

THESE de DOCTORAT

pour l'obtention du Diplôme de
Docteur de l'Université Paris 7 - Denis Diderot
Spécialité: Biomathématiques

Présentée par :

Yunne-Jai SHIN

INTERACTIONS TROPHIQUES ET DYNAMIQUES DES POPULATIONS
DANS LES ECOSYSTEMES MARINS EXPLOITES.
APPROCHE PAR MODELISATION INDIVIDUS-CENTREE.

Soutenue publiquement le 15 septembre 2000, devant le jury composé de :

Nguyen Phong CHAU
Philippe CURY
Didier GASCUEL
Daniel PAULY
François BOUSQUET
Patrice CAYRE
Christian LEVEQUE
Michel LOREAU
Paul NIVAL

Président
Directeur de thèse
Rapporteur
Rapporteur
Examineur
Examineur
Examineur
Examineur
Examineur

Pr., Université Paris 7
Directeur de Recherches, IRD
Pr., ENSAR
Pr., UBC, Canada
Chargé de Recherches, CIRAD
Directeur de Recherches, IRD
Directeur de Recherches, IRD, CNRS
Pr., Université Paris 6, ENS Ulm
Pr., Université Paris 6

Remerciements

La première personne que je tiens à remercier est mon Directeur de thèse, **Philippe Cury**. J'ai eu, grâce à son exceptionnelle clairvoyance, la chance de travailler sur un sujet d'actualité, de grande portée scientifique et ayant des implications importantes en matière de gestion des pêches. Mais surtout, je le remercie pour avoir été un modèle scientifique. Avoir une totale confiance en ses critiques, du respect et de l'admiration pour ses travaux de recherche, m'ont beaucoup aidée. C'est là peut-être, la chose la plus importante pour avancer dans les moments de doute. Enfin, malgré la distance qui rend inévitablement tout encadrement difficile, j'ai apprécié son soutien ... instantané grâce aux progrès de l'informatique. Nous avons en effet largement abusé de l'utilisation du e-mail pour pouvoir être en "OSMOSE".

La pertinence, la richesse et la réalisation de ses idées font de **Daniel Pauly** un des grands chercheurs de l'halieutique. Ses écrits, incontournables, ont été des références précieuses pendant tout mon travail de thèse. Qu'il ait accepté de rapporter ma thèse est donc pour moi un très grand honneur. Je n'oublierai pas non plus la gentillesse et la disponibilité qu'il m'a témoigné lors d'un colloque en Alaska. **Didier Gascuel** a été mon Professeur d'halieutique à l'ENSAR. Comme toutes les personnes qui ont suivi sa formation, j'ai été enthousiasmée par son enseignement, par ses remarquables qualités scientifiques et humaines. Son efficacité et sa vivacité d'esprit m'ont énormément apporté. Je le remercie chaleureusement pour cela et pour avoir accepté de rapporter ce travail. Je dois également beaucoup à l'école doctorale de Bio-Mathématiques qui, par l'excellence de son enseignement, m'a permis de bien compléter ma formation en modélisation. Mes remerciements vont ainsi à Mr **Nguyen Phong Chau**, Professeur à l'Université Paris 7, pour son enseignement éclairé de la théorie du chaos, pour se soucier du devenir de ses étudiants même lorsque ceux-ci travaillent sur des sujets très éloignés, et enfin pour avoir accepté de présider mon jury de thèse. Malgré les très nombreuses sollicitations dont ils font l'objet, Mrs **Patrice Cayré** et **Paul Nival** me font le très grand honneur de participer au jury de cette thèse. Je les en remercie sincèrement. Mrs **Christian Lévêque** et **Michel Loreau** sont deux grands noms de l'écologie aquatique et terrestre. Je leur suis très reconnaissante d'avoir accepté de juger une thèse en halieutique, et de me faire bénéficier ainsi de leurs grandes compétences. **François Bousquet** a été un de mes initiateurs en modélisation informatique. La grande clarté et la pertinence de ses idées m'ont été d'une aide précieuse. Je lui exprime ici toute ma reconnaissance d'avoir accepté de participer à mon jury de thèse.

Pendant ces années de thèse et bien avant, **Olivier Maury** a toujours été présent. Présent à n'importe quelle heure de la journée pour relire toutes les pages de mon manuscrit (sauf celles-ci), présent pour supporter mes humeurs de thésarde (c'est peu dire...). Pour tout le bonheur partagé, pour ta générosité, pour tes encouragements permanents, pour ton exceptionnelle curiosité scientifique, pour tes critiques pertinentes et constructives, je te remercie plus que tout autre.

Marie-Joëlle Rochet est un chercheur de grande qualité. Je la remercie pour la finesse de son jugement, pour ses critiques avérées qui m'ont été d'une aide précieuse. Je lui témoigne ici toute mon amitié. Je suis également très reconnaissante envers **Lynne Shannon** pour m'avoir accueillie très chaleureusement au MCM (Marine and Coastal Management). C'est un vrai plaisir de travailler avec elle sur l'écosystème côtier sud-africain, la clarté de ses idées et son efficacité de travail sont exceptionnelles.

Au début de cette thèse, **Alain Fonteneau, Jean Lefur, Frédéric Ménard et Christian Mullon** ont relu mon projet de thèse à la lumière de leurs grandes compétences. Je les remercie vivement pour la pertinence de leurs critiques, pour les questions soulevées et pour leurs encouragements.

Je remercie sincèrement tout le laboratoire LIA, future UR GEODES de l'IRD Bondy, qui m'a accueillie pendant toute la durée de ma thèse. Malgré nos thématiques différentes, j'ai bénéficié de l'ouverture d'esprit de chacun des membres du laboratoire. Notre problématique commune, la modélisation de systèmes spatialisés, a engendré des discussions précieuses pour l'élaboration de mon modèle. Je remercie en particulier **Gaston Pichon**, sans lequel mon séjour au laboratoire n'aurait pas été aussi agréable. Merci pour t'être intéressé à l'halieutique avec intelligence, merci pour avoir relu mon manuscrit, merci pour m'avoir fait comprendre l'importance de "l'idée" scientifique, merci pour ta grande culture, merci pour ton humour et ton éternelle jeunesse. Je regretterai beaucoup ta présence quotidienne. Je remercie **Jean-Pierre Treuil** dont l'enthousiasme et la capacité à comprendre finement des sujets de tous bords m'ont toujours épaté. Je lui suis reconnaissante pour ses critiques et ses conseils éclairés. L'ambiance chaleureuse qui règne au laboratoire lui doit beaucoup. Merci à **Edith Perrier** pour nos discussions sur l'analogie des spectres de tailles des poissons et des tailles de pores des sols. Son intelligence et son efficacité apporteront beaucoup à la future UR GEODES. Mes remerciements vont également à **Ovide Arino**, pour l'intérêt qu'il a témoigné pour mon travail, pour sa bonne humeur constante, pour les nombreuses équations très compliquées dont il gratifie quotidiennement le tableau du laboratoire, et pour m'avoir permis de faire connaître mon travail au GDR de Mathématiques. J'adresse des remerciements particuliers à **Chantal Bernard**, une vraie mère poule pour nous tous. Merci pour toutes les figures que tu as scannées et retouchées, merci pour tous les services quotidiens que tu nous rends. **Edem Fianyo** m'a accompagnée pendant toute cette thèse, sa présence a été un soutien permanent, malgré son caractère "angélique" bien connu de tous. Je lui témoigne ici toute mon amitié, mon admiration pour ses convictions fortes, et ma propre conviction qu'elle fera une excellente thèse. Je n'oublierai pas les heures passées à nous confier nos angoisses d'apprentis-chercheurs, ni ton aide lors des derniers jours de cette thèse alors que toi-même tu avais la tienne à terminer. Merci enfin pour te battre pour la cause des femmes! **Soizick Lebihan** a fait un court séjour (trop court à mon goût) au LIA. Nos discussions sur l'écologie marine, sa grande curiosité et sa sensibilité scientifiques, son aide et son amitié infaillibles m'ont beaucoup apporté. **Nadia Haumont** a marqué son passage au laboratoire par sa bonne humeur, son rire communicatif, son extraordinaire sens de l'humour, sa force de caractère. Je te renouvelle ici ma grande amitié et espère rattraper maintenant le temps perdu en te promettant de nouvelles et fréquentes parties de rire. Un grand merci à **Sarah Feuillette** dont la ténacité n'a d'égales que sa bonne humeur et son sourire. Merci pour être toujours d'ATTAC!! et Mondialement Diplomatique... Merci à **Micheline Bourjal** pour son amitié, sa gaieté et son efficacité. Un grand merci à **François Gaillard** pour son aide salvatrice dans l'urgence de la préparation de la soutenance de thèse. **Bernardo Paz-Betancourt** a partagé mon bureau au début de ma thèse. Je le remercie pour cette tranche de cohabitation idéale. **Jean-François Delerue** a partagé mon bureau pendant la fin de ma thèse. Je pense que ce ne fut pas toujours une partie de plaisir. Merci pour m'avoir supportée! Enfin je remercie **Sébastien Pion, Marie Piron, Joël Léonard, Diane Vanbergue, Nathalie Poulet, Kathy Beaumont, David Servat** qui contribuent tous à faire du LIA un lieu d'échanges exceptionnel sur les plans scientifique et humain.

