

Osmose, un modèle individus-centré spatialement explicite des dynamiques halieutiques multispécifiques

Yunne-Jai Shin
Écologue halieute

Philippe Cury
Écologue halieute

■ Introduction

L'histoire des pêches est jalonnée de nombreux phénomènes de variabilité dans l'état et la dynamique des ressources marines : la chute des captures du hareng de la Mer du Nord (Cushing, 1992), l'émergence massive du baliste dans les captures du Golfe de Guinée dans les années soixante-dix (Caverivière, 1993) ou encore les dynamiques d'expansion et d'effondrement des petits pélagiques dans les zones d'upwelling (Cury, 1991) sont des exemples parmi beaucoup d'autres. Les difficultés de prédiction et d'exploitation de ces dynamiques par les approches halieutiques monospécifiques ont fait progressivement émerger la nécessité de prendre en compte d'autres facteurs susceptibles d'affecter les populations exploitées. L'importance des interactions interspécifiques a ainsi été mise en exergue et reconnue par de nombreuses études : les premières considérations des effets des interactions interspécifiques datent des années soixante avec les études de Larkin (1963) et Riffenburgh (1969) et ont connu une grande expansion dans les années quatre-vingt, parallèlement à l'intensification de

la pêche et l'augmentation du nombre d'espèces et de niveaux trophiques exploités (Mercer, 1982 ; May, 1984 ; Daan et Sissenwine, 1989). Très tôt, l'importance quantitative des flux d'énergie au sein de l'écosystème a été mise en évidence. À titre d'exemple, Daan (1973) a estimé la consommation en biomasse du stock de morue de la mer du Nord à 1 015 000 tonnes par an pour la période 1967-1970 (dont 359 000 tonnes concernent des populations exploitées), i.e. plus de trois fois sa propre biomasse. Sissenwine (1984) a estimé que les poissons du banc Georges consommaient de 60 à 90 % de leur propre production. Ces chiffres à eux seuls justifient la nécessité de prendre en compte les effets des interactions interspécifiques dans les modèles de gestion des pêcheries.

Le premier courant d'investigations multispécifiques a généralement consisté en une extension des modèles halieutiques classiques initialement développés au niveau monospécifique. En d'autres termes, les analyses ont été élaborées à partir de la connaissance des processus monospécifiques pour en déduire les comportements des assemblages multispécifiques. Kirkwood (1982) et Ströbele et Wacker (1991), par exemple, se sont intéressés au modèle multispécifique de Shaefer qui consiste à ajouter dans l'équation monospécifique des termes linéaires d'interactions interspécifiques. De la même manière, la méthode analytique de MSVPA (Multi-species virtual population analysis) repose sur l'analyse des cohortes classique avec l'inclusion de taux de mortalité due à la prédation (Andersen et Ursin, 1977 ; Helgason et Gislason, 1979 ; Pope, 1979). Cette approche développée sur l'écosystème de la mer du Nord est utilisée annuellement pour l'évaluation des stocks exploités par le « Multispecies Assessment Group » de l'Ices (International council for the exploitation of the sea). Un courant parallèle a également vu le jour avec l'extension des connaissances acquises en écologie terrestre : le modèle pionnier de « Lotka-Volterra » (Volterra, 1926 ; Lotka, 1932) a notamment engendré une variété de modèles dynamiques d'interactions multispécifiques se focalisant sur l'étude des types de réponses fonctionnelle et numérique des prédateurs (e.g. Holling, 1959 ; Arditi et Ginzburg, 1989 ; Yodzis, 1994). Finalement, un certain nombre d'études et de modèles ont été développés au niveau écosystémique, motivés par l'observation de certains traits récurrents des écosystèmes marins suggérant que les interactions internes à l'écosystème sont des facteurs de structuration importants (Dickie et Kerr,

1982). Une observation répandue est par exemple la stabilité de la production des écosystèmes marins relativement à celle des espèces individuelles (e.g. Sutcliffe *et al.*, 1977 ; May *et al.*, 1979, Murawski *et al.*, 1991). Dans cette catégorie d'approches écosystémiques, on peut citer l'utilisation du concept de MSY (maximum sustainable yield) considérant l'ensemble des espèces exploitées comme formant un stock unique (Brown *et al.*, 1976 ; FAO, 1978) : la production à l'équilibre de l'assemblage multispécifique serait alors une fonction parabolique de l'effort de pêche et le MSY correspondrait à l'exploitation de la moitié de la biomasse vierge de cet assemblage. Plus récemment, Polovina (1984) et Christensen et Pauly (1992) ont développé le modèle écosystémique Ecopath, fréquemment utilisé dans la communauté scientifique halieutique. Dans ce modèle, les espèces sont ségréguées en groupes fonctionnels reliés entre eux par des flux de matière. Deux équations de conservation de masse décrivant la production et la consommation à l'équilibre de chaque groupe d'espèces forment la base de ce modèle.

Depuis près de quatre décennies ont donc été développés un certain nombre de modèles multispécifiques qu'on peut classer suivant deux grandes tendances. La première consiste à affiner les connaissances acquises au niveau monospécifique par le couplage de dynamiques d'un nombre limité d'espèces. La deuxième, plus exhaustive en ce qui concerne le nombre de composantes spécifiques prises en compte, s'intéresse aux propriétés de l'écosystème, les dynamiques spécifiques n'étant pas explicitement modélisées. En développant un nouveau type de modèle multispécifique, nous tentons de concilier différents niveaux d'appréhension des dynamiques des populations exploitées. Les processus d'interactions interspécifiques y sont explicités, avec pour objectif de pouvoir étudier à la fois les dynamiques spécifiques et les propriétés d'assemblages multispécifiques exhaustifs.

Le modèle proposé Osmose (Object-oriented simulator of marine ecosystem exploitation) permet de faire émerger une architecture de réseau trophique à partir de règles de comportements individuels simples de prédation. À la différence de la plupart des modèles multispécifiques développés en halieutique, les dynamiques spécifiques ne sont pas modélisées à partir de relations interspécifiques pré-établies de prédation et de compétition : chaque poisson peut en effet

être une proie ou un prédateur potentiel pour un autre, indépendamment de son identité taxonomique, mais selon des règles d'adéquation de taille corporelle entre le prédateur et sa proie (Cousins, 1991 ; Rice, 1995). Bien que suggéré par plusieurs études théoriques (e.g. Bond, 1979 ; Laevastu et Larkins, 1981 ; Sissenwine, 1984), l'opportunisme de prédation n'a pas réellement été implémenté dans les modèles multispécifiques. Osmose est un modèle dynamique de réseau trophique dans lequel les poissons piscivores peuvent changer d'espèce proie cible en fonction des conditions d'abondance relative de proies et des caractéristiques de taille corporelle. Les poissons non piscivores sont également pris en compte dans le modèle et sont soumis à une contrainte globale de capacité de charge. L'objectif de cet article est méthodologique. Il s'agit de présenter de manière détaillée le modèle Osmose, les hypothèses sur lesquelles il s'appuie, sa structure ainsi que son implémentation informatique.

I Osmose, un modèle individus-centré hiérarchisé

L'approche individus-centrée fait l'objet d'un intérêt croissant parmi les biologistes des populations (Huston *et al.*, 1988, DeAngelis et Gross, 1992 ; Van Winkle *et al.*, 1993 ; Judson, 1994). Elle consiste à suivre chacun des individus d'une population au cours du temps, en leur assignant des règles de comportement qui permettent de prendre en compte les interactions locales entre les individus et avec leur environnement. L'approche individus-centrée postule que des événements apparemment mineurs entre les individus peuvent avoir des effets non négligeables sur la dynamique et l'état global des populations (Judson, 1994). Concernant l'étude des communautés multispécifiques, il existe des cas pour lesquels la modélisation individus-centrée fournit un nouvel éclairage sur certaines questions écologiques cruciales. Par exemple, lorsque les populations d'étude sont de faible effectif, la modélisation par variable globale d'état peut exacerber leurs probabilités d'extinction (DeAngelis et Gross,

1992). La modélisation du processus de prédation au niveau individuel ainsi que l'inclusion explicite d'interactions spatiales a en outre permis de rendre compte de la coexistence à long terme d'espèces compétitrices, différant peu dans leur utilisation apparente de la ressource (Uchmanski et Grimm, 1996).

