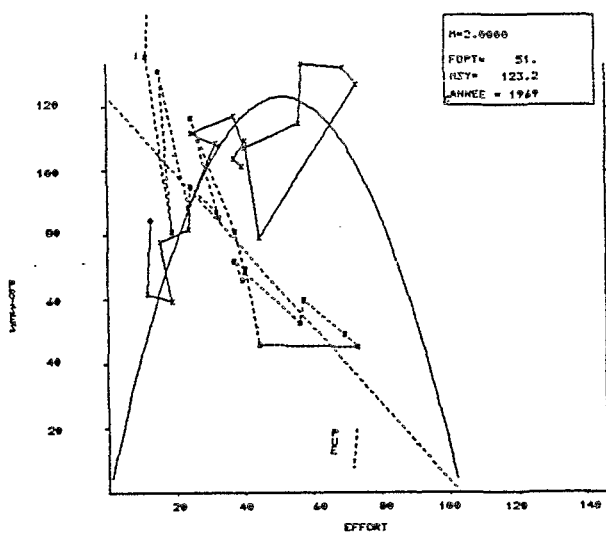


Fig. 2. — Prises, efforts de pêche et abondance d'un stock pour des efforts de pêche croissants selon le modèle de Schaefer

Ce modèle répond à l'équation suivante:

$$dB/dt = g(P) - h(P)$$

La variation de biomasse par intervalle de temps est égale au taux de production biologique naturelle du stock ($g(P)$) diminué du taux de capture par les pêcheries ($h(P)$).

Deux paramètres essentiels caractérisent à eux seuls le potentiel d'exploitation du stock:

- 1) la prise maximale équilibrée ou PME (MSY en anglais)
- 2) l'effort de pêche optimal correspondant à cette PME ou $fopt$.

Il est en fait rapidement apparu aux scientifiques travaillant sur les thons que la décroissance de l'abondance pour des efforts de pêche croissants n'était pour ces espèces pratiquement jamais linéaire. Afin de corriger ce biais et de disposer d'un modèle souple permettant de bien décrire l'évolution des pêcheries, Pella et Tomlinson ont donc proposé une forme « généralisée » du modèle global, où la fonction de production biologique du stock $g(P)$ prend une forme complexe grâce à l'introduction de trois constantes:

$$g(P) = H.P^m - KP$$

Le paramètre m , est le plus important dans cette formulation, car il conditionne la forme du modèle global (fig. 3). On aura ainsi pour des facteurs « m » variant de 0 à 2, une infinité de courbes de production potentielles. Le modèle exponentiel proposé par Fox 1973 correspond au cas particulier où $m = 1.0$, et semble à l'expérience d'un usage particulièrement pertinent pour bien décrire l'exploitation des stocks de thons.

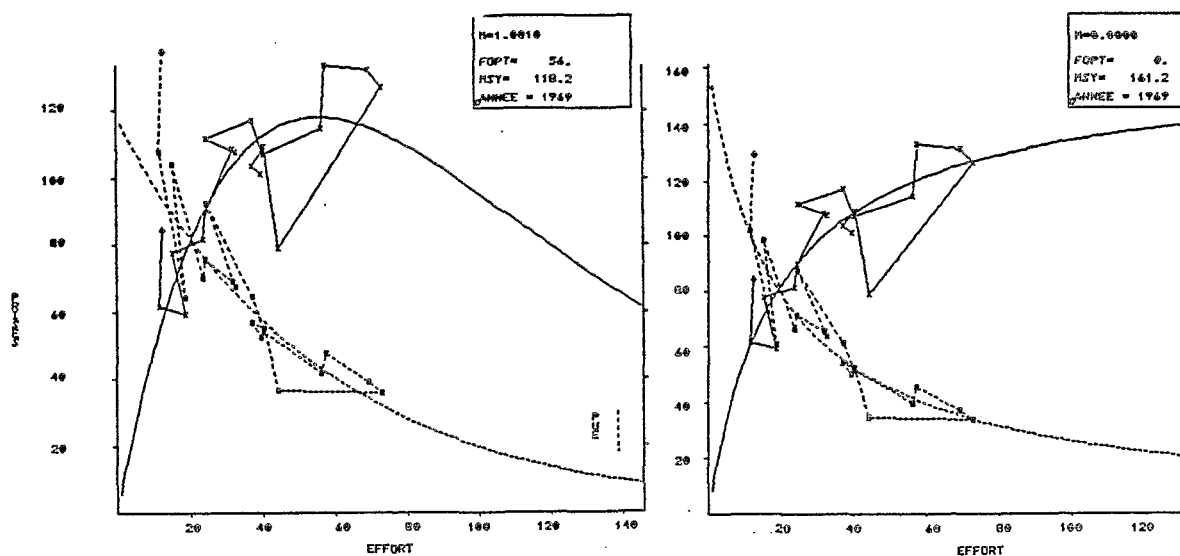


Fig. 3. — Le modèle de Pella Tomlinson : Evolution des prises et de l'abondance en fonction de l'effort de pêche pour diverses valeurs de l'exposant m . Exemple de l'albacore de l'Atlantique Est

Un dernier développement significatif pour les thons en matière de modèle global, est celui apporté récemment (1989) par Laloé. Ce développement du modèle de Schaefer vise à résoudre un problème très classiquement rencontré dans son utilisation sur la plupart des stocks de thons, celui d'estimations croissantes de la prise maximale équilibrée et de l'effort de pêche optimal quand la pêcherie s'étend géographiquement. On peut citer à titre d'exemple de ce problème majeur, le cas du stock d'albacore de l'Atlantique Est, ou celui du Pacifique Est (fig. 4).