De nombreuses personnes du Centre IRD de Bondy ont participé de près ou de loin au bon déroulement de cette thèse. Je remercie sincèrement **Fortunée Brami** pour tous les articles qu'elle a collectés dans des délais parfois courts, son aide m'a été très précieuse. Un grand merci à **Bruno Buisson** et **Françoise Pelletier** qui travaillent sans relâche pour que le réseau informatique fonctionne bien, pour que les utilisateurs ne perçoivent qu'une infime partie des problèmes quotidiens qu'ils doivent résoudre. Merci à **Dominique Rémy** et **Christian Leclerc** pour m'avoir initiée au langage Java. Je remercie également **Jean-Marc Vinet** pour les ballades en rollers, pour avoir bien ri lorsque je me suis cassé le poignet, et pour être plutôt drôle pour un informaticien...

Enfin, mon entourage m'a énormément aidée pendant toute cette tranche de vie intense, parfois ou bien souvent difficile et exclusive. **Anne-Sophie** et **Aurélie**, vous êtes des trésors d'amitié. Je vous remercie pour votre fidélité et votre générosité. A tout moment, je pouvais compter sur vous, vous m'avez été d'une aide inestimable. **Caroline**, malgré la distance, tu as été présente, tu as compris mes moments difficiles. Merci pour cela et pour t'être tant de fois intéressée à mon travail. Je remercie très chaleureusement **Jacques** et **Patricia** pour m'avoir toujours accueillie chez eux à bras ouverts, avec une rare gentillesse. Merci à **Lionel Amadote**, **Sylvie le Quéré**, et **Jacques Aunidas**, leur passion et leur enseignement de la danse m'ont énormément apporté. Merci à **Olivier Penel** pour m'avoir initiée à l'escalade et pour sa recherche quotidienne de l'esthétique (...).

Tout en exerçant des professions différentes, **mes parents** ont compris l'essence de ma thèse. Ma mère éprouve les mêmes angoisses et euphories devant ses toiles, tout comme mon père pour ses projets d'architecture. Mon père est aussi un grand spécialiste des charrettes... Vous m'avez beaucoup aidée en cela, je vous remercie pour votre amour et votre confiance. Un grand merci à ma **grand-mère** dont la voiture m'a permis de passer une partie de mes nuits à Bondy. Enfin, j'ai une attention particulière envers mes soeurs. **Moun-Jai**, tu es une soeur exceptionnelle. Je ne connais personne d'aussi généreux que toi, je te remercie de tout coeur pour tout ce que tu donnes. Ma petite **Fanny**, tu es encore petite mais tu comprends tout très vite. Merci d'avoir été patiente, d'avoir compris pourquoi je ne passais pas plus de temps avec toi.

A Moun-Jai,

A Olivier.

RÉSUMÉ

Si un bilan écologique des pêches devait être dressé, il pourrait être décliné en trois points: les captures mondiales approchent leur limite maximale dans un contexte de demande croissante, 60 à 70% des stocks sont en situation de pleine exploitation ou de surexploitation, et le niveau trophique moyen des captures est en baisse. Une telle pression de pêche n'est pas sans modifier la structure des écosystèmes marins. Ainsi, dans son code de conduite pour une pêche responsable, la FAO souligne la nécessité de mener une gestion écosystémique des pêches, visant une exploitation soutenable des écosystèmes tout en préservant leur biodiversité et l'intégrité des processus écologiques essentiels.

Les objectifs de cette thèse sont d'identifier les questions écologiques soulevées par la pratique d'une telle gestion, et d'y apporter des éléments de réponses (i) en testant des hypothèses de fonctionnement des écosystèmes marins pour une meilleure compréhension des mécanismes qui régulent leurs dynamiques, (ii) en évaluant les effets de la pêche et de certaines mesures de gestion de son activité sur les écosystèmes. Pour répondre à ces objectifs, la thèse s'appuie sur l'élaboration et l'utilisation du modèle multispécifique OSMOSE (Object-oriented Simulator of Marine ecOSystems Exploitation).

La thèse est organisée en quatre parties. La **partie I** propose une synthèse des différentes théories et modèles des communautés multispécifiques marines. La **partie II** argumente le choix des hypothèses et du formalisme individus-centré sur lesquels repose le modèle OSMOSE. L'hypothèse d'une prédation opportuniste, fondée sur la taille corporelle des poissons et sur leur co-occurrence spatio-temporelle, se situe au coeur de la démarche adoptée. Ainsi, plutôt que d'appréhender les réseaux trophiques à partir de relations interspécifiques pré-établies, ceux-ci sont considérés comme étant fondamentalement dynamiques. L'hypothèse de prédation opportuniste est de plus cohérente avec deux phénomènes fréquemment observés en milieu marin: l'omnivorie et le cannibalisme. La **partie III** présente en détail le modèle OSMOSE. Celui-ci vise à être complémentaire d'autres modèles multispécifiques halieutiques, en permettant l'étude de communautés potentiellement riches en espèces et variables en structure, de dynamiques multispécifiques spatiales structurées en âge et en taille, et de scénarios de pêche variés. La **partie IV** est consacrée à l'analyse d'un ensemble de simulations réalisées à l'aide de OSMOSE.

Dans un premier temps, l'hypothèse de prédation fondée sur la taille corporelle est testée, par la confrontation des dynamiques spécifiques et écosystémiques simulées aux observations faites dans les écosystèmes marins. Deux propriétés émergentes des écosystèmes marins sont ainsi retrouvées: la relative stabilité de leur biomasse et de l'allure de leur spectre de taille, contrastant avec la variabilité des dynamiques spécifiques. Conformément aux études empiriques, les spectres de taille simulés suggèrent une relation linéaire décroissante de la distribution en log/log des fréquences de tailles. Lorsque les petites tailles de poissons sont prises en compte, une fonction quadratique s'ajuste mieux au spectre de taille, suggérant que les faibles effectifs observés dans les classes de petites tailles ne reflètent pas nécessairement un biais d'échantillonnage mais pourraient être liés au processus de prédation lui-même.

Puis, afin d'évaluer l'intensité des modifications induites par la pêche sur la structure des communautés, trois attributs du spectre de taille sont étudiés: sa pente, son intercept et sa courbure. Comme suggéré par différentes études empiriques et théoriques, l'augmentation de la mortalité par pêche induit une plus forte pente et une augmentation de l'intercept du spectre de taille linéaire. Un résultat plus original concerne le spectre de taille quadratique: une rupture de pente est obtenue dans l'évolution de ses attributs en fonction de la mortalité par pêche. Or, celle-ci correspond approximativement à la valeur du F_{MSY} global. Ce résultat permet ainsi de proposer un indicateur global du niveau d'exploitation de l'écosystème.

Enfin, l'effet d'une mesure de gestion de plus en plus préconisée, l'instauration de zones refuges, est étudié par simulations. Les résultats montrent qu'à un niveau d'exploitation donné correspond une taille optimale de zone refuge en terme de captures globales. Il est également montré que l'instauration de zones refuges permet un compromis entre les objectifs de maximisation des captures totales et de protection de la biodiversité des écosystèmes marins.

Mots clés: halieutique, dynamique des populations, modélisation écosystémique et multispécifique, interactions trophiques, modélisation individus-centrée, spectre de taille, rôle fonctionnel de la taille corporelle, zone refuge, biodiversité, indicateur écosystémique.

ABSTRACT

If an ecological status had to be made about world fisheries, it could be the following: the global catch is approaching its upper limit in a context of increasing demand, 60 to 70% of marine resources appear fully exploited to overexploited, and the mean trophic level of catch is decreasing. Such an intensive fishing pressure is expected to modify the structure of marine ecosystems. Thus, in its Code of Conduct for Responsible Fisheries, the FAO underlines the necessity to integrate ecosystem considerations into fisheries management, aiming at sustainable yields along with the maintenance of ecosystem biodiversity and essential ecological processes.

The objectives of the present thesis are to identify the ecological issues raised by the practice of an ecosystem-based management, and to provide some elements of response (i) by testing several hypotheses on the functioning of marine ecosystems for a better understanding of their dynamics, (ii) and by assessing the effects of fishing and of certain management measures on ecosystems. To achieve these objectives, the thesis lies on the elaboration and the use of the multispecies model OSMOSE (Object-oriented Simulator of Marine ecOSystems Exploitation).