Une des hypothèses principales de notre modélisation est l'opportunisme de prédation. Cet opportunisme peut être aisément géré au niveau individuel avec l'application du « principe de localisation » qui établit qu'un individu est exclusivement affecté par les seuls organismes qui sont localisés dans son environnement spatio-temporel proche (DeAngelis et Gross, 1992). Le choix d'une modélisation individus-centrée se justifie également par la seconde hypothèse de travail, à savoir la sélection de proies par des critères de taille corporelle, trait caractérisable au niveau individuel. En outre, cette approche permet, de manière relativement simple, de modéliser les dynamiques spatiales d'un grand nombre de populations en interaction.

Des contraintes techniques liées au temps de calcul mais surtout à la quantité de mémoire informatique requise, sont imposées par le très grand nombre de poissons à prendre en compte, nombre d'autant plus élevé que tous les stades, notamment les stades précoces, oeufs et larves, sont représentés. Plusieurs types de solutions sont utilisés parmi les modèles individus-centrés publiés en écologie marine. Scheffer *et al.* (1995) et Rose *et al.* (1993) proposent en particulier de considérer comme unité d'interaction, non pas un individu singulier, mais un groupe d'individus possédant les mêmes caractéristiques et situés dans le même environnement. En effet, les individus informatiques ne sont pas nécessairement des individus au sens biologique du terme (Czaran, 1998). La condition nécessaire à leur définition est qu'ils soient suffisamment « fins » pour prendre en compte les phénomènes de variabilité intra-classe (de taille, d'âge...) liés à l'histoire propre de chaque groupe en interaction locale avec son environnement. Dans *Osmose*, l'unité d'interaction correspond ainsi à un « super-individu », i.e. un groupe de poissons de même taille corporelle, localisés au même endroit, nécessitant le même type de nourriture et appartenant à la même espèce (et donc possédant initialement les mêmes caractéristiques physiologiques et morphologiques). Un tel regroupement d'individus peut être mis en

relation avec la formation de bancs de poissons qui a lieu, pour environ 80 % des espèces de poissons, pendant au moins un stade du cycle de vie (Burgess et Shaw, 1979). Les bancs de poissons sont, certes, plus hétérogènes que les groupes de poissons modélisés dans Osmose. Par exemple, leur composition spécifique peut varier dans le temps (Bakun et Cury, 1999). Mais une forte homogénéité en taille corporelle les caractérise aussi (Fréon, 1984 ; Pitcher *et al.*, 1985). Par commodité, nous emploierons par la suite indifféremment les termes super-individu et banc de poissons. L'architecture de Osmose est hiérarchisée puisqu'un banc de poissons appartient à une cohorte appartenant elle-même à une espèce. Quatre classes informatiques correspondant à des entités biologiques sont donc représentées : la classe système, la classe espèce, la classe cohorte et la classe banc (fig. 1). Ainsi, les objets informatiques bancs de poissons sont caractérisés par des attributs combinant à la fois leur héritage génétique (selon l'espèce d'appartenance) et leur histoire vécue (résultant des interactions locales avec leur environnement). Ceci forme l'unicité physiologique et comportementale de chaque individu selon la définition de DeAngelis et Gross (1992). La structure hiérarchisée de Osmose permet d'étudier certaines variables clés à différents niveaux d'agrégation, notamment l'abondance, ou la biomasse par âge ou par espèce. Car l'état de chaque super-individu étant connu, l'état de la population ou autre entité agrégée peut être simplement généré par la somme (moyenne, variance...) des attributs de l'ensemble des individus similaires.

En outre, Osmose permet de simuler différents niveaux de richesse spécifique en créant autant d'objets « espèce » que nécessaire. Ceux-ci sont caractérisés par des paramètres de survie (longévité, taux de mortalité), de croissance (paramètres de von Bertalanffy) et de reproduction (âge de maturité, fécondité relative) qui sont disponibles pour de nombreuses espèces dans la littérature ou dans des bases de données telles que FishBase (Froese et Pauly, 1997).

À un niveau d'agrégation supérieur, le système modélisé peut être caractérisé par sa richesse spécifique, par le type d'assemblage multispécifique considéré, par une capacité de charge (type de dynamique et valeur moyenne), et un schéma d'exploitation comme cela sera décrit dans la section suivante.

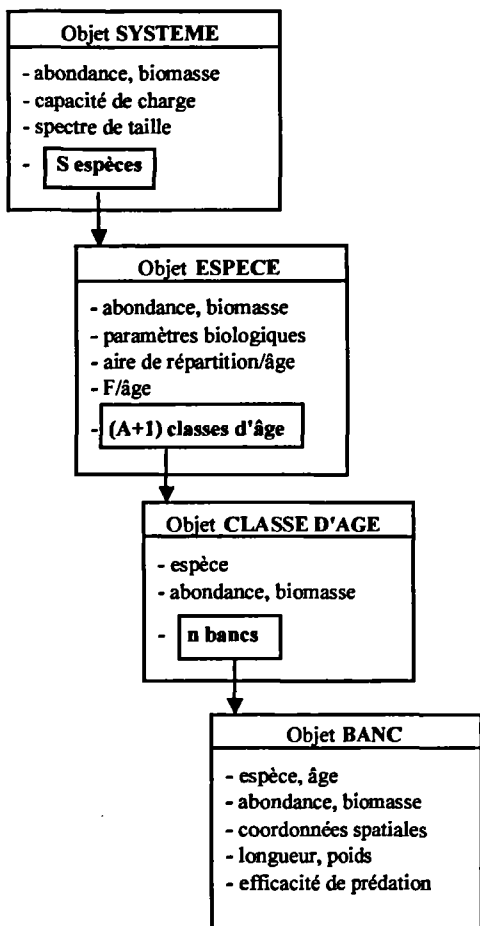


Figure 1
Structure hiérarchique de Osmose.

Description des processus modélisés

Osmose est développé dans le langage orienté-objet Java (Jdk 1.1.3, Sun Microsystems). Il s'agit d'un modèle multispécifique, spatial et dynamique, structuré en âge et taille. Une interface graphique inter-

active permet une définition personnalisée du cadre de simulation (paramètres biologiques des populations en interaction, options de simulation, traits de côte, aires de distribution des espèces...). Le pas de temps du modèle est une saison de reproduction t , en général un an dans les écosystèmes de hautes latitudes. Selon les besoins de simulations, ce pas de temps peut être affiné jusqu'à l'ordre du mois pour pouvoir prendre en compte certains processus tels que les migrations intra-annuelles ou définir plus précisément les périodes de reproduction propres à chaque espèce. Les bancs de poissons évoluent dans une grille à deux dimensions composée de cellules carrées $C_{x,y}$ $\{C_{x,y} \mid x \in [0,X], y \in [0,Y]\}$, à frontières fermées, dont les côtés X et Y peuvent être définis.

Initialisation

À l'initialisation du modèle, S objets « espèce » sont créés. Cette étape requiert l'affectation des valeurs de certains attributs pour chaque objet espèce s ($s = 1, \dots, S$), à savoir :

- A_s : l'âge terminal ou longévité de l'espèce s (an)
- a_{M_s} : l'âge de maturité (an)
- ϕ_s : la fécondité relative (nombre d'œufs par gramme de femelle mature)
- $L_{\infty_s}, K_s, a_{0_s}$: les paramètres du modèle de croissance de von Bertalanffy (cm, an^{-1} , an)
- c_s : le paramètre d'allométrie (g.cm^{-3})
- $\{F_{s,a} \mid 0 \leq a \leq A\}$: avec $F_{s,a}$, le taux de mortalité par pêche pour la classe d'âge a .
- $\{A_{s,a} \mid 0 \leq a \leq A\}$: avec $A_{s,a}$, l'ensemble des cellules $C_{x,y}$ de l'aire de répartition moyenne des poissons de la classe d'âge a , de l'espèce s .

Successivement sont alors créés les objets cohortes et bancs relatifs à chaque espèce, héritant des caractéristiques biologiques spécifiques. Ainsi, la longueur et le poids moyens des poissons d'âge a , de l'espèce s , $L_{s,a}$ et $W_{s,a}$, respectivement, peuvent être calculés à partir du modèle de croissance de von Bertalanffy (1938) :

$$L_{s,a} = L_{\infty_s} (1 - e^{-K_s(a-a_{0_s})}) \quad (1)$$

$$W_{s,a} = c_s L_{s,a}^3 \quad (2)$$

Ces valeurs moyennes initiales sont affectées aux objets bancs de poissons créés. Ainsi, au temps $t=0$, les poissons de même âge et de même espèce ont initialement tous les mêmes valeurs d'attributs taille et poids corporels. Ces attributs seront amenés à varier au cours du temps en fonction des conditions trophiques rencontrées par chaque banc de poissons.