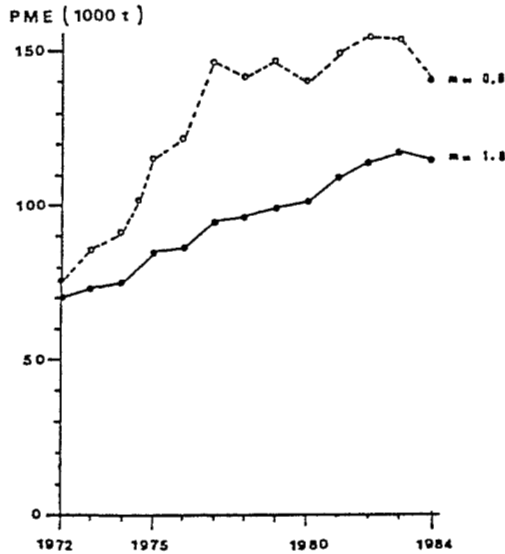


Fig. 4. - Evolution de la PME estimée pour les stocks d'albacore de l'Atlantique Est et du Pacifique Est

Laloé introduit donc un paramètre supplémentaire au modèle global de Schaefer qui correspond à la fraction du stock total qui est exploité, géographiquement ou selon la profondeur, par les pêcheries.

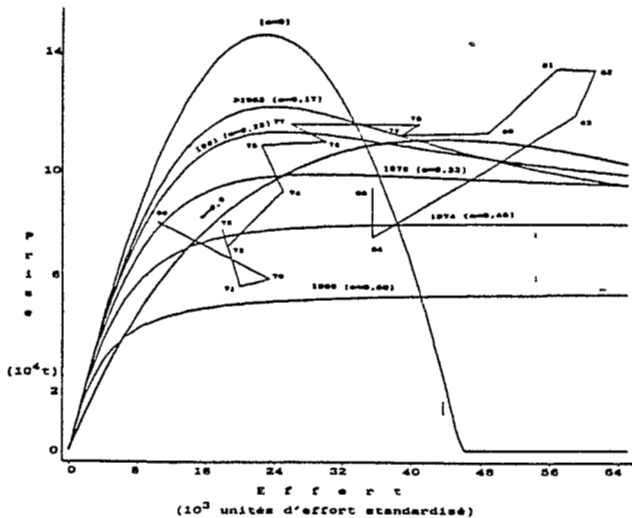


Fig. 5. - Courbe de production équilibrée selon des fractions de stocks exploités variables (repris de Laloé 1989)

Le modèle de Laloé s'exprime alors de la manière suivante:

$$dB/dt = H(\alpha) \cdot B_r(B_r - B_v) - q(\alpha) \cdot f_r(B_r - \alpha \cdot B_v)$$

Il fournit une série de familles de courbes de production avec des formes différentes selon le niveau de α (fig. 5).

Dans ce modèle, la biomasse inaccessible produit biologiquement de la biomasse pour le stock, mais celle-ci n'est pas capturable par les pêcheries.

Cette formulation du modèle global est conceptuellement proche de celle formulée par Fox en 1973 dans l'hypothèse de stocks faisant l'objet de mélanges entre eux, ce qui est un cas fréquent pour les thonidés (fig. 6).

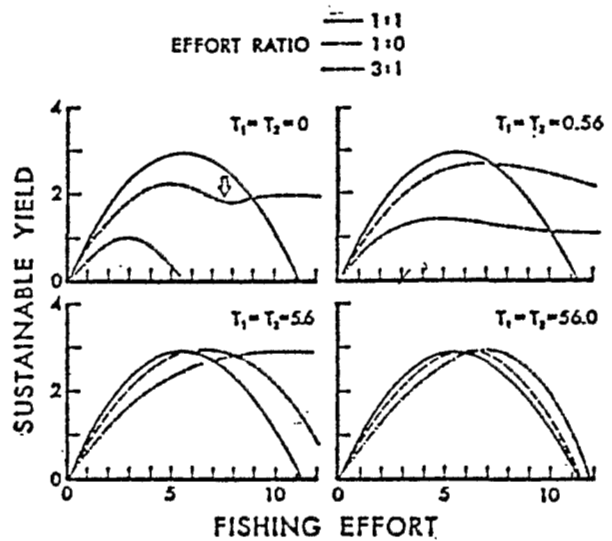


Fig. 6. - Courbes de production dans l'hypothèse de stocks qui se mélangent partiellement (Fox 1973)

2.2. Les problèmes des modèles globaux

2.2.1. Structure du stock

Ces deux derniers modèles posent en fait, plus sans doute qu'ils ne les résolvent, le problème du caractère migrateur des ressources thonnières et de la difficulté de délimiter des « stocks » ou unités de gestion. La plupart des espèces de thons effectuent en effet des migrations, soit modérées, soit importantes (selon l'âge et l'espèce), mais il est dans la plupart des cas très difficile de tracer des frontières géographiques réelles entre les stocks:

1. Choisir des stocks, i.e. des unités de gestion, trop vastes (par exemple un océan) sera le plus souvent peu réaliste du fait que les mélanges entre des zones très distantes seront le plus souvent très faibles (selon bien sûr la taille de l'océan et les migrations de l'espèce).

2. Choisir de trop petites unités de gestion, par exemple des ZEE, risque d'être un non sens en matière scientifique et d'aménagement, si les mélanges avec les zones voisines sont importants (cas probablement le plus fréquent à l'échelle de la plupart des espèces et des ZEE).

Ce problème sera discuté dans l'analyse des interactions entre pêcheries thonières.

2.2.2. Estimation de l'abondance réelle du stock

L'évolution de l'abondance du stock est un paramètre essentiel à suivre pour employer le modèle global. Dans la pratique, on ne pourra l'estimer que par les prises par unité d'effort des flottilles thonières.

Toutefois, il est essentiel de disposer à cet effet d'indices d'abondance non biaisés grâce à des procédures de calculs adéquates. Une erreur trop classique consiste par exemple à employer un effort non standardisé et non corrigé des variations de stratégies de pêche (concentration des flottilles dans les strates de forte abondance de l'espèce cible). Cette erreur conduit classiquement à calculer des indices d'abondance stables ou même croissants, bien que la biomasse du stock puisse être en forte baisse.