The thesis is comprised of four parts. **Part I** proposes a review of the different theories and models developed for marine communities. **Part II** discusses the choice of the hypotheses and the individual-based formalism on which lies the OSMOSE model. The hypothesis of an opportunistic predation process, based on fish size and fish spatio-temporal co-occurrence, is at the core of our approach. Thus, rather than being represented from pre-established species interactions, trophic webs are considered as being fundamentally dynamic. The opportunistic predation hypothesis is, furthermore, consistent with two phenomena that are frequently observed in marine communities: omnivory and cannibalism. **Part III** presents in detail the OSMOSE model, which aims at being complementary to other multispecies fish models, by allowing the study of communities that are potentially rich in species and variable in structure, the study of multispecies spatial dynamics structured in age and size, and the study of various fishing scenarios. **Part IV** is devoted to the analysis of a set of simulations carried out with OSMOSE.

First, the hypothesis of a size-based predation process is tested, by confronting the simulated species and the resulting ecosystem dynamics to observations made in marine ecosystems. Two patterns are thus obtained: the relative stability of ecosystem biomass and of the size spectrum distribution, contrasting with the variability observed for each single species dynamics. In agreement with empirical studies, the simulated size spectra suggest a linear decreasing function for the logarithmic distribution of size frequencies. When the smaller fish sizes are taken into account, a quadratic function better fits the size spectrum, thus suggesting that the relatively low fish frequencies observed in the smaller sizes classes, do not necessarily reflect a sampling bias but may be linked to the predation process itself.

Then, in an attempt to assess fishing effect on communities structure, three attributes of size spectra are investigated: the slope, the intercept and the curvature. As suggested by previous empirical and theoretical studies, an increase in fishing mortality induces a steeper slope and an increase in the intercept of the linear size spectrum. A more stimulating result concerns the quadratic size spectrum: a break in slope is obtained with an increasing fishing mortality and it corresponds approximately to the global F_{MSY} value, thus allowing us to propose a global indicator of the level of ecosystem exploitation.

Finally, the effects of MPAs (Marine Protected Areas) implementation, a management tool which is increasingly advocated, are investigated using several simulations. The results show that at a given exploitation level corresponds an optimal MPA size in terms of global catch. It is also shown that MPAs setting can provide a compromise between both objectives of yield maximization and marine biodiversity protection.

Key-words: *fisheries science, population and ecosystem dynamics, ecosystem and multispecies models, trophic interactions, individual-based models, size spectra, size-based predation, marine protected areas, biodiversity, ecosystem indicators.*

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION.....	1
--------------------------	----------

PREMIERE PARTIE: CONTEXTE

De l'espèce à l'écosystème marin: théories et modèles

INTRODUCTION.....	11
--------------------------	-----------

I - APPROCHES MULTISPECIFIQUES EN HALIEUTIQUE.....11

I.1- DU MONOSPECIFIQUE AU MULTISPECIFIQUE: MODELISATION EXPLICITE DES INTERACTIONS INTERSPECIFIQUES	11
<i>I.1.1- Modèle multispécifique de Schaefer</i>	<i>11</i>
<i>I.1.2- Modèles prédateur-proie de Lotka-Volterra et dérivés</i>	<i>16</i>
<i>I.1.2- La MSVPA ou l'analyse multispécifique des cohortes.....</i>	<i>28</i>
I.2- VERS UNE APPROCHE ECOSYSTEMIQUE.....	34
<i>I.2.1- Modèle global appliqué à un stock multispécifique</i>	<i>34</i>
<i>I.2.2- Modélisation de flux trophiques: ECOPATH-ECOSIM.....</i>	<i>36</i>
<i>I.2.3- Quelques comportements émergents des écosystèmes marins</i>	<i>45</i>
I.3- SYNTHESE.....	50

II - LE ROLE FONCTIONNEL DE L'ESPECE DANS L'ECOSYSTEME: QUELQUES NOTIONS DE BIODIVERSITE53

II.1- AUTOUR DE LA RELATION BIODIVERSITE-STABILITE	53
II.2- HYPOTHESES SUR LE ROLE FONCTIONNEL DE LA DIVERSITE SPECIFIQUE	56

CONCLUSION63

DEUXIEME PARTIE: DEMARCHE

Hypothèses et méthode de modélisation

INTRODUCTION.....	69
--------------------------	-----------

III- NOTRE HYPOTHESE: LA TAILLE CORPORELLE DES POISSONS JOUE UN ROLE DETERMINANT DANS LES INTERACTIONS TROPHIQUES.....70

III.1- TAILLE CORPORELLE ET TRAITS D'HISTOIRE DE VIE	70
--	----

III.2- TAILLE CORPORELLE ET INTERACTIONS TROPHIQUES.....	71
III.3- TAILLE CORPORELLE ET ABONDANCE DES ORGANISMES.....	77
III.4- CONCLUSION.....	79
IV- LE CHOIX D'UNE MODELISATION INDIVIDUS-CENTREE	82
IV.1- LES PRINCIPES GENERAUX DE L'APPROCHE INDIVIDUS-CENTREE.....	82
IV.2- LES IBMs OU LA DISCRETISATION ULTIME DES PROCESSUS ECOLOGIQUES.....	83
IV.3- DES CHOIX D'ORDRE PRAGMATIQUE.....	86
IV.3- DES CHOIX D'ORDRE PARADIGMATIQUE.....	88
<i>IV.3.1- Importance de la variabilité individuelle.....</i>	<i>88</i>
<i>IV.3.2- Importance des interactions locales.....</i>	<i>91</i>
<i>IV.3.2- Importance de la variabilité structurelle des réseaux trophiques.....</i>	<i>92</i>
CONCLUSION	93

TROISIEME PARTIE: REALISATION

OSMOSE, un modèle individus-centré pour l'étude de dynamiques multispécifiques structurées en taille

INTRODUCTION.....	97
V- LA STRUCTURE DU MODELE	98
V.1- LES INDIVIDUS INFORMATIQUES.....	98
V.2- LA REPRESENTATION DE L'ESPACE.....	101
V.3- SYNTHESE: L'ARCHITECTURE D'OSMOSE.....	103
VI - LES PROCESSUS MODELISES	105
VI.1 - INITIALISATION ET SEQUENCE TEMPORELLE DES PROCESSUS.....	106
VI.2 - CONTRAINTE DE CAPACITE DE CHARGE.....	108
VI.3 - DEPLACEMENT LOCAL DES BANCS.....	110
VI.4 - PREDATION.....	111
VI.5 - CROISSANCE.....	112
VI.6 - MORTALITE NUTRITIONNELLE.....	114
VI.7 - MORTALITE PAR PECHE.....	115
VI.8 - REPRODUCTION.....	115
VII- L'INITIALISATION D'ASSEMBLAGES MULTISPECIFIQUES THEORIQUES	117
VII.1- INITIALISATION DES PARAMETRES BIOLOGIQUES: UTILISATION DE LA BASE DE DONNEES FISHBASE.....	117

VII.1.1- Les données utilisées.....	118
VII.1.2- Transformation de Box et Cox.....	118
VII.1.3- Vérification de l'hypothèse de normalité	121
VII.1.4- Retour sur l'objectif de l'analyse: reconstituer des communautés marines théoriques	123
VII.2- INITIALISATION DES ABONDANCES	124
CONCLUSION	126
QUATRIEME PARTIE: EXPLOITATION	
Tester les effets de différents scénarios de pêche sur la dynamique de l'écosystème	
INTRODUCTION.....	133
VIII- OSMOSE EST UN MODELE D'INTERACTIONS TROPHIQUES: EXPLORATION DE LA STABILITE DES DYNAMIQUES MULTISPECIFIQUES.....	134
VIII.1 - INTRODUCTION	134
VIII.2 - SIMULATION DE REFERENCE: UNE COMMUNAUTE MULTISPECIFIQUE SANS REDONDANCE SPECIFIQUE	134
VIII.3 – EFFETS DE LA FORCE DES INTERACTIONS ENTRE ESPECES	138
VIII.4 – IMPACT DE LA PECHE SUR UN ECOSYSTEME SANS REDONDANCE	139
VIII.5 - EFFET DE LA REDONDANCE SPECIFIQUE SUR LA STABILITE DES COMMUNAUTES.....	140
VIII.6 - DISCUSSION	142
IX- OSMOSE EST UN MODELE FONDE SUR LA TAILLE DES POISSONS: LE SPECTRE DE TAILLE, UN INDICATEUR DES EFFETS DE LA PECHE SUR L'ECOSYSTEME?	147
IX.1- INTRODUCTION	147
IX.2- METHODE	151
IX.3- RESULTATS.....	154
IX.3.1- Allure du spectre de taille théorique d'un écosystème vierge d'exploitation	154
IX.3.2- Analyse de sensibilité.....	156
IX.3.3- Effets de la pêche sur le spectre de taille.....	160
IX.4- DISCUSSION.....	167
X- OSMOSE EST UN MODELE SPATIAL: EFFETS DES ZONES REFUGE SUR LA DYNAMIQUE ECOSYSTEMIQUE ET SON EXPLOITATION.....	173
X.1- INTRODUCTION	173
X.2- METHODE	174
X.2.1 - Modélisation des zones refuges	174
X.2.2 - Paramètres de simulation.....	175