En outre, l'abondance de chaque classe d'âge est initialement répartie en n bancs de poissons. L'effectif initial de chaque classe d'âge et consécutivement des bancs de poissons peut être déterminé de deux manières différentes selon les informations disponibles et l'objectif de simulation : soit à partir des abondances par espèce N_s ($s = 1, \dots, S$) fournies en entrée du modèle, soit à partir du spectre de taille de l'écosystème étudié (annexe 2).

Enfin, pour chaque classe d'âge a de l'espèce s , les n bancs de poissons sont distribués aléatoirement dans leur aire de répartition $\mathcal{A}_{s,a}$. Pour chaque année simulée t , le cycle de vie des poissons peut alors être modélisé suivant les étapes décrites dans la figure 2.

Contrainte de capacité de charge

L'hypothèse de l'existence d'une contrainte de capacité de charge émise dès 1838 par Verlhust au niveau monospécifique, est étendue au niveau de l'écosystème par Sutcliffe *et al.* (1977) et récemment utilisée par Wilson *et al.* (1991) dans leur modèle de pêche multispécifique. Dans Osmose, la capacité de charge correspond à la limite maximale de biomasse viable de l'ensemble des poissons non piscivores du système. L'état piscivore des bancs de poissons, qui peut être précisé en entrée du modèle, dépend de leur identité taxonomique et de leur âge. Lorsqu'aucun état n'est spécifié, les poissons d'âge 1+ sont considérés piscivores par défaut et les poissons d'âge 0 non piscivores. En outre, la dynamique de la capacité de charge au cours du temps peut être modélisée de différentes manières selon les besoins de simulation et l'écosystème considéré. Une valeur moyenne de capacité de charge \overline{CC} est attribuée au système ainsi qu'un type de dynamique (fig. 3) :

- dynamique stationnaire : $\forall t \in |N, CC(t) = \overline{CC}$

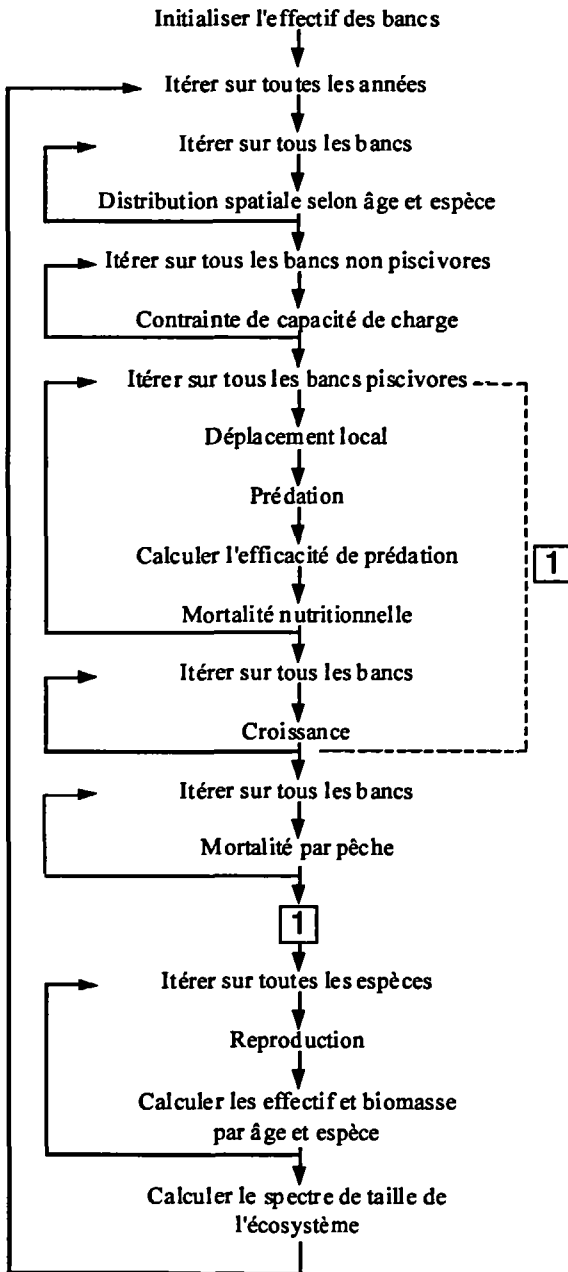


Figure 2
Processus modélisés dans Osmose pendant une année simulée.

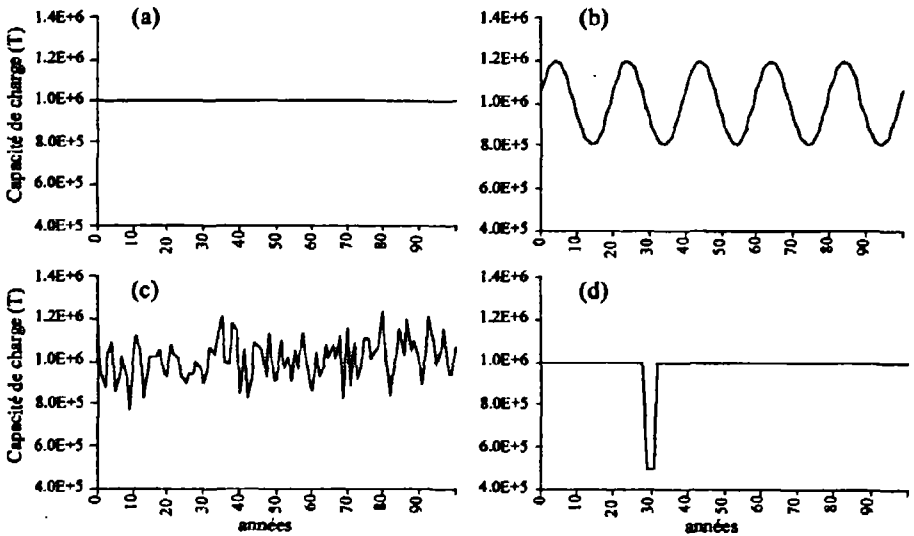


Figure 3

Exemples numériques des différentes dynamiques de capacité de charge pouvant être simulées dans Osrose :
 (a) dynamique stationnaire ;
 (b) dynamique périodique ;
 (c) dynamique aléatoire ;
 (d) dynamique stationnaire avec occurrence d'une anomalie.
 La capacité de charge correspond ici à la limite maximale de biomasse viable de l'ensemble des poissons non piscivores du système simulé.

- dynamique périodique : $CC(t) = \overline{CC} + \delta_{cc} \sin\left(\frac{2\pi t}{T_{cc}}\right)$

avec δ_{cc} l'amplitude ($\delta_{cc} < \overline{CC}$), T_{cc} la période ;

- dynamique aléatoire : $\{\overline{CC}(t)\}_{t \in \mathbb{N}}$ est une séquence de réalisations d'une suite de variables aléatoires gaussiennes indépendantes équidistribuées, de moyenne \overline{CC} et d'écart type σ_{cc} ($\sigma_{cc} \ll \overline{CC}$) ;

- dynamique stationnaire avec occurrence d'une anomalie
 $CC^* : \forall t \in [t^*, t^* + \Delta t^*], CC(t) = CC^*$ avec t^* , l'année d'occurrence de l'anomalie, Δt^* la durée de cette anomalie.

La capacité de charge est répartie de manière homogène sur toute la grille spatiale. Ainsi, à chaque début d'itération t , une valeur de

capacité de charge est localement attribuée à chaque cellule de la grille telle que :

$$\forall (x,y) \in [0,X] \cap [0,Y], CC_{t,x,y} = \frac{CC_t}{XY}$$

où CC_t est la valeur de la capacité de charge au temps t , x et y sont les coordonnées spatiales de la cellule, X et Y les tailles des côtés de la grille.

Dans chaque cellule, la biomasse totale non-piscivore $B'_{t,x,y}$ est alors comparée à la capacité de charge locale : (i) si $B'_{t,x,y}$ est inférieure à la capacité de charge, la contrainte n'a pas d'effet sur la survie des poissons, (ii) si elle dépasse la capacité de charge, la biomasse non-piscivore est réduite jusqu'à atteindre le niveau de capacité de charge. La réduction de biomasse s'opère de manière uniforme sur tous les groupes de poissons non piscivores : la même fraction de biomasse $[(B'_{t,x,y} - CC_{t,x,y}) / B'_{t,x,y}]$ est soustraite à chaque groupe de poissons. La contrainte de capacité de charge revient donc à appliquer localement un taux de mortalité nutritionnelle aux groupes de poissons non piscivores quand leur biomasse excède localement la capacité de charge.

