

VARIABILITE ENVIRONNEMENTALE ET STRUCTURATION SPATIALE DE LA REPRODUCTION

Application aux espèces de poissons pélagiques des zones d'upwelling

Christophe LE PAGE

*ORSTOM, Laboratoire d'Informatique Appliquée
72, route d'Aulnay, 93143 BONDY Cedex, France*

RESUME

Le réalisme des modèles de dynamique des populations de poissons pélagiques côtiers passe par la prise en considération de l'importante variabilité spatio-temporelle environnementale. Dans un milieu fluctuant, les comportements individuels ne sont pas stéréotypés, et leur intégration dans le processus de modélisation -qui constitue l'approche "individus-centrée"- est susceptible d'éclairer la dynamique populationnelle. Ce type d'approche est ici envisagée pour simuler le comportement reproductif des espèces de petits pélagiques côtiers. Les différents arguments -d'ordre écologiques et méthodologiques- qui justifient son usage par rapport aux approches plus classiques sont passés en revue. L'analyse de premières expériences de simulation met en évidence l'intérêt de la démarche : on dispose d'un outil de recherche exploratoire permettant de déceler les processus affectant le succès de la stratégie de reproduction adoptée.

ABSTRACT

To build realistic dynamics population of small pelagic fish's models, the spatio-temporal variability of the environment should be taken into account. In a variable environment, the individual behaviors are not stereotyped, and their integration in the modelling process -that makes up the "individual-based" approach- may throw a light on population dynamics. This kind of approach is used here to simulate the reproductive behavior of small pelagic species. Different ecological and methodological evidences accounting for its use in relation to other more classical approaches are reviewed. The analyze of first simulating experiences highlights the study's interest: the simulator is an exploratory research tool that allows to detect the main processes influencing the success of the reproductive strategy.

INTRODUCTION

Les espèces de poissons regroupées sous l'appellation "petits pélagiques côtiers" (sardine, sardinelle, anchois, chinchard, etc...) représentent environ la moitié du total mondial des captures halieutiques. Les régions d'*upwelling* (ces zones de remontées d'eaux froides riches en sels minéraux qui se rencontrent principalement le long des bordures océaniques orientales) sont leurs écosystèmes de prédilection. Les fluctuations environnementales y sont marquées et influencent sensiblement l'abondance de ces populations, en affectant notamment le succès du processus reproductif.

La reproduction est le véritable moteur de la dynamique d'une population. Son succès dépend des processus jouant sur le nombre d'oeufs pondus (croissance, fécondité, etc...) puis ultérieurement de ceux qui influencent la survie des nouveau-nés. Le taux de mortalité peut alors atteindre des valeurs extrêmes, aussi cette phase est souvent qualifiée de critique. Elle aboutit au *recrutement*, c'est-à-dire à l'incorporation des juvéniles au stock. Le recrutement désigne également l'effectif total de la nouvelle cohorte et, de ce fait, s'assimile à un bilan reproductif. Il est donc naturel de le retrouver au coeur des études portant sur les fluctuations des stocks halieutiques. Traditionnellement, ces études ont été abordées sous deux angles. Une première démarche considère simplement la relation entre le niveau du recrutement et la taille du stock de géniteurs. La modélisation des phénomènes "densité-dépendants" proposée par Ricker (1954) et Beverton et Holt (1957) constitue le fondement des recherches biologiques liées à la relation stock/recrutement (Rothschild, 1989). La seconde démarche tente de mettre en évidence des corrélations entre le succès du recrutement et certaines variables de l'environnement. Cette approche statistique est relativement délicate, car, comme le soulignent Walters et Collie (1988), les corrélations éventuelles sont susceptibles d'être faussées par l'autocorrélation souvent présente à la fois dans les séries temporelles de recrutement et dans les séries temporelles environnementales. Par ailleurs, il existe des non-linéarités et des discontinuités entre la réponse fonctionnelle de tout organisme vivant et la variabilité climatique, et leur détection demeure le plus souvent problématique.