Ce type de biais est caractéristique dans l'océan Indien pour l'albacore, si l'on emploie des indices de pue calculés par le rapport prise/pue.

Les procédures classiquement employées pour les calculs d'indices d'abondance visent à corriger ces biais par divers moyens:

1. Estimation de la puissance de pêche (méthode de Robson par exemple) relative de chaque thonier individuel et calcul d'un temps de pêche effectif (par rapport à un bateau standard). Les accroissements ou les baisses de la puissance de pêche du bateau standardisé demeurent difficiles à corriger.

2. Emploi d'une méthode de calcul des pue adéquate:

- par exemple dans l'Atlantique, la pue en albacore des senneurs est calculée en moyennant par quinzaine de pêche les pue des carrés de 1° explorés

significativement, puis en moyennant les pue des 24 quinzaines de l'année (Fonteneau 1981).

- pour l'albacore du Pacifique Est, un modèle linéaire généralisé est employé depuis plusieurs années pour calculer un indice d'abondance corrigeant des modifications de stratégies de pêche des flottilles (Punsly 1987).

2.2.3. Variations des tailles capturées et des engins

Le modèle global suppose qu'il existe une prise maximale équilibrée indépendante des tailles capturées par les pêcheries. Cette hypothèse s'avère à l'usage fautive pour les thonidés pour la plupart des espèces et des stocks, le potentiel de production étant lié à l'engin de pêche et aux tailles capturées. Les modifications des engins de pêche en activité ou des tailles capturées modifient le plus souvent le potentiel des pêcheries.

Cela résulte en fait de deux facteurs distincts:

1. La production par recrue (Chapitre 3) dépendra logiquement des tailles capturées.

2. Les diverses classes de taille sont inégalement accessibles aux divers engins (fig. 7).

Il résulte de ces deux éléments que l'approche globale n'est significative que si certains engins sont en activité. Par exemple pour l'albacore, il est clair dans les trois océans — Atlantique, Indien et Pacifique — que seuls les senneurs donnent une véritable image de la PME « réelle » des stocks. Les estimations calculées jadis (ou parfois) à partir des seules flottilles palangrières fournissent ainsi des estimations très sous estimées des captures potentielles.

Cela n'est pas le cas pour toutes les espèces, par exemple pour le patudo, que le même palangre est le seul engin apte (actuellement) à exploiter efficacement

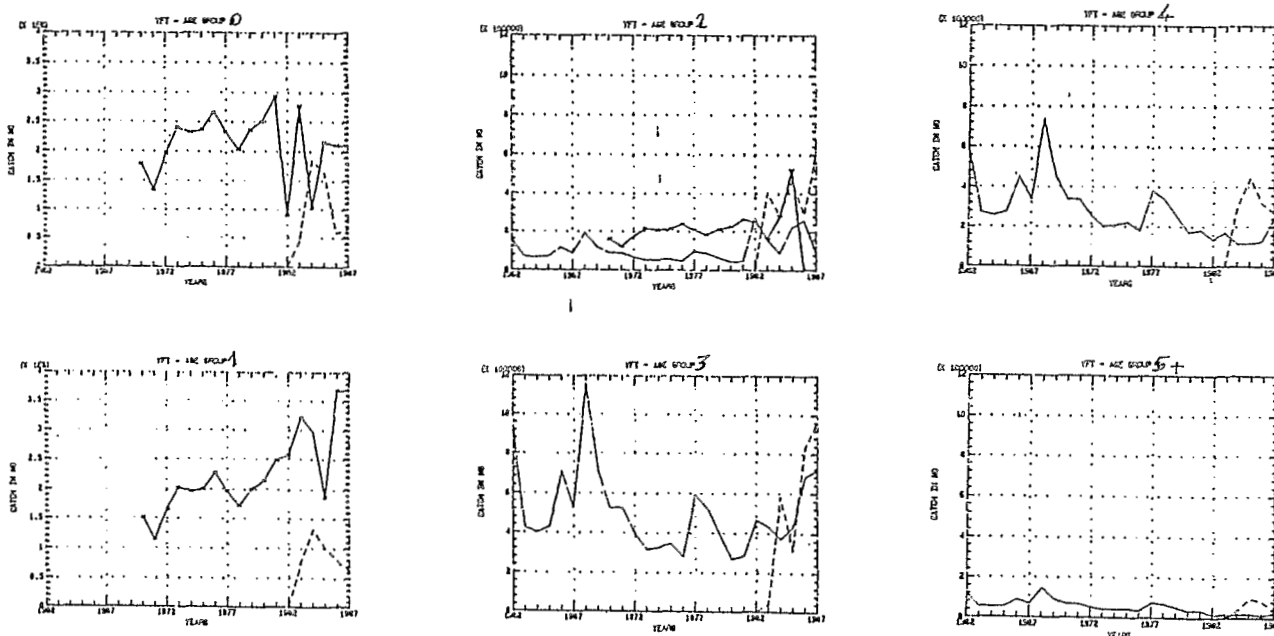


Fig. 7. — Captures par âge de divers engins : exemple de l'albacore de l'océan Indien (de Hallier 1988)