Déplacement local des bancs

Cette étape, ainsi que le processus de prédation sous-jacent, concerne uniquement les poissons piscivores du système. Pour ces deux étapes, l'ordre dans lequel les individus bancs de poissons agissent est tiré aléatoirement à chaque nouveau pas de temps t . Le déplacement local d'un banc de poissons est déterminé par l'évaluation de la favorabilité trophique de son environnement proche, ce dernier étant représenté par \mathcal{V}_{x_0,y_0} , un ensemble de cellules contenant la cellule C_{x_0,y_0} dans laquelle le banc se trouve et les cellules voisines de C_{x_0,y_0} , telles que :

$$\mathcal{V}_{x_0,y_0} = \{C_{x,y} \mid (x,y) \in ([x_0-1,x_0+1] \times [y_0-1,y_0+1]) \cap ([0,X] \times [0,Y])\}$$

Le critère de déplacement d'un banc de poissons est donc la recherche de la cellule dans laquelle la biomasse de proies potentielles est la plus importante. Soit τ le rapport minimal théorique de la taille corporelle d'un prédateur à celle de sa proie. Pour un banc

d'indice i_0 , les bancs potentiellement proies sont donc ceux dont les poissons ont une taille inférieure à la taille critique L_{i_0}/τ .

Ainsi, un banc i_0 , situé dans la cellule C_{x_0,y_0} se déplacera vers la cellule $C_{x',y'}$ si celle-ci satisfait la condition :

$$\sum_{\substack{i \in \{1 \dots n_{x',y'}\} \\ L_i \leq L_{i_0}/\tau}} B_{i,x',y'} = \text{Max}_{x_0,y_0} \left(\sum_{\substack{i \in \{1 \dots n_{x,y}\} \\ L_i \leq L_{i_0}/\tau}} B_{i,x,y} \right)$$

avec $n_{x,y}$ le nombre de bancs de poissons situés dans la cellule $C_{x,y}$, L_i la longueur des poissons appartenant au banc i , et $B_{i,x,y}$ la biomasse du banc i situé dans la cellule $C_{x,y}$.

Notons que l'hypothèse selon laquelle les individus sont capables d'évaluer leur environnement proche, est couramment adoptée dans les modèles individu-centrée pour la mise en oeuvre des déplacements locaux (e.g. Spencer, 1997 ; Tyler et Rose, 1997 ; Beecham et Farnsworth, 1998) et d'une manière plus générale, fait partie d'un ensemble d'hypothèses à la base de la théorie classique de l'optimisation de la recherche de nourriture (« optimal foraging theory » ; Perry et Pianka, 1997). McNamara et Houston (1994) et Tyler et Rose (1994) supposent qu'au niveau individuel, les décisions de déplacement sont contraintes par la maximisation de la « fitness », ou valeur adaptative des individus, tout en soulignant la difficulté de décrire une fonction adéquate de fitness car celle-ci dépend de différents facteurs (survie, croissance, capacité reproductive...). Dans ce contexte, la fitness des individus est souvent assimilée à la maximisation de la prise alimentaire (Pyke, 1984) et de nombreux auteurs supposent que les déplacements locaux individuels à l'intérieur des aires de répartition des espèces définies par l'environnement abiotique, sont principalement guidés par la recherche de nourriture (e.g. Kareiva et Odell, 1987 ; Dingle, 1996). Dans notre modèle, le déplacement des super-individus s'effectue vers la cellule la plus dense en proies potentielles et tend donc à maximiser la prise alimentaire. Ce déterminisme, et la connaissance locale parfaite du milieu par les individus qu'il implique, a été choisi plutôt qu'un déplacement aléatoire, étant donné que le déplacement des poissons est supposé être le résultat d'une exploration systématique du milieu, à l'intérieur d'un pas de temps de simulation relativement long, de l'ordre du mois à l'année.

Prédation

Après s'être déplacé dans la cellule la plus dense en proies, chaque banc de poissons procède à la phase d'alimentation, causant ainsi une mortalité par prédation sur chaque banc proie ciblé.

Rappelons que deux critères forment la base du processus de prédation : un individu peut potentiellement se nourrir d'individus de n'importe quelle espèce sous les conditions suivantes : (i) qu'il y ait co-occurrence spatio-temporelle (à un temps t , les bancs de poissons proies doivent se trouver dans la même cellule pour pouvoir être considérés comme accessibles) et (ii) que le rapport de la taille du prédateur sur celle de la proie soit inférieur à une valeur seuil τ (estimée approximativement à 3.5 dans Fishbase 97 - Froese et Pauly, 1997). Une première conséquence de ces règles de comportement est qu'une espèce peut occuper différents niveaux trophiques du système selon les classes d'âge considérées (Bond, 1979 ; Rice, 1995) : deux espèces peuvent donc être simultanément prédatrice et proie l'une de l'autre. L'opportunisme de prédation permet également de prendre en compte la possibilité d'un phénomène de cannibalisme. Il est en outre consistant avec l'observation de régimes alimentaires parfois très variés et variables dans le temps. Ces différents traits trophiques qui caractérisent les systèmes virtuels simulés avec Osmose, peuvent être observés dans la réalité par le biais d'analyses de régimes alimentaires entreprises dans différents écosystèmes mondiaux (e.g. Gislason et Helgason, 1985 ; Crawford, 1987 ; Alheit, 1987 ; Mittelbach et Persson, 1998).

Finalement, à l'issue du processus de prédation, une efficacité de prédation ξ_i est calculée pour chaque banc de poissons i ($\xi_i \in [0,1]$). Ce coefficient est déterminé par le ratio entre la biomasse de nourriture ingérée par un banc et la quantité de nourriture requise pour remplir ses fonctions vitales. Par souci de simplicité, cette quantité de nourriture requise par unité de poids corporel est supposée d'une part, être identique pour toutes les espèces du système et d'autre part, constituer un seuil maximal d'ingestion. À partir de valeurs disponibles pour plusieurs espèces (Laevastu et Larkins, 1981 ; Gislason et Helgason, 1985 ; Longhurst et Pauly, 1987), il est estimé qu'un poisson doit consommer annuellement 3.5 grammes de nourriture par gramme corporel au maximum.

Croissance

Les taux de croissance annuels moyens en longueur des poissons d'âge a , d'espèce s , sont calculés à partir du modèle de von Bertalanffy (équation (1)) :

$$\Delta L_{s,a} = L_{\infty,s} (1 - e^{-K_s}) e^{-K_s(a-a_0,s)}$$

Ce taux moyen est réajusté pour pouvoir tenir compte de la quantité de nourriture ingérée par chaque banc de poissons au cours d'un pas de temps t . Laevastu et Larkins (1981) ont estimé en moyenne à 0,55 % du poids corporel, la ration alimentaire journalière de maintenance du poisson (*i.e.* pour laquelle il n'y a ni augmentation, ni baisse de biomasse), ce qui représente une ration annuelle de 2,01 grammes de nourriture par gramme corporel. On peut alors calculer un seuil critique pour l'efficacité de prédation à partir duquel on considère que la ration alimentaire est dédiée à la croissance du poisson : $\xi_{crit} = (\text{ration annuelle de maintenance}/\text{ration annuelle moyenne}) = 0,57$. Une approximation simple est de considérer que pour un banc i , si $\xi_i \geq \xi_{crit}$, alors le taux de croissance en longueur varie linéairement avec ξ_i , tel que (i) pour $\xi_i \geq \xi_{crit}$, le taux est nul, (ii) pour $\xi_i = (\xi_{max} + \xi_{crit})/2$, sachant que $\xi_{max} = 1$, le taux de croissance en longueur équivaut au taux moyen $\Delta L_{s,a}$ (fig. 4). Ainsi, le taux de croissance en longueur $\Delta L_{s,a,i,t}$ d'un banc i , d'âge a , d'espèce s , au pas de temps t peut être déterminé par l'expression suivante :

$$\begin{cases} \Delta L_{s,a,i,t} = 0 & \text{si } \xi_{i,t} < \xi_{crit} \\ \Delta L_{s,a,i,t} = \frac{2\Delta L_{s,a}}{1 - \xi_{crit}} (\xi_{i,t} - \xi_{crit}) & \text{si } \xi_{i,t} \geq \xi_{crit} \end{cases}$$

Le poids corporel des poissons est ensuite calculé à partir de la relation d'allométrie (équation (2)).