Ces deux stratégies de recherche ont chacune fait progresser notre compréhension des mécanismes qui conditionnent le succès de la reproduction, mais elles font pourtant l'objet de critiques : une grande partie de la variabilité demeure inexpliquée (Rothschild, 1989). Ce type d'approche "classique", qui cherche à interpréter les caractéristiques des populations presque exclusivement en termes de paramètres globaux, semble insuffisant pour caractériser la "dynamique de l'instabilité" propre aux espèces de petits pélagiques côtiers (Kawasaki, 1983). Actuellement de toutes parts s'affirme la nécessité de reconsidérer la biologie des organismes dans le cadre des problématiques populationnelles (Koehl, 1989; Barbault, 1992). La première partie de ce travail s'attache à justifier l'usage de ce type d'approche -dite "*individus-centrée*"- pour aborder l'étude de la dynamique des populations des petits pélagiques côtiers. Suivent une description de la mise en oeuvre de cette approche, et enfin une discussion s'appuyant sur quelques premiers résultats.

APPROCHE INDIVIDUS-CENTREE ET DYNAMIQUE DES POPULATIONS DE PETITS PELAGIQUES COTIERS

On peut répertorier des arguments d'ordre écologique mais aussi méthodologique qui plaident en faveur de l'utilisation de l'approche *individus-centrée* pour étudier la structuration spatiale de la reproduction des espèces de poissons pélagiques côtiers.

Arguments écologiques

Comprendre la variabilité des populations de petits pélagiques côtiers impose d'appréhender les principaux traits reproductifs que les poissons tentent de réaliser afin de laisser derrière eux une descendance. Regroupés sous le terme *stratégie de reproduction*, cet ensemble comprend par exemple l'âge de première reproduction, les fécondités relatives à l'âge ou à la taille, l'organisation du comportement reproductif, et même chez certaines espèces des traits extrêmes tels que le changement de sexe (Wootton, 1984). Il est couramment admis qu'il existe pour chaque espèce animale une "meilleure" stratégie de reproduction (Gross, 1984). Le succès du processus reproductif est alors étroitement lié à l'existence de conditions environnementales favorables à n'importe quel individu d'une espèce donnée. Il existerait en quelque sorte un état environnemental "le plus favorable" à la reproduction d'une espèce et le comportement reproductif *optimal* consisterait alors, de manière identique pour chaque individu, à se trouver au moment de la saison de ponte dans une zone dont l'état environnemental se rapproche au plus près de l'état le plus favorable. Cette stratégie correspond au dogme du comportement reproductif optimal. Dans ce contexte, les individus sont interchangeableables et leur comportement peut alors être décrit par une simple variable telle que la taille de la population. Huston *et al.* (1988) font remarquer que cette propriété est contraire au principe biologique fondamental selon lequel tous les individus diffèrent par leur comportement et leur physiologie qui résultent d'une combinaison unique d'influences génétiques et environnementales. Gross (1984) affirme que contrairement à ce qui se produit dans la plupart des épisodes du cycle vital d'une espèce, les composants comportementaux de la reproduction sont variables, dynamiques et susceptibles d'être utilisés de manière opportuniste par certains individus, notamment dans des situations de compétition intraspécifique. Il peut souvent se trouver que la tactique individuelle la plus appropriée dépende de l'activité des autres organismes (cf l'ouvrage de Maynard Smith sur l'application de la théorie des jeux à la biologie évolutive, 1982).

L'hétérogénéité de l'environnement est un autre élément jouant clairement en défaveur du concept de l'individu moyen au comportement stéréotypé. Supposons que surviennent pendant la période de reproduction divers événements dans un environnement spatialement fragmenté (un fragment environnemental est un site présentant une certaine homogénéité : on postule qu'un environnement hétérogène à l'échelle géographique d'une espèce peut être décomposé en zones où l'environnement est localement homogène). Ce scénario est susceptible d'induire des variations comportementales parmi les groupes ainsi spatialement différenciés. Ces entités

forment une *métapopulation*, c'est-à-dire, selon Hanski et Gilpin (1991), un ensemble de sous-populations locales qui sont interconnectées par des mouvements d'individus. Mathisen (1989) suggère que le stock d'anchois du Pérou pourrait être un exemple de ce type d'organisation spatiale.