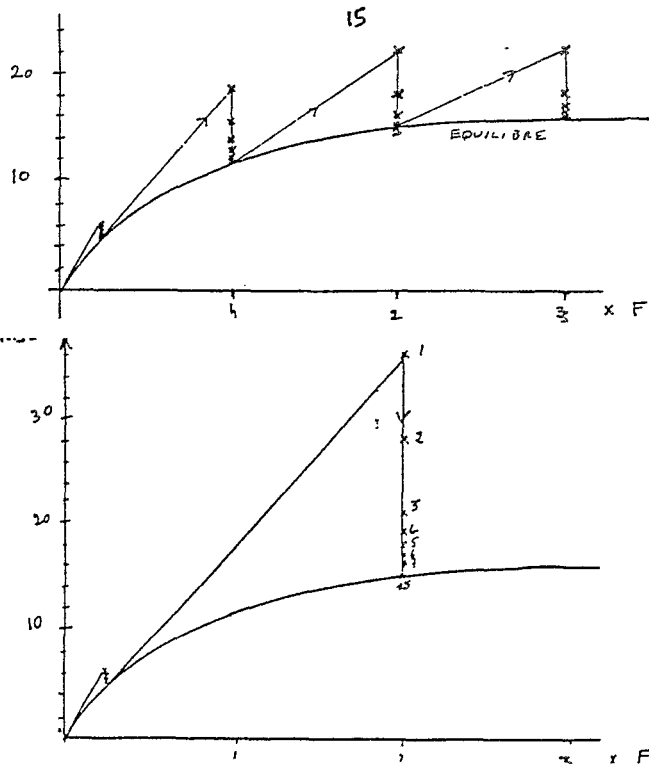


Fig. 8A. — Modèle global : quelques exemples de déséquilibre des pêcheries selon le nombre d'âges présents dans la pêcherie (résultats de simulations) : 8 (a) stock à 15 classes d'âge

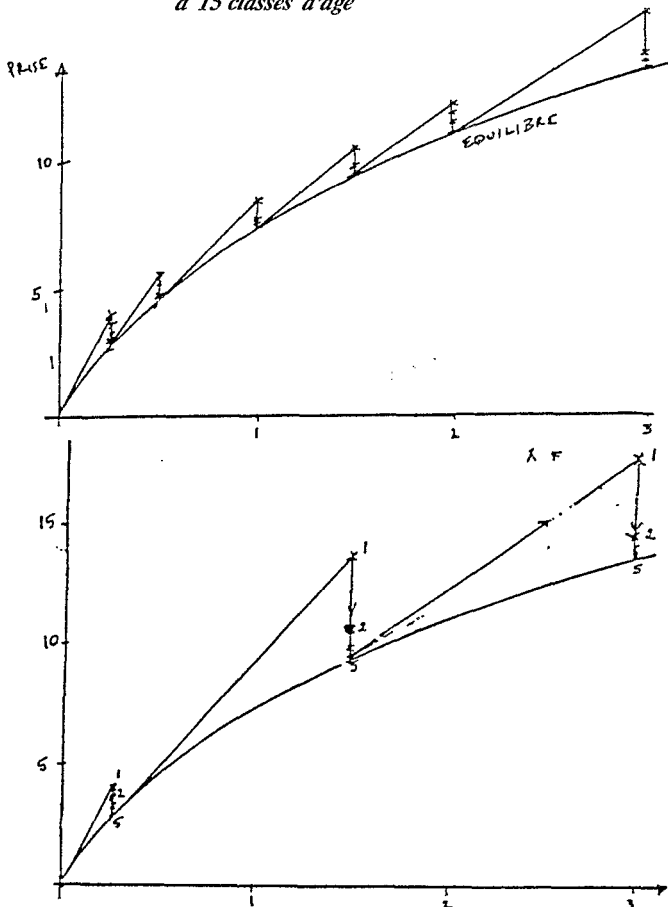


Fig. 8B. — Modèle global : quelques exemples de déséquilibre des pêcheries selon le nombre d'âges présents dans la pêcherie (résultats de simulations) : 8 (b) stock à 5 classes d'âge

2.2.4. Estimation du déséquilibre de la pêcherie

Quand l'effort de pêche augmente très rapidement, la pêcherie peut capturer temporairement une prise bien supérieure à la production biologique équilibrée du stock (fig. 8).

L'une des difficultés dans le modèle global consiste à estimer la courbe de production équilibrée biologique du stock à partir des données des pêcheries, par nature en situation de déséquilibre.

A cet effet on emploie classiquement les méthodes de Gulland (1969) ou de Fox (1975) qui mettent en relation l'abondance d'une année avec les efforts exercés pendant la durée de vie moyenne de l'espèce (paramètre k). Le nombre de classes d'âge présentes significativement dans la pêcherie ou facteur « k » est donc un paramètre essentiel à bien estimer pour évaluer le déséquilibre biologique qui ne peut que résulter d'un accroissement rapide de l'effort de pêche. Un exemple de telles situations est probablement donné par l'albacore de l'océan Indien et par l'espadon de l'Atlantique, deux pêcheries où la prise actuelle est très probablement supérieure à la production équilibrée du stock (sans nécessairement avoir atteint ou dépassé la PME...) pour les niveaux actuels d'efforts de pêche.

2.2.5. Variabilité de l'environnement

L'exemple de l'anomalie de l'environnement observée dans l'Atlantique en 1984 et de ces effets sur les rendements est exemplaire : on a ainsi observé dans cet océan qu'une thermocline anormalement profonde était susceptible de diminuer fortement les rendements des senneurs (Fonteneau 1989).

3. L'approche analytique

3.1. Généralité

L'approche analytique consistera à estimer et à intégrer les différentes composantes biologiques moyennes des stocks (fig. 9) :

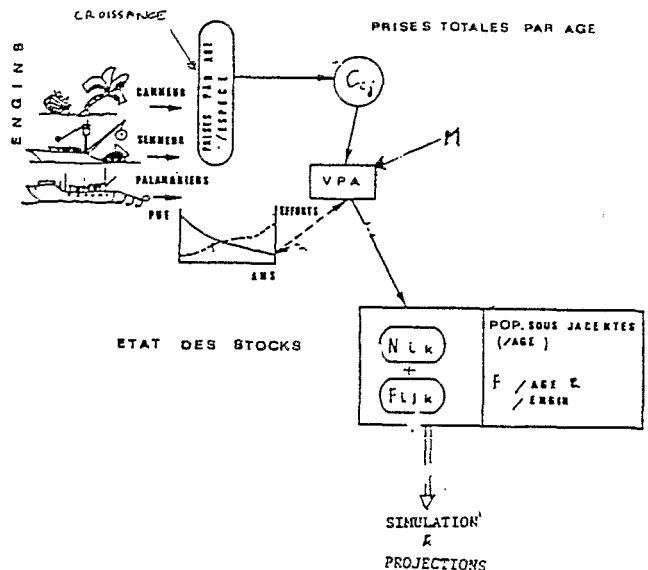


Fig. 9. — Le concept de base de l'approche analytique

- nombre d'individus présents à chaque âge dans le stock;
- croissance pondérale de ceux-ci en fonction de l'âge;
- mortalité naturelle et par pêche en fonction de l'âge.