Mortalité nutritionnelle

On considère qu'une mortalité nutritionnelle peut affecter les bancs de poissons lorsque la ration alimentaire est trop faible pour subvenir aux besoins de maintenance des poissons (sous-nutrition,

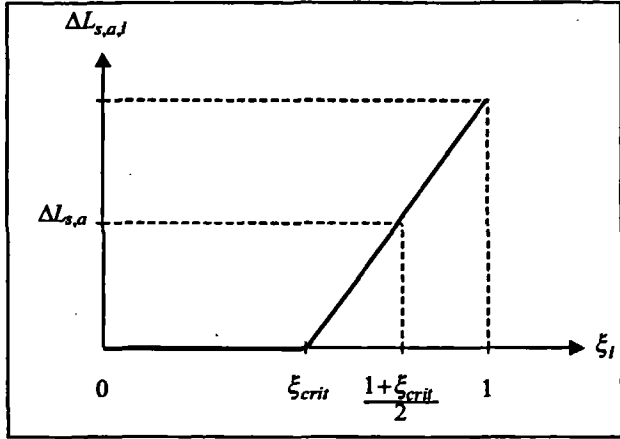


Figure 4

Courbe théorique du taux de croissance en longueur $\Delta L_{s,a,i}$ en fonction de l'efficacité de prédation ξ_i du banc de poissons i , d'âge a et de l'espèce s . $\Delta L_{s,a}$ représente le taux de croissance moyen d'un poisson d'âge a , de l'espèce s suivant le modèle de von Bertalanffy. ξ_{crit} représente l'efficacité de prédation correspondant à la ration alimentaire de maintenance du poisson.

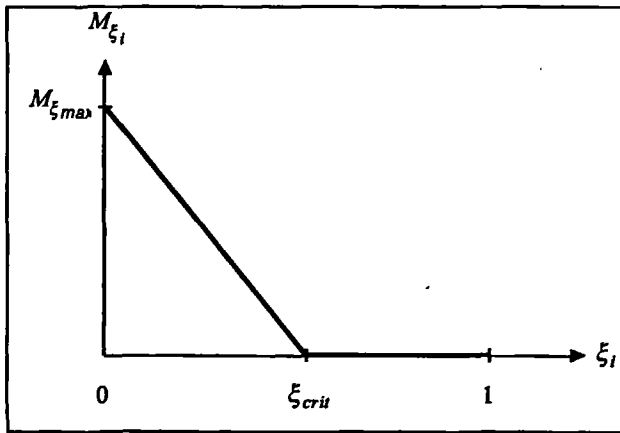


Figure 5

Courbe théorique du taux de mortalité nutritionnelle M_{ξ_i} en fonction de l'efficacité de prédation ξ_i du banc de poissons i . $M_{\xi_{max}}$ représente le taux de mortalité nutritionnelle maximal, fixé en début de simulation. ξ_{crit} représente l'efficacité de prédation correspondant à la ration alimentaire de maintenance du poisson.

sensibilité accrue aux variations environnementales, aux maladies.). Ce processus est très peu documenté, la plupart des modèles d'interactions intersécifiques considérant la décroissance ou la croissance d'une population au niveau global, c'est-à-dire en termes de biomasse dont les variations reflètent à la fois les phénomènes de croissance somatique, de reproduction et de mortalité. Ceci est typiquement le cas pour les modèles prédateur-proie de type Lotka-Volterra. Concernant le modèle multisécifique MSVPA développé en Mer du Nord, seules les mortalités par pêche et par prédation sont prises en compte (Gislason et Helgason, 1985). Les quelques rares études consacrées au processus de mortalité nutritionnelle concernent les stades larvaires des poissons pour lesquels cette source de mortalité est exacerbée, la phase post-vitelline étant considérée être une phase critique pour le succès du recrutement (Theilacker, 1985 ; Hewitt *et al.*, 1986). Ces études consistent à estimer les taux de mortalité larvaire mais ne proposent pas de modèles de mortalité en fonction de la ration alimentaire qui pourraient être étendus aux stades adultes des poissons. Beverton et Holt (1957) évoquent la possibilité d'une mortalité nutritionnelle pour les stades adultes des poissons dans un modèle reliant linéairement le taux de mortalité naturelle à la densité des poissons. En effet, ils suggèrent que la densité-dépendance de la mortalité résulterait d'une compétition intrasécifique pour la nourriture, cette dernière pouvant se traduire en une sous-nutrition des poissons. En considérant que pour chaque espèce, les ressources nutritionnelles sont limitées, le modèle linéaire de Beverton et Holt (1957) est utilisé en faisant l'hypothèse que plus la densité des poissons augmente, plus la ration alimentaire des poissons diminue. Ainsi, le taux de mortalité nutritionnelle M_{ξ_i} d'un banc de poissons i peut s'exprimer linéairement en fonction de l'efficacité de prédation lorsque $\xi_i \leq \xi_{crit}$ (fig. 5). L'équation suivante est appliquée, avec $M_{\xi_{max}}$ le taux de mortalité nutritionnelle maximal, fixé en début de simulation :

$$\begin{cases} M_{\xi_i} = 0 & \text{si } \xi_i > \xi_{crit} \\ M_{\xi_i} = \frac{M_{\xi_{max}}}{\xi_{crit}} \xi_i + M_{\xi_{max}} & \text{si } \xi_i \leq \xi_{crit} \end{cases}$$

En conséquence, le nombre de poissons morts par nutrition $N_{M\xi_{i,t}}$ du banc i pour le pas de temps t , peut s'exprimer par la formule suivante :

$$N_{M\xi_{i,t}} = N_{i,t}(1 - e^{-M\xi_{i,t}})$$

Mortalité par pêche

L'activité de pêche est représentée par le vecteur $\{F_{s,a} \mid 0 \leq a \leq A\}$, précisé en entrée du modèle pour chaque espèce s du système implémenté. Il s'agit alors de déterminer quand doit s'appliquer cette mortalité par pêche, *i.e.* déterminer un ordre de succession dans le pas de temps t des différents processus affectant l'effectif de chaque espèce : la mortalité par prédation, la mortalité nutritionnelle, la mortalité par pêche. Les deux premières sources de mortalité sont implémentées au niveau individuel du banc de poissons. Durant tout le pas de temps t , chaque banc de poissons agit et interagit successivement, causant dans son environnement une mortalité explicite des bancs proies, et résultant en une mortalité nutritionnelle plus ou moins importante. Les mortalités par prédation et nutritionnelle peuvent donc être considérées comme continues à l'intérieur du pas de temps. À l'instar de Pope (1972), on émet alors l'hypothèse que le taux de mortalité par pêche annuel $F_{s,a}$ s'applique instantanément au milieu de l'intervalle de temps $[t, t+1]$. Hilborn et Walters (1992) considèrent que l'erreur induite par cette approximation est négligeable si le taux de mortalité totale annuel est inférieur à 1. Ainsi, à l'intérieur d'un pas de temps t , chaque banc de poissons réalise deux actions de déplacement local, et deux actions de prédation entrecoupées d'une mortalité par pêche au temps $(t+1)/2$. L'efficacité de prédation ξ de chaque banc est donc réactualisée à deux reprises, en milieu et en fin de pas de temps, ainsi que la détermination consécutive des taux de croissance et de mortalité nutritionnelle (fig. 2).

Reproduction

Chaque espèce possède comme attribut d'entrée la fécondité relative ϕ_s , *i.e.* le nombre d'œufs pondus par gramme de femelle mature.

Soit BF_s la biomasse féconde de l'espèce s , $B_{s,a}$ la biomasse de la classe d'âge a de l'espèce s , $a_{M,s}$ son âge de maturité, A_s sa longévité. En faisant l'hypothèse que le sex-ratio est égal à 1:1 pour toutes les espèces, l'équation suivante est appliquée :

$$N_{s,0,t+1} = \phi_s BF_{s,t} \quad \text{avec} \quad BF_{s,t} = \frac{1}{2} \sum_{a=a_{M,s}}^{A_s} B_{s,a,t}$$

Une variabilité de la croissance en fonction de la ration alimentaire ayant été implémentée, le processus de reproduction dépend également, de manière implicite, des conditions alimentaires rencontrées localement dans le temps et l'espace par chaque banc de poissons. En outre, deux raisons ont présidé au choix de l'implémentation d'une relation entre la production d'œufs et la biomasse féconde, au lieu de modéliser directement le niveau de recrutement de chaque espèce. La première est la nécessité de modéliser explicitement les stades larvaires des poissons car ceux-ci représentent une quantité de nourriture non négligeable pour les bancs de poissons adultes, influant ainsi en partie sur la dynamique du système. La deuxième raison est de pouvoir représenter le processus de manière simple par une relation linéaire, et de ne pas avoir à faire d'hypothèses contraignantes sur la forme de la relation stock-recrutement à choisir. Le niveau de recrutement émerge en effet naturellement de la survie annuelle des œufs et juvéniles au regard du processus de prédation et du niveau annuel de la capacité de charge du système.