Arguments méthodologiques

L'approche *phénoménologique*, d'usage traditionnel en halieutique, s'articule autour de l'étude de données directement observables d'un système. Son application à l'étude du processus de reproduction des espèces de petits poissons pélagiques côtiers se heurte à deux types de limitations. D'une part elle suppose implicitement que les conditions demeurent inchangées, ce qui restreint son champ d'application au court-terme. Cette contrainte s'est traduite par la formulation classique de l'hypothèse d'homogénéité de l'environnement dans les modèles de dynamique des populations (May et Southwood, 1990). Or les zones d'upwelling sont caractérisées par une forte hétérogénéité spatio-temporelle, ce qui rend difficile toute tentative de prédictions à partir de modèles de régression. D'autre part ce type de modélisation ne peut s'appliquer qu'à des systèmes pour lesquels on dispose déjà de jeux de données fiables, et on sait que la récolte de données *in situ* concernant le suivi des oeufs, larves ou juvéniles représente une opération délicate. Les apports technologiques récents ont certes permis de progresser dans ce domaine (voir Lasker (1989) pour une revue) et devraient permettre de définir et d'analyser les processus mis en jeu avec une précision jusqu'alors hors de portée.

Ces difficultés ne remettent absolument pas en cause la pertinence et la nécessité de développer des modélisations phénoménologiques de la dynamique des populations de petits pélagiques côtiers; simplement elles doivent nous inciter à explorer les possibilités offertes par l'approche individu-centrée, dans une optique plus complémentaire qu'alternative.

Modèles de simulations numériques individus-centrés

La modélisation individu-centrée correspond à une approche *mécaniste* du fonctionnement d'un système. On cherche avant tout à identifier et à comprendre les mécanismes sous-jacents gouvernant les composants de ce système afin de le décrire dans sa globalité (Schoener, 1986). Lomnicki (1988) assure qu'une compréhension "fondamentale" de la dynamique d'une population ne peut émerger sans la prise en considération du comportement des individus qui la constituent. Le développement récent de modèles de simulations numériques individus-centrés montre que beaucoup de patterns écologiques peuvent être expliqués en considérant des interactions entre des organismes individuels (Huston *et al.*, 1988; Hogeweg et Hesper, 1990). Construire des modèles de comportements individuels n'est pas chose aisée car, le plus souvent, les comportements sont variables et difficiles à décrire quantitativement. En contrepartie, un individu, en tant qu'entité localisée, discrète et unique, est mieux placé

qu'une population pour restituer la variabilité écologique. Des simulations individus-centrées de divers processus populationnels ont déjà été utilisées avec succès. Presque toujours, ces processus rendent compte d'une activité destinée à se procurer les ressources essentielles à la survie, ressources étant ici pris au sens large (nourriture, espace, partenaire). L'approche individus-centrée appliquée au domaine de la dynamique des populations de poissons a également inspiré un certain nombre d'études parmi lesquelles celles de DeAngelis *et al.* (1991), Trebitz (1991), Chambers (1993), Van Winkle *et al.* (1993a), Rose *et al.* (1993). Van Winkle *et al.* (1993b) présentent un tour d'horizon récent qui permet de faire le point sur le sujet.

Utilisés depuis une vingtaine d'années déjà, ces modèles de simulation numérique, ou *simulateurs*, permettent d'analyser les conséquences d'une théorie connue, de découvrir des effets nouveaux, de prédire des comportements qualitatifs mais aussi de donner des réponses quantitatives (Horn *et al.*, 1989). Le développement rapide des moyens informatiques s'est traduit par un gain énorme de puissance de calcul et une plus grande facilité pour élaborer des interfaces homme-machine conviviales. Les simulateurs sont aujourd'hui susceptibles de représenter des systèmes de plus en plus riches en détails. Jolivet et Pavé (1993) estiment que désormais les modèles de simulation numérique ont acquis le statut de méthode. C'est dans cette nouvelle perspective qui s'offre aux modélisateurs que nous nous proposons d'étudier le couplage fluctuations environnementales / comportement reproductif.

SIMULATION DE COMPORTEMENTS REPRODUCTIFS EN ENVIRONNEMENT HETEROGENE

Problématique initiale: comparer deux comportements reproductifs

Cette étude correspond au point de départ d'une thèse dont le but est d'explorer - par simulations- les conséquences de la variabilité environnementale sur la structuration spatiale de la reproduction. Etant donné un environnement simulant une certaine hétérogénéité spatiale, il s'agit donc d'y faire évoluer une population dont le succès de reproduction est conditionné par la stratégie adoptée. L'idée instigatrice de ce projet est la suivante : afin d'explorer les conséquences de la théorie du comportement reproductif "optimal" sur la dynamique d'une population, une hypothèse alternative postulant l'existence d'un comportement reproductif individualisé lui est opposée. Selon cette hypothèse proposée par Cury (1994), chaque individu se reproduisant tend à retrouver les conditions environnementales dans lesquelles il a été produit et qui ont assuré sa survie. Le postulat de base est qu'à sa naissance, un individu enregistre des signaux environnementaux (une *empreinte*) qui seront déterminants dans le choix de son futur environnement reproductif. Chez des espèces pour lesquelles l'empreinte est assimilée à un lieu géographique précis (saumons, tortues, etc...), ce comportement de "*homing*" joue un rôle prépondérant dans la dynamique spatiale de la reproduction sexuée.