Diverses méthodologies analytiques existent et sont souvent employées pour les thonidés : méthodes de Tomlinson et Bell 1934, de Beverton et Holt 1956, de Ricker 1975. Toutes ont en commun d'analyser les variations de la production par recrue des stocks en fonction de divers schémas d'exploitation.

En effet, si dans un stock pénètre à l'âge au premier recrutement un certain nombre de thons (ou recrues), il est classique d'admettre que le potentiel de captures pondérales (et financières) dépendra beaucoup de l'âge auquel les captures seront réalisées (donc des engins en activité). Ces modèles analytiques ont donc fait l'objet d'un emploi intensif pour la plupart des stocks de thons; ils demandent toutefois un certain nombre de données statistiques et de connaissances biologiques parfois difficiles à obtenir:

– La croissance

Paramètre essentiel à obtenir dans l'approche analytique; les meilleurs résultats sont obtenus chez les thonidés par marquages-recaptures, parfois par suivi des progressions modales, ou par lecture des structures osseuses.

Les marquages, malgré leur grand intérêt, sont toujours coûteux et souvent difficile à réaliser comme on l'a vu dans l'Océan Indien...

– La mortalité naturelle M

Il existe pour chaque stock, dans chaque océan, une hypothèse de travail retenue par les scientifiques pour la mortalité naturelle; force est de reconnaître que les chiffres retenus sont très hypothétiques. Le choix de la mortalité n'est pas analytiquement neutre les erreurs sur la mortalité naturelle peuvent conduire à des biais significatifs dans les estimations de la mortalité par pêche F qui seront faites : Un M trop faible pourra surestimer le taux d'exploitation du stock.

– La mortalité par pêche exercée en fonction de l'âge

Diverses méthodes peuvent être employées. Les méthodes basées sur les pue par âge d'une année à l'autre doivent être exclues pour les thons du fait de la sélectivité variable de chaque engin en fonction de l'âge. Les analyses séquentielles des populations (SPA) sont d'un emploi préférable.

3.2. Les analyses séquentielles des populations (SPA)

La méthode la plus classique est celle de l'analyse séquentielle des populations (SPA): VPA ou analyse des cohortes.

Elle consiste à partir d'une estimation des prises totales par âge (statistiques de pêche) à calculer les taux de mortalité par pêche par âge correspondants (fig. 10).

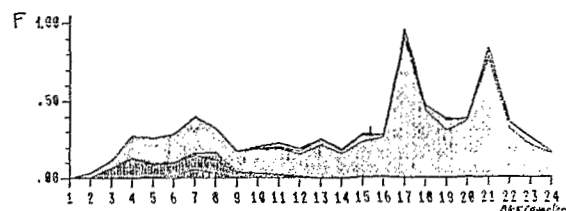


Fig. 10. – Variations de F en fonction de l'âge et de l'engin : exemple de l'albacore Atlantique (base trimestrielle)

Diverses méthodes de complexité variables ont été employées pour les thonidés:

- Méthode de Murphy 1965 généralisée par Tomlinson 1970 ou avec ses développements par Fonteneau 1981
- Méthode des analyses multicohortes de Laurec et Bard 1980
- Méthode d'ajustement automatique des analyses à partir de diverses pue par âge ou SVPA (Parrack 1986, Gavaris 1988).

L'intérêt de ces VPA est qu'elles seules permettent de bien mettre en évidence, puis de suivre d'une année à l'autre, les variations de la mortalité par pêche en fonction de l'âge et celles du recrutement.

Le phénomène de fortes variabilité des F est un élément majeur pour les thonidés.

Pour la plupart des stocks de thons, le profil des F par âge est en effet le plus souvent:

- très variable saisonnièrement et selon l'âge pour chaque engin;
- très variable d'une année à l'autre selon l'évolution des pêcheries.

L'emploi de ces méthodes d'estimation des F par âge et des populations sous jacentes continue de poser toutefois de nombreux problèmes pour les thons du fait :

- des incertitudes sur l'âge réel des thons capturés;
- de la variabilité des schémas de pêche;
- de la difficulté de disposer d'indices de pue représentatifs de la biomasse;
- des taux d'exploitation qui sont pour la plupart des stocks de thons relativement faibles (comparé aux ressources côtières plus vulnérables...), d'où une médiocre convergence des VPA.

L'idéal pour pratiquer les VPA est de disposer d'un stock fortement exploité avec un schéma d'exploitation stable et bien connu, par exemple F maximum et constant à partir d'un certain âge; cela n'est pratiquement jamais le cas pour les stocks de thons.

Il en résulte de multiples difficultés et de multiples et graves erreurs dans les estimations obtenues par les VPA sur les thonidés. On pourra par exemple citer l'analyse présentée à l'île Maurice en 1988 où les auteurs concluaient par SVPA que le stock d'albacore de l'Océan Indien possédait une biomasse inférieure aux prises actuelles

3.3. Marquages

Les marquages des thons, offrent classiquement et en théorie, quand il sont réalisés en grand nombre et dans de bonnes conditions, d'intéressantes possibilités d'évaluer l'importance des ressources.

En fait très peu d'exemple d'évaluations de ce type ont pu être réalisées : celles de la CPS sur le listao (Kleiber), celles du listao de l'Atlantique et sur le thon rouge. Pour être utilisable dans cette voie, les marquages doivent en effet répondre à un certain nombre de conditions rarement réalisées:

- grand nombre d'individus marqués (par exemple plusieurs dizaines de milliers en un an);
- bonnes statistiques de pêche: prise, efforts et tailles, par mois et zones fines et exhaustives;
- bonne signalisation des recaptures pour toutes les flottes. Dans les deux exemples du listao du Pacifique Ouest et de l'Atlantique, les analyses des marquages recaptures ont pu montrer la sous exploitation globale de ces stocks.