Conclusion

Actuellement, essentiellement deux modèles multispécifiques marins sont utilisés dans la communauté scientifique halieutique : la MSVPA (Andersen et Ursin, 1977 ; Helgason et Gislason, 1979 ; Pope, 1979) et Ecopath (Polovina, 1984 ; Christensen et Pauly, 1992). Le succès de la MSVPA est principalement dû à son utilisation possible dans l'évaluation des stocks exploités; la MSVPA fournit un outil pour affiner l'estimation des taux de mortalité naturelle des poissons et pour diagnostiquer les effets de certaines mesures de gestion comme la mise en place de quotas ou le chan-

gement de tailles de mailles. Un travail considérable a été entrepris pour appliquer le modèle à l'écosystème de la Mer du Nord et a permis d'acquérir une meilleure connaissance des processus de prédation (Kerr et Ryder, 1989). La quantité de données biologiques requises rend toutefois difficile l'application de ce modèle à d'autres écosystèmes. Le modèle Ecopath a été développé pour estimer les flux trophiques au sein d'un écosystème. Appliqué à des écosystèmes variés tels les écosystèmes d'upwelling (Jarre-Teichmann et Christensen, 1998), de récifs coralliens (Arias-Gonzales *et al.*, 1997), océaniques (Christensen et Pauly, 1998) ou côtiers (Christensen et Pauly, 1992), Ecopath fournit une architecture trophique globale des écosystèmes, permet l'étude de certains indices écosystémiques et a permis en cela d'importantes généralisations sur le fonctionnement des écosystèmes marins (Pauly *et al.*, 1998). Toutefois, le manque de détail sur la structure en âge et taille des populations ne permet pas l'utilisation du modèle dans les procédures classiques d'évaluation des stocks ou l'investigation de certains indices écosystémiques tels que le spectre de taille. Ce contexte a motivé le développement du modèle multispécifique Osmose qui apparaît être complémentaire des approches développées jusqu'à présent, en tentant de combiner :

- la possibilité d'étudier des assemblages multispécifiques exhaustifs (modèle écosystémique) ;
- la possibilité d'étudier les dynamiques spatiales de populations structurées en âge et taille (modèle dynamique spatial structuré en âge) et de simuler différents scénarios de pêche d'une manière compatible avec les méthodes d'évaluation classiques (modèle exploratoire) ;
- l'utilisation de règles d'interactions simples, nécessitant des données biologiques disponibles dans la littérature, pour pouvoir être appliqué à différents écosystèmes (modèle générique).

Une des limites du modèle réside toutefois dans le type d'assemblages multispécifiques étudié : en effet, le modèle s'attache essentiellement à représenter les dynamiques des populations piscivores du système. Les espèces entièrement non piscivores du système, ainsi que des groupes d'espèces divers tels que les oiseaux ou les mammifères marins, les producteurs primaires et secondaires du système, n'apparaissent dans le modèle que sous la forme d'une variable ou d'un paramètre global.

L'utilisation du modèle a permis d'étudier le fonctionnement théorique d'assemblages multispécifiques, notamment d'émettre des

hypothèses sur les propriétés de stabilité des écosystèmes (Shin et Cury, sous presse). Osmose a également permis d'explorer les effets potentiels de l'instauration de zones refuges sur l'exploitation et la diversité d'assemblages multispécifiques théoriques (Shin et Cury, ce volume). Néanmoins, deux étapes décisives dans le processus de validation du modèle doivent encore être finalisées. D'une part, la phase d'application de Osmose à un écosystème particulier, en l'occurrence l'écosystème côtier de l'Afrique du sud (Shin *et al.*, en prep.), est en cours de réalisation. L'analyse de sensibilité du modèle à certains paramètres de simulation permettra également de juger de la cohérence des hypothèses du modèle.

ANNEXE 1 - GLOSSAIRE DES NOTATIONS UTILISEES

Indices

s	Espèce
a	Âge
i	Banc
x, y	Coordonnées spatiales
t	Pas de temps (1 an)

Paramètres

S	Nombre d'espèces
A	Âge terminal
n	Nombre de bancs par classe d'âge
C	Cellule de la grille spatiale
X, Y	Taille de la grille en nombre de cellules
\mathcal{A}	Ensemble de cellules formant une aire de répartition
\mathcal{V}	Ensemble de cellules voisines
a_M	Âge de maturité
ϕ	Fécondité relative
L_∞, K, a_0	Paramètres du modèle de croissance de von Bertalanffy
c	Paramètre d'allométrie
F	Taux de mortalité par pêche
τ	Rapport théorique de la longueur corporelle d'un prédateur à sa proie
ξ_{crit}	Efficacité de prédation correspondant à la ration alimentaire annuelle de maintenance
$M_{\xi max}$	Taux de mortalité nutritionnelle maximal
CC	Capacité de charge moyenne
δ_{CC}, T_{CC}	Amplitude et période pour une dynamique périodique de la capacité de charge
σ_{CC}	Ecart type défini pour une dynamique aléatoire de la capacité de charge
$CC^*, t^*, \Delta t^*$	Valeur, année d'occurrence et durée d'une anomalie de la capacité de charge

Variables

N	Effectif
B	Biomasse
BF	Biomasse féconde
$L, \Delta L$	Longueur corporelle et taux de croissance en longueur
W	Poids corporel
CC	Capacité de charge
ξ	Efficacité de prédation
M_ξ	Taux de mortalité nutritionnelle
$N_{M\xi}$	Effectif de poissons morts par sous-nutrition

ANNEXE 2 - INITIALISATION DES EFFECTIFS

L'initialisation des effectifs des classes d'âge et bancs de poissons simulés peut être effectuée de deux manières : à partir des abondances spécifiques ou à partir du spectre de taille de l'écosystème.

1 - Dans le cas où la valeur de l'effectif de chaque espèce N_s est en entrée du modèle, une pseudo-cohorte peut être formée pour chaque espèce à partir de l'équation de survie conventionnelle suivante :

$$N_{s,a+1} = N_{s,a} e^{-M_{s,a}}$$

avec $N_{s,a}$ l'effectif de la classe d'âge a ($0 \leq a \leq A_s$), de l'espèce s ($1 \leq s \leq S$), M le taux de mortalité naturelle ($M_{s,0} = 1$ et $\forall a \in [1, A_s - 1]$, $M_{s,a} = 0,2$). On en déduit l'expression analytique de l'effectif $N_{s,0}$ de la classe d'âge 0 de l'espèce s qui permet ensuite de constituer la structure en âge de l'espèce s :

$$N_{s,0} = N_s \left(1 + \sum_{a=0}^{A_s-1} e^{-\sum_{s'=0}^a M_{s,s'}} \right)^{-1}$$

2 - L'initialisation à partir du spectre de taille de l'écosystème est adaptée dans le cas de simulations théoriques exploratoires, pour lequel le rapport entre les différentes abondances spécifiques est considéré être plus important que la quantification même des niveaux d'abondance. La relative uniformité des spectres de taille observés dans différents écosystèmes marins justifie le choix d'un tel indice pour pouvoir initialiser des assemblages multispécifiques théoriques plus réalistes que ceux obtenus par répartition aléatoire des biomasses spécifiques. Différentes mesures du spectre de taille exprimé en $\text{Ln}(\text{effectif})$ versus $\text{Ln}(\text{classes de taille corporelle})$, montrent que cet indice écosystémique est une fonction uniforme décroissante de la taille des organismes (e.g. Sheldon *et al.*, 1972 ; Pope et Knights, 1982 ; Murawski et Idoine, 1992 ; Rice et Gislason, 1996). Cette propriété conservative, malgré les variabilités parfois importantes des abondances spécifiques, suggère que la taille des organismes est un facteur de structuration des écosystèmes marins, permettant d'occuper pleinement leurs potentiels de production (Kerr et Ryder, 1989). Cette interprétation du fonctionnement des écosystèmes est en adéquation avec les hypothèses de prédation implémentées dans OSMOSE, ce qui constitue une seconde raison pour l'utilisation d'un tel indice. Soit le spectre de taille de l'écosystème représenté par l'équation :

$$\text{Ln}(N_k) = \alpha \text{Ln} \left(\frac{L_k + L_{k-1}}{2} \right) + \beta$$

avec N_k l'effectif de poissons dont la taille corporelle est comprise dans l'intervalle $[L_{k-1}, L_k]$, $k \in [1, \dots, k_{max}]$ est l'indice des classes de taille, α et β deux paramètres fixés (fig. 6).