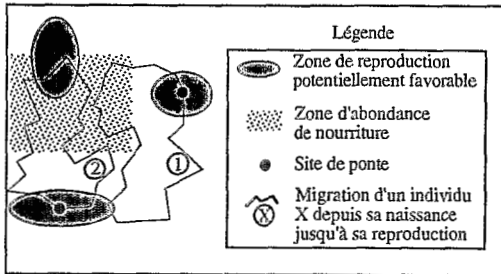


Figure 1 (d'après Cury, 1994) : Schématisation du comportement de "homing". La nature apparaît obstinée : les individus retournent à leur site reproductif natal après s'être cotoyés dans une zone où la nourriture est abondante.

La figure 1 schématise ce comportement: la localisation de la reproduction est la même que celle de la naissance, et ce en dépit de passages éventuels par d'autres zones potentiellement favorables à la reproduction de l'individu. Ce principe de reconnaissance de l'empreinte, agissant au niveau individuel, tend à ne pas considérer les variations contemporaines du milieu lors de la reproduction en ignorant ce qui pourrait paraître en première analyse comme favorable à l'espèce. Notre but est ici de tester la pertinence de la généralisation de ce processus à des espèces vivant dans des strates spatiales et temporelles variables. Rien n'indique qu'un individu recherchant les mêmes conditions environnementales que celles qui définissent son empreinte les retrouvera à l'endroit de sa naissance. Si la recherche est couronnée de succès, d'une génération à une autre, l'empreinte ne changera pas, mais par contre la localisation de son enregistrement a elle toutes les chances de changer (figure 2).

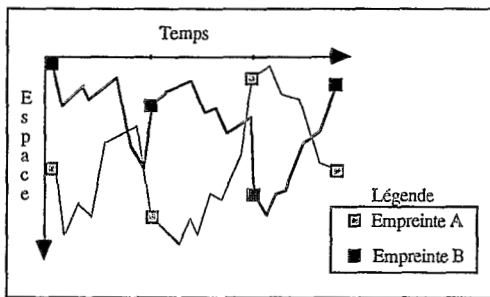


Figure 2 (d'après Cury, 1994) : Généralisation du comportement de "homing" à des espèces dont l'aire de reproduction est incluse dans un milieu hétérogène et fluctuant. Le "homing" consiste alors à retrouver une zone qui reproduise les conditions environnementales de l'empreinte. Le site reproductif natal ne remplit pas nécessairement cette condition, aussi la localisation des sites de ponte est variable.

Considérant que ce processus était caractérisé par l'obstination de chacun des individus d'une espèce à suivre le même type de comportement, Cury (1994) a baptisé son hypothèse "OBSNAT" (pour OBStinate NATure).

ELABORATION DU SIMULATEUR

Simuler l'évolution d'un grand nombre d'individus (une population) dans un environnement hétérogène et fluctuant est un problème complexe. Parmi les nouvelles techniques informatiques, la programmation *orientée-objet* facilite la modélisation des processus populationnels basés sur des comportements individuels (Saarenmaa *et al.*, 1988). Elle est également bien adaptée à la représentation de l'hétérogénéité spatiale de l'environnement par une succession d'arrangements de différents fragments d'habitat (Lefkovitch et Fahrig, 1985). Pour les simulations de systèmes écologiques, l'approche orientée-objet apporte en fait un plus incontestable à la "boîte à outils" du modélisateur (Baveco et Ingeman, 1992), car la gestion des réactions d'un individu vis à vis de son environnement est réalisée de manière plus naturelle.