3.4. Les simulations actuelles

L'approche analytique en situation de déséquilibres des stocks et des pêcheries est couramment menée sur les thonidés, et en permanents développements, du fait de sa souplesse.

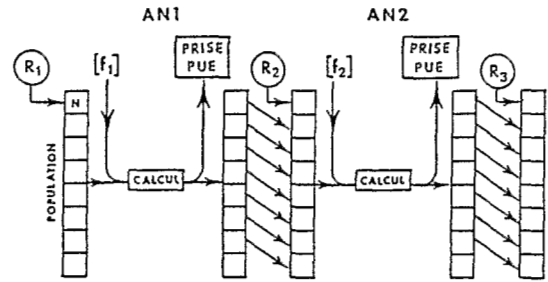
- On citera par exemple chez les thons les modèles de :
- R. Francis 1974 sur l'albacore du Pacifique Est
 - A. Fonteneau 1975 modèle de simulation multi-engins sur l'albacore de l'Atlantique Est.

Les deux modèles permettaient de faire des projections sur les prises et les rendements des flottilles thonières en transition et en équilibre, en tenant compte des variations de l'effort de pêche, du recrutement ou des schémas d'exploitation des pêcheries thonières.

Ces modèles de simulations « globaux » ont conduit à divers développements; les plus intéressants sont ceux qui tiennent compte de l'hétérogénéité géographique (ou verticale) des stocks et prennent en compte les migrations saisonnières et en fonction de l'âge qui sont le propre des thonidés (fig. 11).

De tels modèles à compartiments sont par exemple ceux proposés par Kleiber et Baker 1987 sur le germon du Pacifique Nord (fig. 12) ou par Fonteneau 1981 sur l'albacore de l'Atlantique.

L'intérêt potentiel de ces modèles est de bien tenir compte des migrations; leurs problèmes majeurs



.. Organigramme général de la simulation

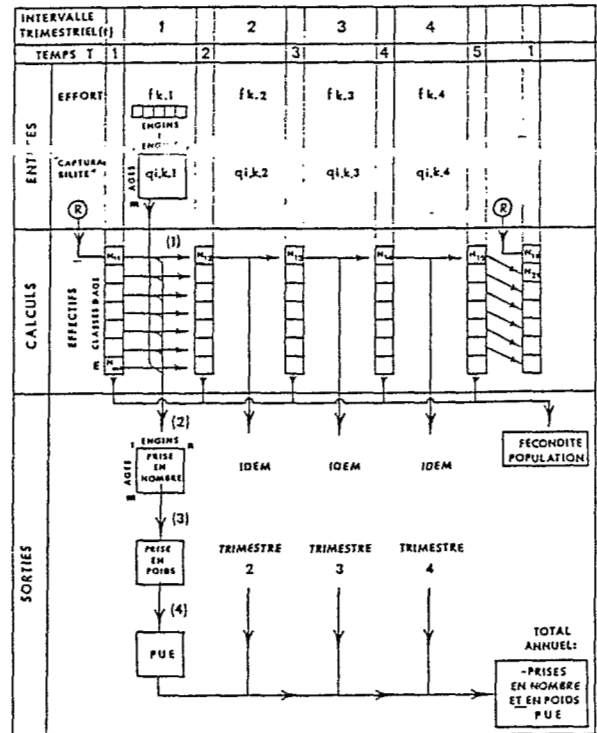


Fig. 11. - Le modèle de simulation global

résident dans leur surparamétrisation et de leur dépendance vis-à-vis des classiques erreurs des SPA.

Il est en effet très difficile de connaître avec réalisme et précision les migrations d'une cohorte durant toute sa vie, qui par ailleurs peuvent varier selon divers facteurs, d'environnement en particulier. En conclusion, l'emploi des modèles de simulation à compartiments constitue pour la modélisation des ressources thonières une voie difficile, mais intéressante à explorer, en particulier pour résoudre la délicate question des interactions entre pêcheries situées dans des ZEE différentes.

3.5. Les perspectives actuelles de modélisation

Pour divers stocks de thons au monde, le problème prioritaire reste d'acquies les données statistiques et les paramètres biologiques de base nécessaires aux modèles « classiques » afin de les appliquer et de répondre aux principales questions qui se posent en matière d'évaluation de l'état des stocks et de gestion de ceux-ci.