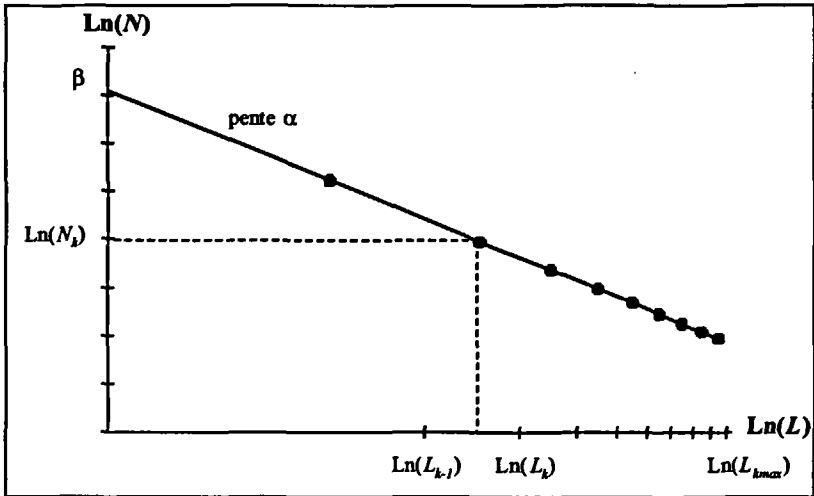


Figure 6
Spectre de taille théorique de l'écosystème.

L'algorithme d'initialisation consiste à répartir l'effectif total

$$\sum_{k=1 \dots k_{max}} N_k \text{ en } \sum_{s=1 \dots S} (A_s + 1) \text{ classes d'âge.}$$

Pour chaque classe de taille $[L_{k-1}, L_k]$ est tout d'abord calculé n_k , le nombre de classes d'âge a ($a = 0, \dots, A_s$), de l'espèce s ($s = 1 \dots S$) telles que $L_{s,a} \in [L_{k-1}, L_k]$. Les effectifs $N_{s,a}$ de chaque classe d'âge a de l'espèce s sont alors initialisés suivant l'expression :

$$\forall (s, a) \in [1, \dots, S] \times [1, \dots, A_s] \mid L_{s,a} \in [L_{k-1}, L_k], \quad N_{s,a} = \frac{N_k}{n_k}$$

On procède finalement à un réajustement des effectifs de manière à tenir compte de la décroissance des effectifs d'une population en fonction de l'âge : si $N_{s,a+1} \geq N_{s,a}$, l'effectif $N_{s,a+1}$ est réduit à $N_{s,a}$ et l'effectif résiduel résultant est réparti sur les $(n_k - 1)$ autres classes d'âge appartenant à la même classe de taille dans la limite de la condition $N_{s,a+1} \leq N_{s,a}$.

Les bancs de poissons d'âge a , de l'espèce s ont donc un effectif initial de poissons de $N_{s,a}/n_k$.

Bibliographie

- ALHEIT J., 1987 —
« Egg cannibalism versus egg predation : their significance in anchovies ». In : Payne A.I.L., Gulland J.A. and K.H. Brink (éd.). *The Benguela and comparable ecosystems*, S. Afr. J. mar. Sci., 5 : 467-470.
- ANDERSEN K.P., URSIN E., 1977 —
A multispecies extension to the Beverton and Holt theory of fishing, with accounts of phosphorus circulation and primary production. Meddelelser fra Danmarks Fiskeri-og Havundersogelser, 7 : 319-435.
- ARDITI R., GINZBURG L., 1989 —
Coupling in predator-prey dynamics : ratio-dependence. *J. Theor. Biol.* 139 : 311-326.
- ARIAS-GONZALES J., DELESALLE B., SALVAT B., GALZIN R., 1997 —
Trophic functioning of the Tiahura reef sector, Moorea Island, French Polynesia. *Coral Reefs*, 16 : 231-246.
- BAKUN A., CURY P., 1999 —
The « school trap » : a mechanism promoting large-amplitude out-of-phase population oscillations of small pelagic fish species. *Ecology Letters*, 2 : 349-351.
- BEECHAM J.A., FARNSWORTH K.D., 1998 —
Animal foraging from an individual perspective : an object orientated model. *Ecol. Model.*, 113 : 141-156.
- BEVERTON R.J.H., HOLT S.J., 1957 —
On the dynamics of exploited fish populations. Chapman et Hall, *Fish and Fisheries series 11*, London, 533 p.
- BOND C.E., 1979 —
Biology of fishes. Saunders College Publishing, Philadelphia, 514 p.
- BROWN B., BRENNAN J., GROSSLEIN M., HEYERDHAL E., HENNEMUTH R., 1976 —
The effect of fishing on the marine fish biomass in the Northwest Atlantic from The Gulf of Maine to Cape Hatteras. *ICNAF Res. Bull.* 12 : 49-68.
- BURGESS J.W., SHAW E., 1979 —
Development and ecology of fish schooling. *Oceanus*, 27 : 11-17.
- CHRISTENSEN V., PAULY D., 1992 —
ECOPATH II - a software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics. *Ecol. Model.*, 61 : 169-185.
- CHRISTENSEN V., PAULY D., 1998 —
Changes in models of aquatic ecosystems approaching carrying capacity. *Ecol. Appl.*, 8 (1) supplement : 104-109.
- COUSINS S.H., 1991 —
Species diversity measurement : Choosing the right index. *TREE*, 6 (6) : 190-192.
- CRAWFORD R.J.M., 1987 —
« Food and population variability in five regions supporting large stocks of anchovy, sardine and horse mackerel ». In : Payne A.I.L., Gulland J.A., Brink K.H. (éd.). *The Benguela and comparable ecosystems*. S. Afr. J. mar. Sci., 5 : 735-757.
- CURY P., 1991 —
« Les contraintes biologiques liées à une gestion des ressources instables ». In : Cury P., Roy C. (éd.). *Pêcheries Ouest-Africaines*. Orstom Éditions, Paris : 506-518.
- CUSHING D.H., 1992 —
A short history of the Downs stock of herring. *ICES J. mar. Sci.*, 49 : 437-443.
- CZARAN T., 1998 —
Spatiotemporal models of population and community dynamics. Chapman et Hall, Londres, 284 p.

- DAAN N., 1973 —
A quantitative analysis of the food intake of North Sea cod, *Gadus morhua*. *Netherlands Journal of Sea Research*, 6 : 479-517.
- DAAN N.,
SISSEWINE M.P. (eds.), 1989 —
Multispecies models relevant to management of living resources. *ICES Mar. Sc. Symp.*, 193 : 385 pp.
- DEANGELIS D.L.,
GROSS M.J. (eds), 1992 —
Individual-based models and approaches in ecology : Populations, communities, and ecosystems. Chapman et Hall, New York, 525 p.
- DICKIE L.M., KERR S.R., 1982 —
« Alternative approaches to fisheries management ». In : Mercer M.C. (éd.). *Multispecies approaches to fisheries management advice*. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. : 18-23.
- DINGLE H., 1996 —
Migration. The biology of life on the move. Oxford University Press.
- FAO, 1978 —
Some scientific problems of multi-species fisheries. Report of the Expert Consultation on Management of Multi-species Fisheries. *FAO Fish. Tech. Pap.* 181, 42 p.
- FROESE R., PAULY D., 1997 —
FishBase 97 : concepts, design and data sources. ICLARM, Manila, Philippines. 256 p.
- GISLASON H., HELGASON Th., 1985 —
Species interaction in assessment of fish stocks with special application to the North Sea. *Dana* 5: 1-44.
- HELGASON T., GISLASON H., 1979 —
VPA analysis with species interaction due to predation. CIEM C.M. 1979/G, 52 p.
- HEWITT R.P., THEILACKER G.H.,
LO N.C.H., 1985 —
Causes of mortality in young jack mackerel. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 26 : 1-10.
- HILBORN R., WALTERS C.J., 1992 —
Quantitative fisheries stock assessment : choice, dynamics and uncertainty. Chapman et Hall, New York, 570 p.
- HOLLING C.S., 1959 —
The components of predation as revealed by a study of small mammal predation of the European pine sawfly. *Can. Entomol.* 91 : 293-320.
- HUSTON M., DEANGELIS D.,
POST W., 1988 —
New computer models unify ecological theory. *Bioscience*, 38 : 682-691.
- JARRE-TEICHMANN A.,
CHRISTENSEN V., 1998 —
« Comparative modelling of trophic flows in four large upwelling ecosystems : global versus local effects ». In : Durand M.-H., Cury P., Mendelsohn R., Roy C., Bakun A., Pauly D. (éd.). *Global versus local changes in upwelling ecosystems*. Orstom, coll. Colloques et séminaires, Paris : 423-443.
- JUDSON O.P., 1994 —
The rise of individual-based model in ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 9(1): 9-14.
- KAREIVA P.M., ODELL G., 1987 —
Swarms of predators exhibit preytaxis if individuals use area-restricted search. *Am. Nat.*, 130 : 233-270.
- KERR S.R., RYDER R.A., 1989 —
Current approaches to multispecies analyses of marine fisheries. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 46 : 528-534.
- KIRKWOOD G.P., 1982 —
« Simple models for multispecies fisheries ». In : Pauly D., Murphy G. I. (éd.). *Theory and management of tropical fisheries*. ICLARM Conference Proceedings 9, Manila, Philippines : 83-98.