L'architecture du simulateur baptisé "OBSNAT" tourne autour de deux classes (en programmation orientée-objet, une classe désigne la réalisation informatique d'un concept) : la classe *poisson* et la classe *fragment_d'habitat*. Chaque classe est caractérisée par des attributs et dispose d'un certain nombre de méthodes. Un fragment d'habitat est caractérisé par sa position dans l'espace, son voisinage (ensemble de fragments adjacents), et la valeur d'un indice environnemental synthétique qui traduit l'état global du milieu physique de cette zone. Un poisson est caractérisé par un lien avec un fragment d'habitat (traduisant sa présence sur ce fragment) et par une empreinte qui correspond à la valeur de l'indice environnemental synthétique au moment de sa naissance. Les deux activités de base (méthodes) des poissons d'OBSNAT sont la migration et la reproduction.

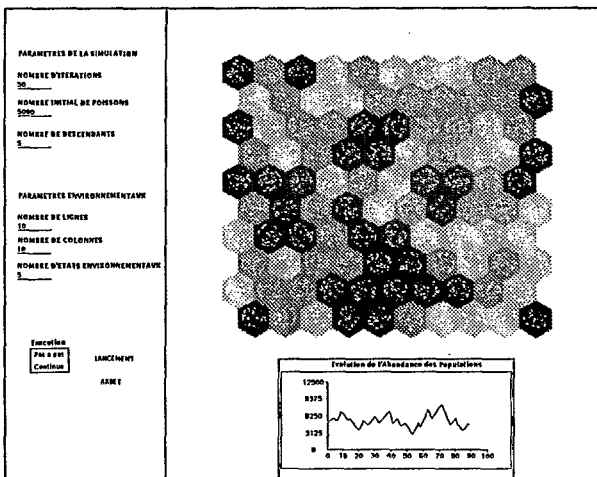


Figure 3 : Interface du simulateur de comportements reproductifs en milieu hétérogène et fluctuant.

Il nous a semblé intéressant de développer très vite une interface (figure 3). La partie située à gauche de l'écran permet de contrôler les différents paramètres de la simulation. La visualisation de l'évolution de la population se fait à deux niveaux: la courbe du bas de l'écran représente l'évolution temporelle de l'abondance de la population, alors qu'au-dessus, la représentation de fragments d'habitat hexagonaux dont la couleur symbolise l'état environnemental permet de suivre l'évolution de la répartition spatiale des individus (chaque poisson étant représenté par un point blanc).

Développer conjointement la partie modélisation et la partie visualisation demande une délicate gymnastique, car on doit s'efforcer de garder la plus grande indépendance entre les objets traités et leur représentation. La programmation orientée-objet fournit - et c'est justement là une de ses grandes forces- un cadre idéal pour réaliser ce genre de cloisonnement. L'enjeu est de pouvoir continuer à développer le modèle (rajouts ou modifications des méthodes propres à chacune des classes) sans bouleverser à chaque fois l'interface. Il existe souvent une disproportion énorme entre la simplicité et la facilité d'utilisation d'une interface conviviale et les efforts nécessaires à l'écriture du code qui la génère. Mais ces dernières années sont apparus des logiciels d'aide à la construction d'interface qui réduisent considérablement le temps de programmation. "Guide", acronyme pour "Graphical User Interface Design Editor" est un développeur d'interfaces pour station de travail SUN tournant sous XVIEW qui permet de manipuler directement des composants graphiques de haut niveau (fenêtre, menu, bouton, etc...) et de récupérer le code dans le langage de programmation souhaité (dans notre cas C++).

Premiers tests - De l'intérêt d'un simulateur...

La structure du simulateur étant en place, on a pu se livrer à quelques premières expériences pour la tester. Dans un premier temps, un scénario très simple a été formulé : soit une population de taille initiale N . Chacun des N individus a une même probabilité P de générer des descendants et $1-P$ de n'en laisser aucun. Si l'on note X la variable aléatoire "nombre de succès reproductifs" et D le nombre de descendants en cas de succès reproductif, alors la variable aléatoire "taille de la population" notée Y est simplement le produit $Y=D.X$. Il est aisé de calculer espérance mathématique et variance de Y sachant que X suit une loi binomiale $B(N,P)$:

$$E(Y) = D.N.P \text{ et } \text{VAR}(Y) = D^2.N.P.(1-P).$$

On a ainsi simulé le devenir d'une population en écrivant un très court programme faisant appel à un générateur de nombres aléatoires. Afin d'espérer observer la persistance de la population, les paramètres ont été choisis de telle sorte que $P*D = 1$. Le niveau de la population va alors fluctuer aléatoirement autour de son niveau initial puisque $E(Y) = N$. La figure 4 représente un exemple d'évolution temporelle obtenue à partir de ce scénario, avec $D = 1/P = 10$. Sa caractéristique essentielle est de présenter des phases de croissance et de décroissance sensibles du niveau de population. Ainsi, simplement en concentrant le succès de la reproduction sur une petite fraction des individus d'une population, on induit un régime dynamique particulier.