X.3 - RESULTATS	176
<i>X.3.1 - Effets de la taille des zones refuges sur les captures.....</i>	<i>176</i>
<i>X.3.2 - Effets de la taille des zones refuges sur la diversité spécifique.....</i>	<i>177</i>
X.4 - DISCUSSION	179
CONCLUSION	182
CONCLUSION	183
ANNEXE 1 : Plateforme de simulations de OSMOSE.....	195
ANNEXE 2 : Données FishBase utilisées pour l'initialisation des communautés.....	201
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	189

INTRODUCTION

L'histoire mondiale des pêches est jalonnée de nombreux phénomènes de variabilité de la dynamique des ressources marines. Les dynamiques d'expansion et d'effondrement des populations de petits pélagiques dans les régions d'upwelling (Cury 1991), l'apparition massive du baliste dans les captures ouest-africaines des années 1970 (Gulland et Garcia 1984, Caverivière 1993b), et plus récemment celle du poulpe (Figure I.1), ou encore la chute des captures du hareng de la mer du Nord (Cushing 1992, Figure I.2) et de la morue de Terre-Neuve (Hilborn et Walters 1992) sont des exemples parmi beaucoup d'autres.

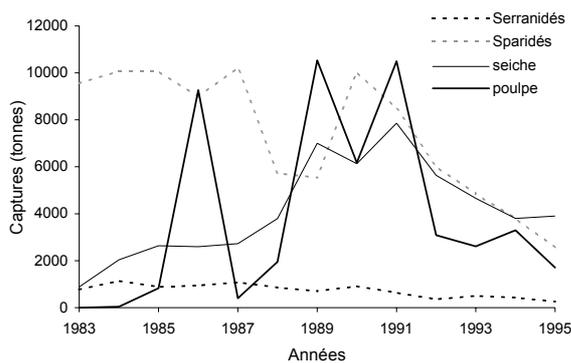


Figure I.1: Apparition du poulpe et de la seiche dans les captures industrielles sénégalaises (base de données du CRODT-Dakar).



Figure I.2: Captures du hareng de la mer du Nord. Données issues de la base de données de pêche FISHSTAT de la FAO.

De fait, des changements marqués de l'abondance relative des espèces sont fréquemment observés dans les captures de pêche de nombreuses régions mondiales, sans que la cause de ces modifications puisse être aisément identifiée (Sainsbury 1988, Boehlert 1996, Goñi 1998, Cury *et al.* 2000). La difficulté d'appréhender et de prédire de telles dynamiques spécifiques dans un cadre halieutique strictement monospécifique, a fait progressivement émerger la nécessité de prendre en compte de nouveaux facteurs susceptibles d'agir sur la dynamique des populations exploitées et, en particulier, de considérer les interactions entre les espèces.

En effet, malgré la variabilité manifeste des dynamiques spécifiques, une relative stabilité des captures est observée à l'échelle de la communauté multispécifique¹ (Figure I.3; Sutcliffe *et al.* 1977, Beddington 1984, Newman 1984, Murawski *et al.* 1991). De même, la structure en taille des communautés semble être un attribut relativement stable au regard des changements de composition spécifique (*e.g.* Pope et Knights 1982, Murawski et Idoine 1992, Duplisea *et al.* 1997, Bianchi *et al.* 2000).

¹ Une communauté écologique peut être définie comme un groupe de populations de différentes espèces qui vivent ensemble dans un même habitat et qui interagissent les unes avec les autres (Sainsbury 1988, Maurer 1999).

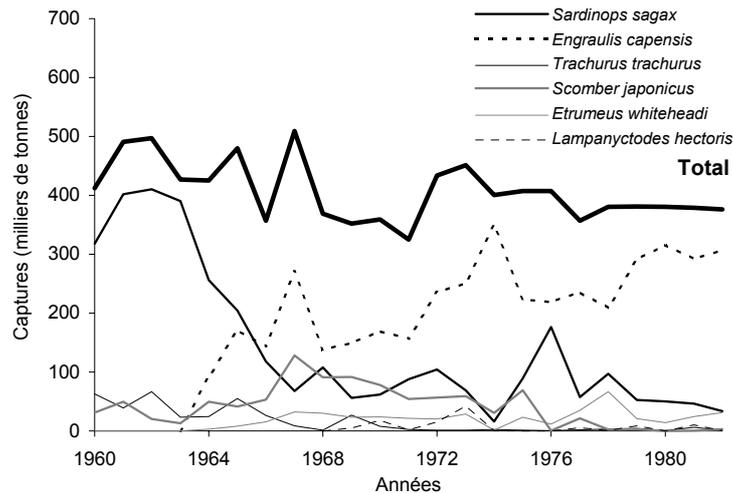


Figure 1.3: Captures des senneurs dans la division ICSEAF 1.6 et 2.2, Afrique du sud. Données issues de Newman (1984).

Il semble ainsi que les dynamiques observées à l'échelle de l'écosystème et des populations résultent, non seulement de facteurs exogènes, tels que la pression de pêche et l'environnement abiotique, mais également de fortes interactions trophiques entre les espèces (Sutcliffe *et al.* 1977, Gulland et Garcia 1984, Kerr et Ryder 1989, Botsford *et al.* 1997). Dans cette optique, Andersen et Ursin (1977) et Cushing (1980) invoquent le rôle potentiel des interactions trophiques dans l'augmentation des captures de certains stocks de gadidés de la Mer du Nord (*e.g.* tacaud norvégien, lançon) concomitante à une réduction de celles des stocks de hareng et de maquereau dans les années cinquante à soixante-dix. De la même manière, Gulland et Garcia (1984) remarquent que l'expansion brutale du baliste dans le Golfe de Guinée a été contemporaine au déclin des captures de sparidés. Hamre (1994) attribue les effondrements successifs des captures de hareng, de capelin et de morue dans la mer de Barents à des effets en cascade, dûs à la pêche, sur les chaînes trophiques de l'écosystème. De nombreux autres exemples, issus de différentes régions mondiales, sont fournis par Hall (1999) qui permettent d'illustrer des changements de composition spécifique dans les captures, imputables à la perturbation des réseaux trophiques marins par la pêche.

En outre, pour quantifier l'importance de ces interactions trophiques, certaines études ont tenté de mesurer les flux d'énergie au sein de l'écosystème. Daan (1973, 1975) a, par exemple, estimé la consommation en biomasse du stock de morue de la mer du Nord à 1 015 000 tonnes pour la période 1967-1970 (dont 359 000 tonnes concernent des populations de poissons exploitées), soit plus de trois fois sa propre biomasse. Sissenwine (1984) a, en outre, estimé que les poissons du banc Georges consommaient de 60 à 90% de leur propre production. Par ailleurs, une analyse des sources de mortalité des poissons dans six écosystèmes marins exploités (courant du Benguela, Banc Georges, Balsfjord, Mer de Bering, Mer du Nord, Mer de Barents) a permis de montrer que la cause principale

de mortalité des poissons adultes est la prédation par les poissons (Bax 1991). Dans ces écosystèmes, la prédation représenterait de 2 à 35 fois la mortalité due à la pêche. Ces chiffres justifient à eux seuls la nécessité de prendre en compte les effets des interactions trophiques dans les modèles de dynamique des populations utilisés pour la gestion des pêcheries.