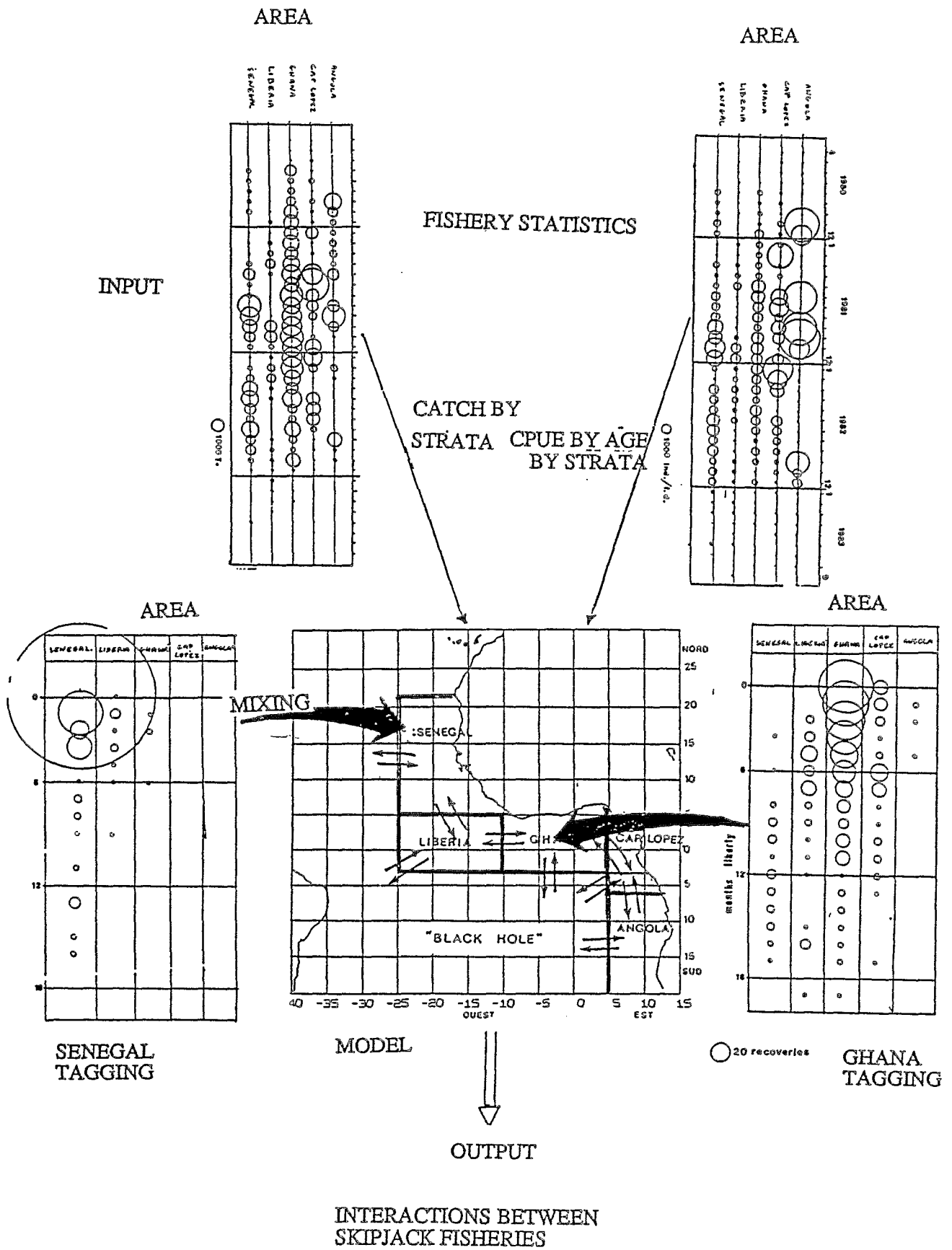


Fig. 12A. - Les modèles de simulation à compartiment : listao Atlantique

Pour d'autres régions du globe où les connaissances statistiques et biologiques ainsi que les modélisations classiques sont déjà développées depuis longtemps, d'autres perspectives nouvelles de modélisations fines s'offrent, cela est par exemple le cas dans l'Atlantique Est et dans le Pacifique Est.

Ces nouveaux modèles prennent ou prendront en compte, à terme, divers facteurs importants dans la

dynamique des flottilles tels que les migrations, l'environnement, les caractéristiques technologiques des flottilles, les paramètres socio économiques ou le comportement des pêcheurs. L'objectif est d'obtenir une compréhension meilleure de la dynamique des stocks et des flottilles de pêche, éléments indispensables à la réalisation de prévisions fiables et base scientifique de l'aménagement des ressources.