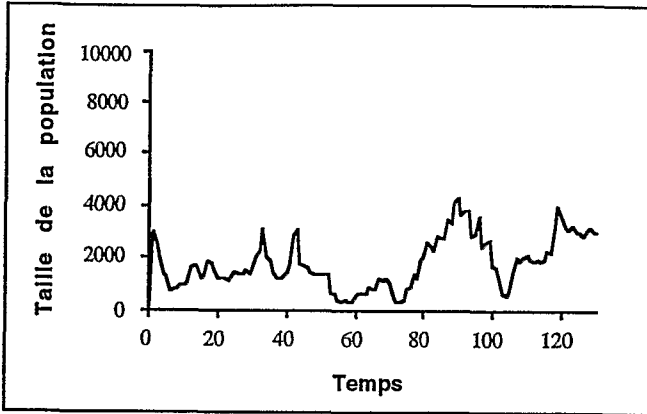


Figure 4 : Exemple d'évolution temporelle de l'abondance d'une population simulée par un programme probabiliste non-spatial

Adaptons maintenant ce scénario pour le réaliser non plus par l'exécution d'un programme probabiliste simple, mais en utilisant le simulateur, afin de prendre en compte la dimension spatiale du processus étudié. La figure 5 illustre le type d'évolution du niveau de population obtenu. Le renforcement marqué de la caractéristique d'instabilité est la conséquence de la prise en compte de la dispersion spatiale des individus (grille de 10x10 pour cet exemple).

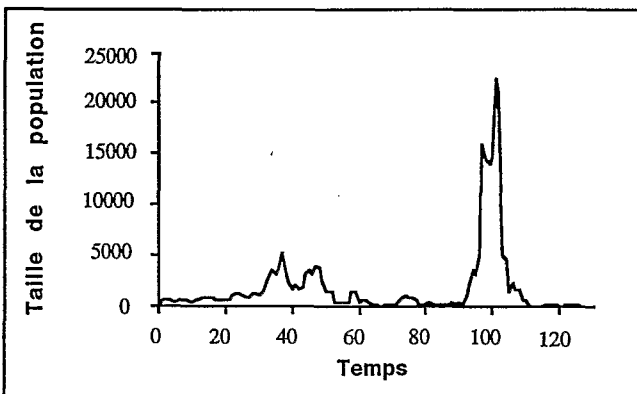


Figure 5 : Exemple d'évolution temporelle de l'abondance d'une population simulée sur un environnement à frontières fermées de 10x10 fragments d'habitat hexagonaux

Les frontières environnementales sont fermées, aussi le nombre de fragments d'habitat voisins varie avec la position. A chaque pas de temps, les indices environnementaux synthétiques sont modifiés de manière aléatoire sur une échelle de valeurs dont la dimension E est choisie en paramètre. Les poissons ne se déplacent - par tirage aléatoire- qu'une seule fois vers des fragments d'habitat adjacents à leur fragment de naissance. A l'issue de cette migration, le poisson se reproduit puis meurt. Si l'indice environnemental est le même que celui de l'empreinte, la reproduction engendrera un certain nombre D de descendants en état de se reproduire à leur tour, sinon aucun. Pour pouvoir comparer les résultats à ceux obtenus avec le modèle probabiliste non-spatial, on a pris $D = E = 10$. La probabilité P de succès reproductif pour un individu vaut ici $1/E$. En fait la stricte équivalence entre les deux expériences ne saurait exister : si l'espérance mathématique de la variable aléatoire "taille de la population" reste égale à N (le nombre initial d'individus), la variance sera plus importante. Le calcul exact serait assez délicat à mener, mais intuitivement il est aisé de s'en rendre compte ; pour se reproduire, chaque individu subit une double intervention du hasard : le choix aléatoire du site (migration), et l'adéquation entre l'état environnemental de ce site et son empreinte (fluctuation environnementale aléatoire).