Dans cette optique, les premières tentatives de prise en compte des effets des interactions interspécifiques en évaluation des pêches datent des années soixante, avec les études de Larkin (1963,1966) et de Riffenburgh (1969). Elles se sont multipliées dans les années quatre-vingt, parallèlement à l'intensification de la pêche et à l'augmentation du nombre d'espèces et de niveaux trophiques exploités (e.g. Mercer 1982, May 1984, Daan et Sissenwine 1989). A l'heure actuelle, la prise en compte des interactions interspécifiques dans la compréhension des dynamiques des populations exploitées s'inscrit dans un courant de recherche plus général relatif à la nécessité d'une gestion écosystémique des pêches². Dans le code international de conduite pour des pêcheries responsables ("International Code of Conduct for Responsible Fisheries") proposé par la FAO ("Food and Agriculture Organisation"), il est d'ailleurs fait explicitement mention de l'objectif de gérer, non pas l'exploitation des stocks, mais celle des assemblages multispécifiques et des écosystèmes (FAO 1995 cité par Garcia *et al.* 1999, FAO 1996 cité par Hall 1999). La gestion monospécifique traditionnelle est ainsi élargie à la considération des effets directs (mortalité par pêche des espèces ciblées, rejets, prises accessoires, impact des engins de pêche sur le milieu physique) et des effets indirects (interactions entre les espèces, effet environnemental des rejets) de la pêche sur l'écosystème dans son ensemble (Botsford *et al.* 1997, Goñi 1998, Hall 1999, Tegner et Dayton 1999)³. Dans ce contexte, deux colloques scientifiques internationaux ont eu lieu au cours des deux dernières années sur le thème des effets écosystémiques de la pêche et des approches écosystémiques pour la gestion des pêches. L'objet de ces colloques, l'un organisé par l'Université d'Anchorage en octobre 1998 et l'autre par l'ICES (International Council for the Exploration of the Sea) et le SCOR (Scientific Committee for Oceanic Research) en mars 1999 à Montpellier, était de fournir une synthèse globale des impacts de la pêche sur les écosystèmes marins, de faire un bilan des méthodes existantes pour

² Le comité scientifique de la Société Américaine d'Ecologie (Ecological Society of America) propose une définition de la gestion écosystémique, qui souligne la nécessaire prise en compte des interactions entre les composantes du système pour atteindre un objectif de soutenabilité de leur exploitation, à travers une gestion adaptative (Christensen *et al.* 1996): "Ecosystem management is management driven by explicit goals, executed by policies, protocols, and practices, and made adaptable by monitoring and research based on our best understanding of the ecological interactions and processes necessary to sustain ecosystem composition, structure and function".

³ Rappelons que la gestion des pêches ne se limite évidemment pas aux aspects strictement bio-écologiques mais comprend des aspects socio-économiques au sens large dont l'importance ne peut être oubliée. Ces aspects sont d'ailleurs explicitement abordés dans le Code de Conduite International pour des Pêcheries Responsables (Garcia *et al.* 1999).

quantifier les effets écosystémiques de la pêche, et de discuter de la manière d'intégrer des objectifs de conservation à la gestion des pêches.

Concrètement, il s'agit donc pour les scientifiques, d'une part, de définir les relations interspécifiques tant sur le plan structurel (*i.e.* qui est relié avec qui?), que sur les plans qualitatif et quantitatif (*i.e.*, la nature et la quantité des échanges) et, d'autre part, d'évaluer leurs effets sur les dynamiques de la ressource et de son exploitation. Réciproquement, il s'agit également de déterminer les effets induits par la pêche sur la structure des communautés exploitées et leurs conséquences en termes de gestion soutenable des pêches. Il y a notamment un besoin pressant de réévaluer les points biologiques de référence des approches traditionnelles monospécifiques en considérant les effets de la pêche sur des propriétés émergentes des écosystèmes, en particulier sur leur stabilité et leur diversité (Murawski 1991).

La présente thèse s'inscrit dans ce contexte de recherche, où la nécessité de définir des objectifs de gestion à l'échelle des écosystèmes et de les articuler entre eux requiert une meilleure compréhension des dynamiques de l'écosystème et de l'organisation de ses composantes. Le premier objectif de cette thèse est donc d'identifier des hypothèses de fonctionnement des réseaux trophiques marins, et de proposer des mécanismes d'interactions entre les espèces. A partir de ces hypothèses, notre deuxième objectif est de développer un modèle dynamique permettant de représenter des populations marines exploitées en interaction, de manière alternative à d'autres modèles multispécifiques existant en halieutique. Il s'agit enfin, d'une part, de tenter d'expliquer à l'aide du modèle certains des traits observés à l'échelle des écosystèmes et de comprendre les mécanismes fondamentaux qui régulent leurs dynamiques, et d'autre part, de tester les effets de la pêche et de certaines mesures de gestion sur la structure des écosystèmes et sur leur exploitation.

Répondre à ces différents objectifs nous a conduit à organiser la thèse en quatre parties.

La première partie de la thèse permet de dresser un état de la recherche sur les théories et les modèles des communautés multispécifiques. Le premier chapitre propose une synthèse des approches multispécifiques développées en halieutique, qui permet d'identifier deux grandes tendances de modélisation. La première regroupe les modèles qui explicitent les dynamiques et les interactions d'un nombre limité d'espèces tandis que la deuxième s'intéresse directement aux comportements et aux propriétés macroscopiques des communautés et des écosystèmes. L'analyse de ces approches permet de définir un certain nombre de critères que devra remplir notre modèle, dans un objectif de complémentarité des approches existantes. En outre, la revue proposée nous amènera naturellement à considérer, de manière théorique, le rôle fonctionnel des espèces et de la biodiversité dans les dynamiques et les propriétés des écosystèmes (chapitre II).

La deuxième partie est dédiée à la présentation de notre démarche de modélisation. Le chapitre III expose l'hypothèse centrale de notre modèle: il s'attache à montrer le rôle structurant de la taille corporelle des poissons dans les interactions trophiques. En effet, la taille corporelle, comme condition principale de la prédation, permettrait de rendre compte notamment des phénomènes de variabilité des régimes alimentaires, d'omnivorie et de cannibalisme observés dans les communautés de poissons piscivores. Le choix de cette hypothèse détermine fortement le choix de la méthode de modélisation. C'est ce que nous tentons de montrer dans le chapitre IV, qui expose les raisons pragmatiques et paradigmatiques du choix d'une modélisation individus-centrée.

Dans la troisième partie, nous présentons le modèle multispécifique OSMOSE (Object-oriented Simulator of Marine ecOSystems Exploitation) dont le développement a constitué une part importante du travail de thèse. L'objectif du modèle est de représenter et d'étudier les dynamiques spatiales, structurées en âge et en taille d'assemblages multispécifiques marins exploités. La structure du modèle ainsi que les processus modélisés sont détaillés dans les chapitres V et VI respectivement. Le chapitre VII aborde la question de la constitution de communautés théoriques (effectifs et paramètres biologiques) pour l'initialisation des simulations réalisées avec OSMOSE. Une analyse statistique des paramètres biologiques issus de la base de données FishBase (Froese et Pauly 1997) permet de reconstituer des communautés théoriques réalistes.

La quatrième partie constitue, en trois volets, l'exploration et l'analyse d'un ensemble de simulations réalisées à l'aide du modèle OSMOSE. Trois caractéristiques du modèle sont explorées: OSMOSE est un modèle d'interactions trophiques (chapitre VIII), un modèle structuré en taille (chapitre IX) et un modèle spatial (chapitre X). Il s'agit, dans un premier temps, d'étudier les dynamiques simulées dans le but de tester la capacité du modèle à reproduire des phénomènes observés à l'échelle des communautés et des écosystèmes. Ainsi, le chapitre VIII compare, dans différentes configurations des communautés et de la pêche, la variabilité des dynamiques spécifiques et écosystémique. Le chapitre IX étudie l'allure du spectre de taille de l'écosystème obtenu à l'aide du modèle et le compare à des observations effectuées dans différents écosystèmes marins ainsi qu'aux résultats issus d'autres modèles multispécifiques. Les résultats obtenus permettent de discuter du mode de fonctionnement des réseaux trophiques marins. Dans un deuxième temps, nous tentons de caractériser les effets de la pêche sur le spectre de taille, l'objectif étant de déterminer si celui-ci peut constituer un bon indicateur de l'état d'exploitation d'un écosystème (chapitre IX). Enfin, nous nous intéressons aux conséquences d'une mesure de gestion de plus en plus préconisée, l'instauration de zones refuges (Plan Development Team 1990, Bohnsack et Ault 1996, Castilla 1999), sur la

préservation des assemblages multispécifiques exploités ainsi que sur le rendement global de pêche (chapitre X).