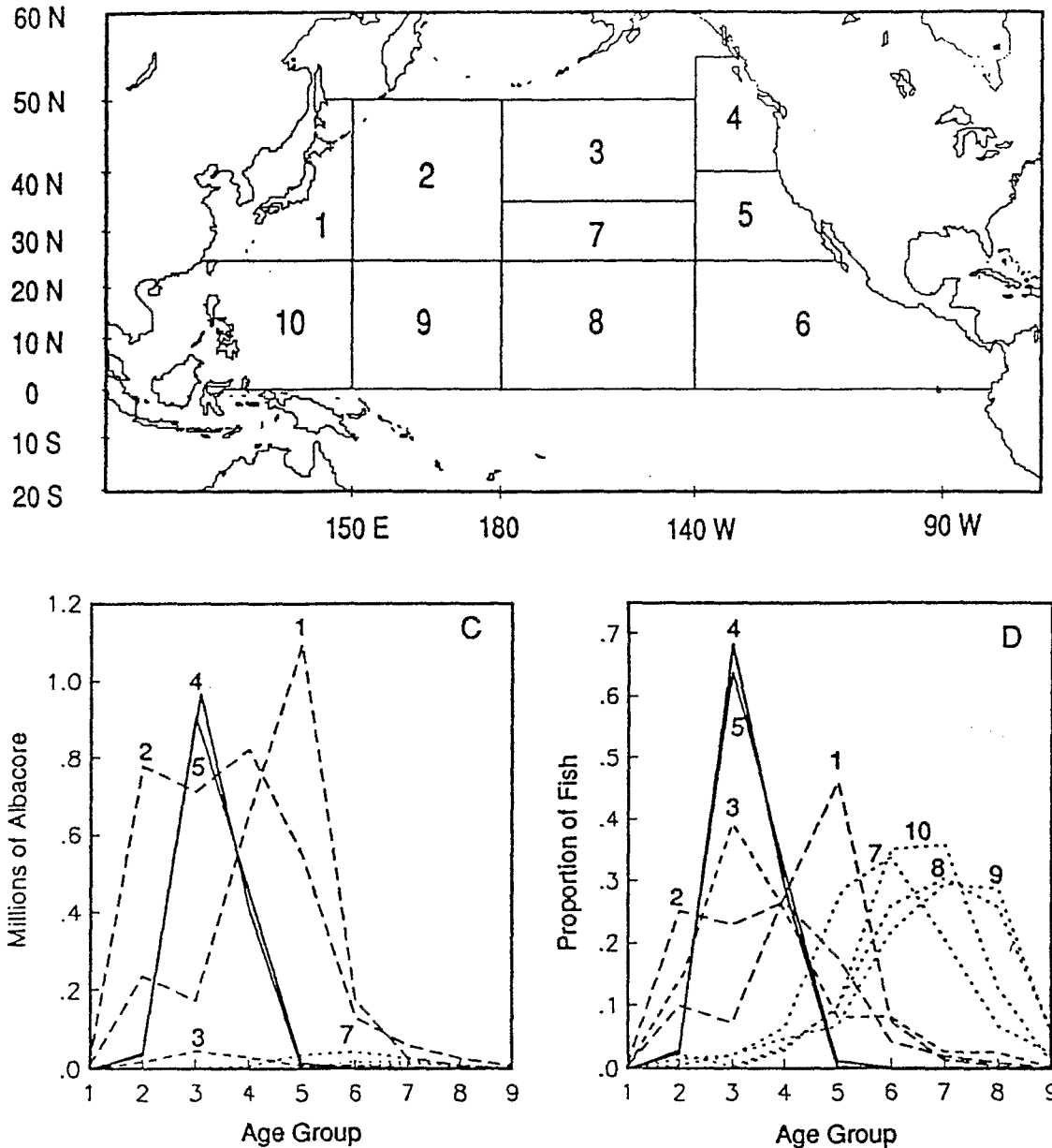


Fig. 12B. — Composite démographique moyenne des captures d'albacore dans chaque compartiment du modèle (1961-83)

Conclusion

Le présent exposé avait pour objectif de couvrir globalement les acquis, les problèmes et les perspectives en matière de modélisations des ressources thonières et de leur exploitation par les pêcheries.

Les thons offrent clairement un vaste champ d'étude. Tout en restant « classiques » en matière de modélisation, ils possèdent toutefois un certain nombre de caractéristiques biologiques et écologiques propres qui en font un domaine « à part ».

Bibliographie

- Beverton (R.J.H.) and Holt (S.J.), 1956. — A review of methods for estimating mortality rates in exploited fish populations, with special reference to sources of bias in catch sampling. Rapp. P.V. Réunions Cons. Perm. Int. Explor. Mer. n 140 ; pp. 67-83.
- Fonteneau (A.), 1975. — L'exploitation rationnelle des stocks et les techniques de simulation. Exemple de la pêche intertropicale d'albacores (*Thunnus albacares*). La pêche maritime, n° 1167, pp. 425-430.
- Fonteneau (A.), 1981. — Dynamique de la population d'albacore (*Thunnus albacares*) de l'océan Atlantique. Thèse Doctorat Université Paris 6. Nov. 1981 : 342 p.
- Fonteneau (A.), 1981. — Note sur le mode de calcul de la prise par unité d'effort des senneurs. FISM Rec. Doc. Scient. ICCAT, vol. 15 (1), pp. 407-411.
- Fonteneau (A.), 1989. — Les anomalies de l'environnement en 1984 dans le Golfe de Guinée. Effets possibles sur la capturabilité de l'albacore. Document ICCAT SCRS/89/53 en cours de publication ICCAT.
- Fox (W.) Jr., 1974. — An overview of production modelling. Rec. Doc. Scient. ICCAT Vol. 3 : 142-156.
- Fox (W.W.) Jr. 1975. — Fitting the generalized stock production model by least squares and equilibrium approximation. Fish. Bull. U.S. vol. 73 (1), p. 23-36.
- Francis (R.C.), 1974. — TUNPOP, a computer simulation model of the yellowfin tuna population and surface tuna fishery in the eastern Pacific Ocean. Bull. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm. 16 (3), pp. 235-279.
- Gavaris (S.), 1988. — An adaptative framework for the estimation of population size. Can. Atl. Fish. Sci. Adv. Comm. (CAFSAV) Res. Doc. 88/29, 12 p.
- Gulland (J.A.), 1969. — Manual of methods for fish stock assessment. Part 1. Fish population analysis FAO. Man. Fish. Sci. 4, 154 p.
- Kleiber (P.) et Baker (B.), 1987. North Pacific albacore (*Thunnus alalunga*) simulation model. NOAA NMFS SWFC Administrative report LJ-87-02; 32 p.
- Laloé (F.), 1989. — Un modèle global avec quantité de biomasse inaccessible dépendant de la surface de pêche. Application aux données de la pêche d'albacores (*Thunnus albacares*) de l'Atlantique Est. Aq. Liv. Res., Vol. 2 (4): 189-266.
- Laurec (A.) et Bard (F.X.), 1980. — Analyse multicohorte sur deux classes d'âge. Rec Doc Scient ICCAT Vol. 9 (1) : 14-25.
- Murphy (G.I.), 1965. — A solution of the catch equation. J. Fish. Res. Bd. Canada 22 (1), pp. 191-202.
- Parrack (M.L.), 1986. — A method of analyzing catches and abundance indices from a fishery. Rec. Doc. Scient. ICCAT Vol. 24 : 209-221.
- Pella (J.J.) and Tomlinson (P.K.), 1989. — A generalized stock production model. Bull. Inter-Am. trop. Tuna Comm., 13 : pp. 420-496.
- Punsly (R.), 1987. — Estimation of the relative annual abundance of yellowfin tuna, *Thunnus albacares*, in the eastern Pacific Ocean during 1970-1985. IATTC Bull. Vol. 19, 3.
- Ricker (W.E.), 1975. — Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. Bull. Fish. Res. Board Can. 191 : 382 p.
- Schaefer (M.B.) 1957. — A study of the dynamics of the fishery for yellowfin tuna in the eastern tropical Pacific Ocean. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull. vol. 2, n° 6, pp. 245-268.
- Thompson (W.F.) and Bell (F.H.), 1934. — Biological statistics of the Pacific halibut fishery (2). Effect of changes in intensity upon total yield and yield per unit of gear. Rept. Int. Fish. Comm. 8. 49 pp.
- Tomlinson (P.K.), 1970. — A generalization of the Murphy catch equation. J. Fish. Res. Bd. Canada 27, pp. 821-825.