Le simulateur ne permet pas seulement de caractériser les changements de régimes dynamiques engendrés par la prise en compte du caractère spatial du processus de reproduction, il est aussi une sorte de "caméra" qui permet de disséquer les phases critiques en superposant à l'écran à la fois les migrations des individus et les changements environnementaux. Ainsi, grâce au suivi "pas à pas" d'une simulation avec un nombre de fragments d'habitat réduit, on a pu observer que les phases d'effondrement et de recouvrement correspondent à des concentrations importantes des poissons dans les fragments d'habitat périphériques pour lesquels le nombre de voisins est réduit. Ce résultat n'est pas ici intéressant en lui-même, mais il suggère que l'existence de fragments d'habitat singuliers au sein d'un habitat spatialement fractionné de manière homogène peut provoquer des réponses dynamiques particulières au niveau populationnel. Seno (1988) apporte une illustration à ces propos.

CONCLUSION

Cette expérience, dont le but se résumait à tester la structure de notre simulateur de comportement reproductif en milieu hétérogène, illustre bien tout l'intérêt de ce nouveau type d'outil. On ne les emploie pas pour créer une vie artificielle qui s'approche au plus près de la réalité, mais plutôt pour se donner les moyens de tester - en milieu contrôlé- différentes théories. Le milieu "contrôlé" est ici un milieu virtuel, très simplifié par rapport au monde réel car réduit à un petit nombre de caractéristiques jugées essentielles par le modélisateur. La notion de "test de théorie" restant bien vague, il s'agit en fait plus précisément de tester la validité des différentes hypothèses sous-tendues par la théorie, mais aussi de déterminer la gamme des évolutions

"possibles" du système simulé. Des comparaisons de "vraisemblance" de théories sont alors envisageables, mais elles n'auront bien sûr qu'une valeur indicative.

Un simulateur représente un outil de recherche "dynamique" permettant de mesurer les effets de chacune des modifications inspirées par les expériences précédentes. Au delà du test de l'hypothèse OBSNAT, le simulateur devrait permettre d'explorer toute une gamme de comportements, depuis un individu totalement *réactif* subissant les variations du milieu et réagissant de manière passive aux stimuli environnementaux jusqu'à un individu plus *cognitif* cherchant à utiliser la connaissance du milieu qui l'entoure pour tenter de se soustraire à son adversité.

REFERENCES

- Barbault R. 1992. Ecologie des peuplements. Structure, dynamique et évolution. *Masson, Paris*. 273 p.
- Baveco J.M. et R. Lingeman R. 1992. An object-oriented tool for individual-oriented simulation: host-parasitoid system application. *Ecol. Modelling*, **61**: 267-286.
- Beverton R.J.H. et S.J. Holt. 1957. On the dynamics of exploited fish populations. U.K. *Minist. Agric. Fish. Food Fish. Invest. Ser. 2*, Vol 19. London. 529 p.
- Chambers R.C. 1993. Phenotypic variability in fish populations and its representation in individual-based models. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, **122**: 404-414.
- Cury P. 1994. Obstinate Nature: an ecology of individuals. Thoughts on biodiversity and reproductive behavior. *Can. J. Aquat. Sci.* (sous presse).
- DeAngelis D.L., L. Godbout et B.J. Shuter. 1991. An individual-based approach to predicting density-dependent dynamics in smallmouth bass populations. *Ecol. Modelling*, **57**: 91-115.
- Gross M.R. 1984. Sunfish, salmon, and the evolution of alternative reproduction strategies and tactics in fishes. Pages 55-75 in Potts G.W. et R.J. Wootton (Eds). *Fish reproduction: strategies and tactics. Academic Press*. 410 p.
- Hanski I. et M. Gilpin. 1991. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biological Journal of the Linnean Society*, **42**: 3-16. In Gilpin M. et I. Hanski (Eds). *Metapopulation dynamics: empirical and theoretical investigations. Academic Press*. London. 336 p.
- Hogeweg P. et B. Hesper. 1990. Individual-oriented modeling in ecology. *Math. Comput. Modeling*, **13(6)**: 83-91.
- Horn H.S., H.H. Shugart et D.L. Urban. 1989. Simulators as models of forest dynamics. Pages 256-267 in Roughgarden J., R.M. May et S.A. Levin (Eds). *Perspectives in Ecological Theory*. Princeton, New Jersey. 394 p.
- Huston M., D.L. DeAngelis et W. Post. 1988. New computer models unify ecological theory. *BioScience*, **38(10)**: 682-691.