PREMIERE PARTIE: CONTEXTE

De l'espèce à l'écosystème marin: théories et modèles

INTRODUCTION

Dans cette première partie, une synthèse des approches multispécifiques développées en halieutique est tout d'abord proposée (Chapitre 1). Seules les approches dites multispécifiques au sens strict y seront développées, c'est-à-dire les approches prenant en compte les interactions d'ordre biologique; celles considérant les interactions d'ordre technologique (lorsque plusieurs espèces sont capturées par le même engin de pêche) sont désignées comme étant des approches plurispécifiques (Laurec et le Guen 1981). Cette synthèse tente de faire ressortir, à partir de la diversité des approches existantes, les principales tendances de modélisation dans ce domaine. A travers l'analyse des approches et le développement de quelques exemples d'applications, l'objectif est de déterminer leurs intérêts et leurs limites afin de situer la démarche que nous avons adoptée, montrer dans quelle mesure celle-ci pourra se révéler complémentaire des approches actuelles (cf. Deuxième partie: Démarche). La revue proposée nous amènera également à considérer l'intérêt croissant porté aux approches agrégées au niveau de l'écosystème, avec la nécessaire réflexion autour du rôle fonctionnel des espèces et de la biodiversité pour une meilleure compréhension des dynamiques et des propriétés des écosystèmes. Ce sera l'objet du deuxième chapitre, dans lequel de nombreuses références seront empruntées aux domaines de l'écologie théorique et terrestre.

I - APPROCHES MULTISPECIFIQUES EN HALIEUTIQUE

I.1- Du monospécifique au multispécifique: modélisation explicite des interactions interspécifiques

Nous avons regroupé dans cette première catégorie d'approches les analyses construites à partir de la connaissance des processus monospécifiques pour en déduire les comportements des assemblages multispécifiques. De telles approches dépendent donc moins des observations à l'échelle des communautés que d'observations intensives des stocks individuels.

I.1.1- Modèle multispécifique de Schaefer

Le modèle global de Schaefer (1954) est un modèle simple d'évaluation des stocks marins exploités, encore utilisé actuellement dans le cas de pêcheries tropicales ou thonières (Hilborn et Walters 1992). L'extension de ce modèle au cas multispécifique consiste à coupler des équations monospécifiques de Schaefer en incluant des termes d'interactions spécifiques. Les populations sont considérées réparties de manière homogène dans l'espace, sont non structurées en âge et taille, et leurs dynamiques sont continues dans le temps.

Rappelons en quelques lignes la formulation et les hypothèses sous-jacentes du modèle monospécifique de Schaefer. Soit B la biomasse d'une espèce donnée, F son taux de mortalité par pêche, a et k deux constantes positives. La dynamique de l'espèce considérée est décrite par l'équation logistique suivante:

$$\frac{1}{B} \frac{dB}{dt} = k - aB - F$$

Si $F=0$, *i.e.* pas d'activité de pêche, $B_v = k/a$ est la biomasse vierge à l'équilibre de l'espèce considérée. En présence de pêche, la biomasse à l'équilibre est $B_e = (k - F)/a$.

Soit q la capturabilité de l'espèce et f , l'effort nominal de pêche. Le taux de mortalité par pêche peut être exprimé en fonction de ces deux paramètres:

$$F = qf$$

On obtient donc la production de pêche à l'équilibre Y_e suivante:

$$Y_e = F B_e \Leftrightarrow Y_e = \frac{q}{a} (kf - qf^2)$$

Y_e est donc une fonction parabolique de f et la production maximale à l'équilibre (MSY pour "Maximum Sustainable Yield" dans la terminologie anglo-saxonne) correspond à $B_{MSY} = \frac{1}{2} B_v$.

1.1.1.a- Cas général

Considérons maintenant le cas multispécifique. Soit le cas général où on considère m espèces en interaction. On a alors un système à m équations différentielles de la forme:

$$\frac{1}{B_i} \frac{dB_i}{dt} = k_i - \sum_{j=1}^m a_{ij} B_j - q_i f \quad \text{avec } i = 1 \dots m$$

Ce système a été notamment étudié par Pope (1976) et Kirkwood (1982). Notons que si $a_{ij} = 0$ pour tout $i \neq j$, on a un système de m équations monospécifiques indépendantes de Schaefer.

S'il existe un équilibre à $B_{1e}, B_{2e} \dots B_{me}$ ($B_{ie} \geq 0$) alors:

$$k_i - \sum_{j=1}^m a_{ij} B_{je} - q_i f = 0 \quad i = 1 \dots m$$

Cet ensemble d'équations peut être écrite sous la forme matricielle:

$$K - A \mathbf{B}_e - Q f = 0 \quad (1.1)$$

avec K , \mathbf{B}_e , Q des matrices $(m,1)$ et A une matrice (m,m) .

Le rendement de pêche total du système à l'équilibre Y_e est donc donné par l'équation:

$$Y_e = f Q' \mathbf{B}_e = f Q' A^{-1} K - f^2 Q' A^{-1} Q \quad (1.2)$$

Kirkwood (1982) s'est attaché à montrer dans quelles conditions les deux résultats fondamentaux du modèle monospécifique de Schaefer pouvaient être étendus au cas multispécifique: d'une part, que la production à l'équilibre du système est une fonction parabolique de l'effort de pêche et, d'autre part, que le MSY du système correspond à l'exploitation de la moitié de la biomasse vierge totale.

Pour obtenir l'équation (1.2), l'hypothèse implicite est que l'effort de pêche f est identique pour toutes les espèces exploitées. Dans ce cas, si Q est une matrice constante et si aucun B_i^* est nul, Y_e est une fonction parabolique de f comme dans le cas monospécifique.

La réponse à la question de la validité du concept de MSY dans le cas multispécifique général nécessite le développement des équations précédentes.

De l'équation (1.1), on déduit :

$$f Q' = K' - \mathbf{B}_e' A'$$

D'où l'expression de la production de pêche totale à l'équilibre en fonction des biomasses à l'équilibre des espèces exploitées:

$$Y_e = K' \mathbf{B}_e - \mathbf{B}_e' A' \mathbf{B}_e$$

La dérivée de Y_e en fonction de \mathbf{B}_e est calculée:

$$\frac{\partial Y_e}{\partial \mathbf{B}_e} = K - (A + A') \mathbf{B}_e$$

Le vecteur des biomasses correspondant au maximum de production à l'équilibre est donc:

$$\mathbf{B}_{MSY} = (A + A')^{-1} K$$

Sachant que $\mathbf{B}_v = A^{-1} K$ (équation (1.1)), le MSY total correspondra à l'exploitation de la moitié de la biomasse vierge totale si A est une matrice symétrique.

Concrètement, cette situation correspondrait à un assemblage multispécifique dans lequel les espèces sont indépendantes et/ou reliées entre elles par des relations de mutualisme et/ou de compétition. Les termes d'interaction prédateur-proie sont proches de 0. La matrice suivante est un exemple de configuration de tels systèmes (a , c , et e positifs, et les termes d'interaction b négatif et d positif):

$$\begin{array}{l} \text{espèce 1} \\ \text{espèce 2} \\ \text{espèce 3} \end{array} \begin{pmatrix} a & b & 0 \\ b & c & d \\ 0 & d & e \end{pmatrix}$$

Dans cet exemple, les espèces 1 et 3 sont indépendantes, les espèces 1 et 2 sont compétitrices et les espèces 2 et 3 sont mutualistes. Les conditions d'application du concept de MSY au cas multispécifique sont donc très restrictives. Dans le chapitre I.2.1, nous verrons qu'une analyse globale du système aboutit à des conclusions similaires.

I.1.1.b- Cas bispécifique

Ströbele et Wacker (1991) ont exploré les conséquences théoriques sur les captures de la prise en compte d'interactions dans un système bispécifique. Ils offrent une variété d'extensions au modèle global de Schaefer en considérant un système d'équations bispécifique avec prise en compte possible de différents types d'interactions (prédation, compétition, mutualisme) et testent différents scénarios (pêche sélective, existence d'interactions plus ou moins importantes...).

Soit le système décrivant les dynamiques des biomasses B_1 et B_2 des espèces 1 et 2, respectivement:

$$\begin{cases} \frac{dB_1}{dt} = B_1 (k_1 + a_{11}B_1 + a_{12}B_2 - q_1f) \\ \frac{dB_2}{dt} = B_2 (k_2 + a_{22}B_2 + a_{21}B_1 - q_2f) \end{cases} \quad \text{avec } k_1, k_2 > 0, a_{11} \text{ et } a_{22} < 0$$

A l'équilibre, le système est le suivant:

$$\begin{cases} B_{1e} = \frac{q_1}{a_{11}} f - \frac{k_1}{a_{11}} - \frac{a_{12}}{a_{11}} B_2 \\ B_{2e} = \frac{q_2}{a_{22}} f - \frac{k_2}{a_{22}} - \frac{a_{21}}{a_{22}} B_1 \end{cases}$$

Or, la production totale de pêche pour ce système bispécifique général est:

$$Y_e = f(q_1 B_{1e} + q_2 B_{2e}).$$

D'où, en remplaçant par les expressions de B_{1e} et B_{2e} :

$$Y_e = f \left(-\frac{q_1 k_1 a_{22} + q_2 k_2 a_{11}}{a_{11} a_{22}} - \frac{q_1 a_{12} a_{22} B_{2e} + q_2 a_{21} a_{11} B_{1e}}{a_{11} a_{22}} \right) + f^2 \left(\frac{q_2^2 a_{11} + q_1^2 a_{22}}{a_{11} a_{22}} \right)$$

Les effets des interactions spécifiques sur la production totale de pêche peuvent donc être étudiés à travers le signe du terme $-(q_1 a_{12} a_{22} B_{2e} + q_2 a_{21} a_{11} B_{1e})$.