- LAEVASTU T., LARKINS H., 1981 — Marine fisheries ecosystem. Its quantitative evaluation and management. Fishing News Books Ltd., Farnham, Surrey England, 162 p.
- LARKIN P.A., 1963 — Interspecific competition and exploitation. *J. Fish. Res. Board Can.*, 20 (3) : 647-678.
- LONGHURST A.R., PAULY D., 1987 — *Ecology of tropical oceans*. Academic Press, London. 406 p.
- LOTKA A.J., 1932 — The growth of mixed populations : two species competing for a common food supply. *Journal of the Washington Academy of Sciences*, 22 : 461-469.
- MAY R.M., BEDDINGTON J.R., CLARK C.W., HOLT S.J., LAWS R.M., 1979 — Management of multispecies fisheries. *Science*, 205 : 267-277.
- MAY R.M. (éd.) 1984 — *Exploitation of marine communities*. Springer-Verlag, Berlin. 370 p.
- McNAMARA J.M., HOUSTON A.I., 1994 — The effect of change in foraging options on intake rate and predation rate. *Am. Nat.*, 144 (6) : 978-1000.
- MERCER M.C (éd.), 1982 — Multispecies approaches to fisheries management advice. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.*, 59 : 169 p.
- MITTELBACH G.G., PERSSON L., 1998 — The ontogeny of piscivory and its ecological consequences. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 55 : 1454-1465.
- MURAWSKI S.A., LANGE A.M., IDOINE J.S., 1991 — An analysis of technological interactions among Gulf of Maine mixed-species fisheries. *ICES Mar. Sc. Symp.*, 193 : 237-252.
- MURAWSKI S.A., IDOINE J. S., 1992 — Multispecies size composition : a conservative property of exploited fishery systems? *J. Northw. Atl. Fish. Sci.* 14 : 79-85.
- PAULY D., CHRISTENSEN V., DALSGAARD J., FROESE R., TORRES Jr F., 1998 — Fishing down marine food webs. *Science*, 279 : 860-863.
- PERRY G., PIANKA E.R., 1997 — Animal foraging : past, present and future. *TREE*, 12 (9) : 360-364.
- PITCHER T.J., MAGURRAN A.E., EDWARDS J.L., 1985 — Schooling mackerel and herring choose neighbours of similar size. *Mar. Biol.*, 86 : 319-322.
- POLOVINA J.J., 1984 — Model of a coral reef ecosystem I. The ECOPATH model and its application to French Frigate Shoals. *Coral Reefs*, 3 : 1-11.
- POPE J.G., 1972 — An investigation of the accuracy of virtual population analysis using cohort analysis. *ICNAF Res. Bull.*, 9 : 65-74.
- POPE J.G., 1979 — Stock assessment in multispecies fisheries. South China Sea Fisheries Development and Coordinated Programme SCS/DEV/79/19. FAO, Manila.
- POPE J.G., KNIGHTS J., 1982 — « Simple models of predation in multi-age multispecies fisheries for considering the estimation of fishing mortality and its effects ». In : Mercer M.C. (éd.), Multispecies approaches to fisheries management advice. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* 59 : 64-69.
- PYKE G.H., 1984 — Optimal foraging theory : a critical review. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 15 : 523-575.

- RICE J., 1995 —
«Food web theory, marine food webs,
and what climate change may do to
northern marine fish populations».
In : Beamish R.J. (éd.). *Climate
change and northern fish
populations*. Canadian Special
Publications in Fisheries Aquatic
Science 121 : 561-568.
- RICE J., GISLASON H., 1996 —
Patterns of change in the size
spectra of numbers and diversity of
the North Sea fish assemblage, as
reflected in surveys and models.
ICES J. mar. Sci. 53 : 1214-1225.
- RIFFENBURGH R.H., 1969 —
A stochastic model of interpopulation
dynamics in marine ecology. *J. Fish.
Res. Board Can.*, 26 : 2843-2880.
- ROSE K.A., CHRISTENSEN S.W.,
DEANGELIS D.L., 1993 —
Individual-based modeling
of populations with high mortality :
a new method of following a fixed
number of model individuals.
Ecol. Model., 68 : 272-292.
- SCHOFFER M., BAVECO J.M.,
DEANGELIS D.L., ROSE K.A.,
VAN NES E.H., 1995 —
Super-individuals a simple solution
for modelling large populations
on an individual basis.
Ecol. Model., 80 : 161-170.
- SHELDON R.W., PRAKASH A.,
SUTCLIFFE W.H., 1972 —
The size distribution of particles in the
ocean. *Limnol Oceanogr* 17 : 327-340.
- SHIN Y.-J., CURY P., ce volume —
Etude de l'impact des refuges marins
pour la gestion des pêcheries
multispécifiques. Simulations avec le
modèle OSMOSE.
- SHIN Y.-J., CURY P., sous presse —
Exploring fish community dynamics
through size-dependent trophic
interactions using a spatialized
individual-based model. *Aquatic
Living Resources*.
- SHIN Y.-J., CURY P., SHANNON L.,
en préparation —
À multispecies individual-based
model of the Benguela upwelling
ecosystem. *South African Journal of
Marine Sciences*.
- SISSEWINE M.P., 1984 —
« Why do fish populations vary? »
In : May R.M. (éd.).
Exploitation of marine communities.
Springer-Verlag, Berlin : 59-94.
- SPENCER M., 1997 —
The effects of habitat size and energy
on food web structure : an individual-
based cellular automata model.
Ecol. Model., 94 : 299-316.
- STRÖBELE W.J., WACKER H., 1991 —
The concept of sustainable yield
in multi-species fisheries.
Ecol. Model., 53 : 61-74.
- SUTCLIFFE W.H., DRINKWATER K.,
MUIR B.S., 1977 —
Correlations of fish catch
and environmental factors
in the Gulf of Maine. *J. Fish. Res.
Board Can.*, 34 : 19-30.
- THEILACKER G.H., 1986 —
Starvation-induced mortality of young
sea-caught jack mackerel, *Trachurus
symmetricus*, determined with
histological and morphological
methods. *Fish. Bull.*, 84 (1) : 1-17.
- TYLER J.A., ROSE K.A., 1994 —
Individual variability
and spatial heterogeneity
in fish population models.
Rev. Fish Biol. Fish., 4 : 91-123.
- TYLER J.A., ROSE K.A., 1997 —
Effects of individual habitat selection
in a heterogeneous environment
on fish cohort survivorship :
a modelling analysis.
J. Anim. Ecol., 66 : 122-136.
- UCHMANSKI J., GRIMM V., 1996 —
Individual-based modelling in
ecology : what makes the difference?
TREE, 11(10): 437-441.

VAN WINKLE W., ROSE K.A.,
CHAMBERS R.C., 1993 —
Individual-based approach to fish
population dynamics : an overview.
Trans. Am. Fish. Soc., 122 : 397-403.

VERHULST P.F., 1838 —
Notice sur la loi que la population
suit dans son accroissement.
*Correspondances Mathématiques et
Physiques*, 10 : 113-121.

VOLTERRA V., 1926 —
« Variations and fluctuations
of the numbers of individuals
in animal species living together ».
Réédition traduite. In : Chapman R.N.
(éd.). *Animal ecology*. McGraw Hill,
New York : 409-448.

VON BERTALANFFY L., 1938 —
A quantitative theory
of organic growth
(Inquiries on growth laws. II).
Human Biology, 10 (2) : 181-213.

WILSON J.A., FRENCH J.,
KLEBAN P., MCKAY S.R.,
TOWNSEND R., 1991 —
Chaotic dynamics in a multiple
species fishery :
a model of community predation.
Ecol. Model., 58 : 303-322.

YODZIS P., 1994 —
Predator-prey theory
and management
of multispecies fisheries.
Ecol. Appl. 4 (1) : 51-58.