- Jolivet M. et A. Pavé. 1993. L'environnement: un champ de recherche en formation. *Natures - Sciences - Sociétés*, **1(1)**: 6-20.
- Kawasaki T. 1983. Why do some pelagic fishes have wide fluctuations in their numbers? Biological basis of fluctuation from the viewpoint of evolutionary ecology. In Sharp G.D. et J. Csirke (Eds). Proceedings of the Expert Consultations to examine Changes in Abundance and Species Composition of Neritic Fish Resources. *FAO Fish. Rep.* **291(3)**: 1065-1080.
- Koehl M.A.R. 1989. Discussion: from individuals to populations. Pages 39-53 in Roughgarden J., R.M. May et S.A. Levin (Eds). *Perspectives in Ecological Theory*. Princeton, New Jersey. 394 p.
- Lasker R. 1989. Les déterminants du recrutement. Pages 189-222 in Troadec J.P. (Ed). *L'homme et les ressources halieutiques: un essai sur l'usage d'une ressource renouvelable*. Editions IFREMER, Brest. 817 p.
- Lefkovitch L.P. et L. Fahrig. 1985. Spatial characteristics of habitat patches and population survival. *Ecol. Modelling*, **30**: 297-308.
- Lomnicki A. 1988. Population ecology of individuals. *Princeton University Press*.
- Mathisen O.A. 1989. Adaptation of the anchoveta (*Engraulis ringens*) to the Peruvian upwelling system. Pages 220-234 in Pauly D., P. Muck, J. Mendo et I. Tsukayama (Eds). *The Peruvian ecosystem: dynamics and interactions*. ICLARM/IRMAPE/GTZ. *International Center for Living Aquatic Resources Management (ICLARM)*, Manila, Philippines.
- May R.M. et T.R.E. Southwood. 1990. Living in a patchy environment - Introduction. Pages 1-22 in Shorrocks B. et I.E. Swingland (Eds). *Living in a patchy environment*. *Oxford Science Publications*. 246 p.
- Maynard Smith J. 1982. Evolution and the theory of games. *Cambridge University Press*. 224 p.
- Ricker W.E. 1954. Stock and recruitment. *J. Fish. Res. Board Can.* **11(5)**: 152-216.
- Rose K.A., S.W. Christensen et D.L. DeAngelis. 1993. Individual-based modeling of populations with high mortality: a new method based on following a fixed number of model individuals. *Ecol. Modelling*, **68**: 273-292.
- Rothschild B.J. 1989. La variabilité des écosystèmes halieutiques: au delà de la relation recrutement-stock. Pages 131-153 in Troadec J.P. (Ed). *L'homme et les ressources halieutiques: un essai sur l'usage d'une ressource renouvelable*. Editions IFREMER, Brest. 817 p.
- Saarenmaa H., N.D. Stone, L.J. Folse, J.M. Packard, W.E. Grant, M.E. Makela et R.N. Coulson. 1988. An artificial intelligence modelling approach to simulating animal/habitat interactions. *Ecol. Modelling*, **44**: 125-141.
- Schoener T.W. 1986. Mechanistic approaches to community ecology: a new reductionism? *Amer. Zool.* **26**: 81-106.
- Seno H. 1988. Effect of a singular patch on population persistence in a multi-patch system. *Ecol. Modelling*, **43**: 271-286.

- Trebitz A.S. 1991. Timing of spawning in largemouth bass: implications of an individual-based model. *Ecol. Modelling*, **59**: 203-227.
- Van Winkle W., K.A. Rose, K.O. Winemiller, D.L. DeAngelis, S.W. Christensen, R.G. Otto et B.J. Shuter. 1993a. Linking life history theory, environmental setting, and individual-based modelling to compare responses of different fish species to environmental change. *Trans. Amer. Fish. Soc.* **122**: 459-466.
- Van Winkle W., K.A. Rose et R.C. Chambers. 1993b. Individual-based approach to fish population dynamics: an overview. *Trans. Amer. Fish. Soc.* **122**: 397-403.
- Walters C.J. et J.S. Collie. 1988. Is research on environmental factors useful to fisheries management ?. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **45**: 1848-1854.
- Wootton R.J. 1984. Strategies and tactics in fish reproduction. Pages 1-12 in Potts G.W. et R.J. Wootton (Eds). *Fish reproduction: strategies and tactics*. Academic Press. 410 p.