Dans le cas d'espèces mutualistes, a_{12} et a_{21} sont des constantes positives. La production de pêche théorique obtenue serait alors supérieure à celle d'espèces indépendantes. Si les espèces sont compétitrices, l'effet serait inverse (Figure 1.1).

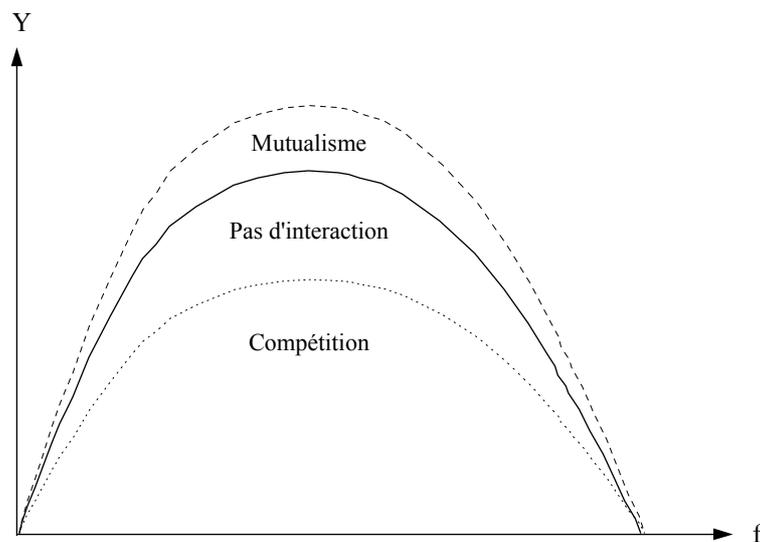


Figure 1.1: Captures totales en fonction de l'effort de pêche pour un système bispécifique (adapté de Ströbele et Wacker 1991).

Dans le cas de relations interspécifiques de prédation,

- Si on considère une pêche sélective de la proie B_1 , l'effet obtenu est similaire au cas de la compétition ($a_{12} < 0$, $q_1 > 0$, $q_2 = 0$). Ce résultat paraît intuitif car la baisse de la biomasse de proies va entraîner celle de la biomasse de prédateurs.
- Si on considère une pêche sélective du prédateur B_2 ($a_{21} > 0$, $q_1 = 0$, $q_2 > 0$), on obtient le même effet que dans le cas du mutualisme.

En résumé, dans le cas d'interactions de mutualisme ou de prédation avec une pêche sélective des espèces proies du système, les auteurs obtiennent un rendement de pêche total supérieur à celui obtenu par une analyse isolée des deux espèces. En revanche, dans le cas d'interactions de compétition ou de prédation avec une pêche sélective de l'espèce proie, ils obtiennent l'effet opposé. L'interprétation d'une exploitation combinée d'un système prédateur-proie est plus complexe et dépend des ratios entre les valeurs des paramètres d'interaction (a_{12} , a_{21}), de capturabilité (q_1 , q_2) et de compétition intraspécifique (a_{11} , a_{22}).

1.1.2- Modèles prédateur-proie de Lotka-Volterra et dérivés

Les équations relatives au modèle global de Schaefer sont spécifiques à l'halieutique. En écologie générale, le cas d'un système dynamique bispécifique prédateur/proie fait l'objet d'une recherche intense depuis les années vingt avec l'étude pionnière de Volterra (1926), initialement développée sur des populations de poissons de la mer Adriatique. Depuis, différentes formulations dérivées du modèle de Lotka-Volterra ont pu voir le jour. Dans cette synthèse, nous mettons momentanément de côté l'intervention de l'activité de pêche dans le système, pour nous focaliser sur les aspects biologiques des dynamiques de populations et de leurs interactions.

1.1.2.a- Modèle de Lotka-Volterra

Le premier modèle de prédation fut proposé indépendamment par deux auteurs: Lotka (1932) et Volterra (1926). Le modèle dit de Lotka-Volterra reçut par la suite des modifications et il est, encore aujourd'hui, à la base de nombreux travaux théoriques et appliqués. N et P désignant respectivement les abondances de proies et de prédateurs, le modèle de Lotka-Volterra est le système à deux équations différentielles suivant:

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= N(r - aP) \\ \frac{dP}{dt} &= P(acN - d) \end{aligned} \quad r, a, c, d > 0$$

où r est le taux de croissance de la population de proies en l'absence de prédateurs, a est le taux d'attaque des prédateurs (ou nombre de proies consommées par prédateur par unité de temps), c est l'efficacité de conversion de la quantité de proies consommées en effectif de prédateurs, et d est le taux de mortalité des prédateurs en l'absence de proies.

En dehors des hypothèses d'homogénéité environnementale, de réduction de la population à une variable d'état non structurée en âge ou en taille, et de monophagie absolue du prédateur, ce modèle classique de prédation repose sur un certain nombre d'hypothèses simplificatrices: les processus de natalité et de mortalité des populations proie et prédateur respectivement, sont exponentiels, et la réponse fonctionnelle du prédateur (terme acN) est une fonction linéaire non limitée du nombre de proies (Czaran 1998).

Rappelons brièvement le comportement de ce système mathématique. Mis à part l'équilibre trivial au point $(N=0, P=0)$, il existe un autre point fixe dans le quadrant positif de l'espace des phases

(Figure 1.2a), de composantes: $N^* = \frac{d}{ac}$, $P^* = \frac{r}{a}$.

L'analyse de stabilité du système par linéarisation au voisinage du point fixe indique que les trajectoires dans le plan de phase sont des orbites fermées. Les populations de prédateurs et proies exhibent des dynamiques périodiques entretenues (Figure 1.2b)

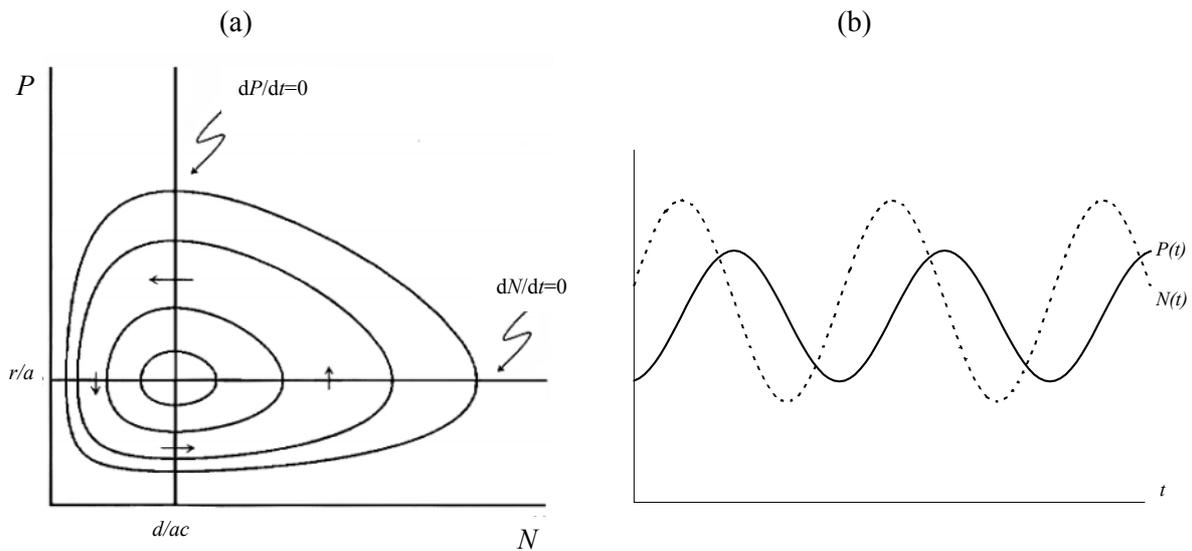


Figure 1.2: Modèle prédateur-proie de Lotka-Volterra (adapté de Czaran 1998). (a): Espace des phases pour différentes conditions initiales. Les flèches indiquent le sens des trajectoires au cours du temps. (b): Exemple de solutions périodiques pour les abondances de la proie $N(t)$ et du prédateur $P(t)$.

I.1.2.b- Formulation générale d'un système prédateur-proie

Depuis le modèle pionnier de Lotka-Volterra, de nombreuses études ont contribué à exprimer de différentes manières les taux de croissance des populations et leurs interactions. Les systèmes prédateur-proie ainsi générés exhibent des dynamiques très variées.

Soit la formulation très générale d'un système prédateur-proie (Yodzis 1994):

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= f(N) - P F(N, P) \\ \frac{dP}{dt} &= P G(N, P) \end{aligned} \quad (1.3)$$

où N et P désignent respectivement les densités de proies et de prédateurs.

Dans un tel système généralisé, trois fonctions sont à spécifier:

- $f(N)$: le taux de croissance de la population proie en l'absence de prédateurs,
- $F(N,P)$: la réponse fonctionnelle du prédateur, *i.e.* le nombre de proies consommées par unité d'espace et de temps par un prédateur,
- $G(N,P)$: la réponse numérique du prédateur décrit la production de prédateurs, *i.e.* le taux de conversion de la proie en prédateur.

Les formes particulières choisies pour ces trois fonctions contiennent une quantité importante d'informations biologiques et sont déterminantes pour la dynamique du système étudié.

1.1.2.c- Modification du taux de croissance de la population proie

L'hypothèse d'une croissance Malthusienne de la population de proies est une hypothèse non réaliste du modèle de Lotka-Volterra. Les modèles subséquents prédateur-proie font plutôt l'hypothèse d'une croissance logistique densité-dépendante (Verhulst 1838):

$$f(N) = r N \left(1 - \frac{N}{K}\right)$$

où $K > 0$ représente la capacité de charge de l'habitat par rapport à la proie (le modèle global de Schaefer est d'ailleurs fondé sur ce modèle logistique de croissance des populations).

1.1.2.d- Différentes formulations de la réponse fonctionnelle du prédateur

Les différentes expressions relatives à la réponse fonctionnelle du prédateur sont listées dans le Tableau 1.1. Un aspect biologique important de ces systèmes dynamiques est la manière dont les prédateurs interagissent entre eux. La situation nommée "laissez-faire" par Caughley et Lawton (1976, cité par Yodzis 1994) correspond à des prédateurs n'interférant pas entre eux dans leurs activités d'alimentation. Dans un tel système, ni la réponse fonctionnelle, ni la réponse numérique du prédateur ne dépend de la densité des prédateurs. Elles sont uniquement fonction de la densité des proies N .

Les réponses fonctionnelles de Holling (1959) font partie de cette catégorie. Selon Holling, l'alimentation est composée de deux types d'activité: la recherche de proies et leur capture. L'auteur suppose (i) que le temps total dédié à l'alimentation est la somme du temps de recherche et du temps de capture, et (ii) que le temps de capture de chaque proie t_h est une constante. Soit a le taux d'attaque ou le nombre de proies consommées par prédateur et par unité de temps de recherche. On peut écrire:

$$F = \frac{\text{Nombre de proies consommées par prédateur}}{\text{Temps total d'alimentation}} = \frac{a t_r}{t_r + a t_r t_h}$$

où t_r est le temps de recherche des proies.

La réponse fonctionnelle du prédateur, *i.e.* le nombre de proies consommées par prédateur et par unité de temps, peut donc finalement être exprimée sous la forme suivante (Yodzis 1994, Begon *et al.* 1996):

$$F = \frac{a}{1 + a t_h}$$

Tableau 1.1: Synthèse de différentes formulations de la réponse fonctionnelle du prédateur. La réponse fonctionnelle est fonction du taux d'attaque des proies par les prédateurs: $F = a/(a+t_h)$. La constante t_h correspond au temps de capture de la proie. Tous les paramètres utilisés dans ce tableau sont positifs.

Hypothèses	Taux d'attaque	Réponse fonctionnelle	Références
Pas d'interaction entre les prédateurs (« laisser-faire »)	$a = b N$	$F = \frac{b N}{1 + b t_h N}$	type II, Holling 1959
	$a = b N^2$	$F = \frac{b N^2}{1 + b t_h N^2}$	type III, Holling 1959
Interférence entre les prédateurs	$a = \frac{Q N^n}{P^m}$	$F = \frac{t_h^{-1} N^n}{(Q t_h)^{-1} P^m + N^n}$	Hassel et Varley 1969
	$a = Q \left(\frac{N}{P_0 + P} \right)$	$F = \frac{t_h^{-1} N}{(Q t_h)^{-1} (P_0 + P) + N}$	De Angelis <i>et al.</i> 1975
	$a = Q \left(\frac{N}{N + P} \right)$	$F = \frac{Q (1 + t_h)^{-1} N}{(1 + t_h)^{-1} P + N}$	Getz 1984
Interférence et ratio-dépendance	$a = Q \left(\frac{N}{P} \right)$	$F = \frac{Q N}{P + Q t_h N}$	Arditi et Ginzburg 1989

L'hypothèse la plus simple pour la formulation du taux d'attaque des proies, et qui correspond à la réponse fonctionnelle de type II de Holling, est une simple proportionnalité avec le nombre de proies présentes dans le milieu (Begon *et al.* 1996, Figure 1.3b): $a = bN$, avec b une constante positive. La réponse fonctionnelle de type III tend à représenter le fait que les prédateurs sont moins efficaces dans la capture des proies lorsque celles-ci sont en faible effectif (Yodzis 1994, Figure 1.3c).

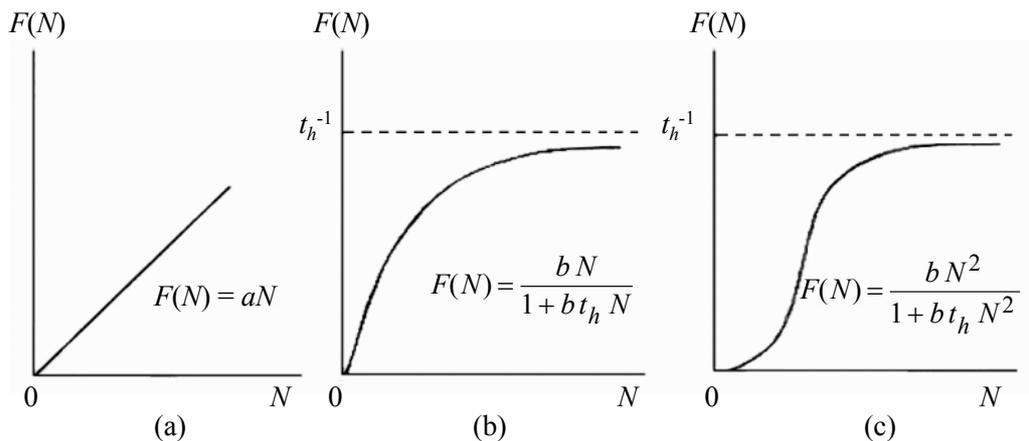


Figure 1.3: Exemples de réponse fonctionnelle des prédateurs dans la situation "laissez-faire" (Caughley et Lawton 1976): pas d'interférence entre les prédateurs. (a) type Lotka-Volterra, (b) type II Holling, (c) type III Holling (adapté de Murray 1989).

Un système prédateur-proie, incluant une croissance densité-dépendante de la proie et une réponse fonctionnelle de type II de Holling, peut exhiber des dynamiques très variées selon l'efficacité de capture des prédateurs (Figure 1.4).

Une deuxième famille de modèles suppose l'existence d'une interférence entre les prédateurs, telle que la compétition trophique, la compétition reproductive (recherche de reproducteurs, de sites de ponte), la transmission de maladies, le cannibalisme, l'émigration densité-dépendante, le comportement territorial (Yodzis 1994).

Dans cette catégorie, la réponse fonctionnelle la plus fréquemment utilisée est peut-être celle de Hassel et Varley (1969). Elle implique que le taux d'attaque décroît lorsque P augmente et que pour une densité donnée de proies N , plus le nombre de prédateurs P est élevé, plus le taux de consommation F par prédateur est faible (Tableau 1.1). Cette formulation très générale de réponse fonctionnelle avec interférence permet son application à un grand nombre de systèmes prédateur-proie. Mais le comportement du système devient pathologique dans un cas précis: lorsque $P \rightarrow 0$, le taux d'attaque a tend vers ∞ . Cette pathologie est également présente dans la formulation ratio-dépendante de la réponse fonctionnelle (Tableau 1.1). La formule de De Angelis *et al.* (1975) permet de s'abstraire de cette limite d'application, et peut être assimilée à la formule de Hassel et Varley quand P est élevé (Tableau 1.1). Proposée initialement par Arditi et Ginzburg (1989), la ratio-dépendance fait appel à l'idée intuitive que le taux de consommation décroît proportionnellement avec l'abondance des prédateurs, le partage d'une même ressource devant se faire en un plus grand nombre de consommateurs.

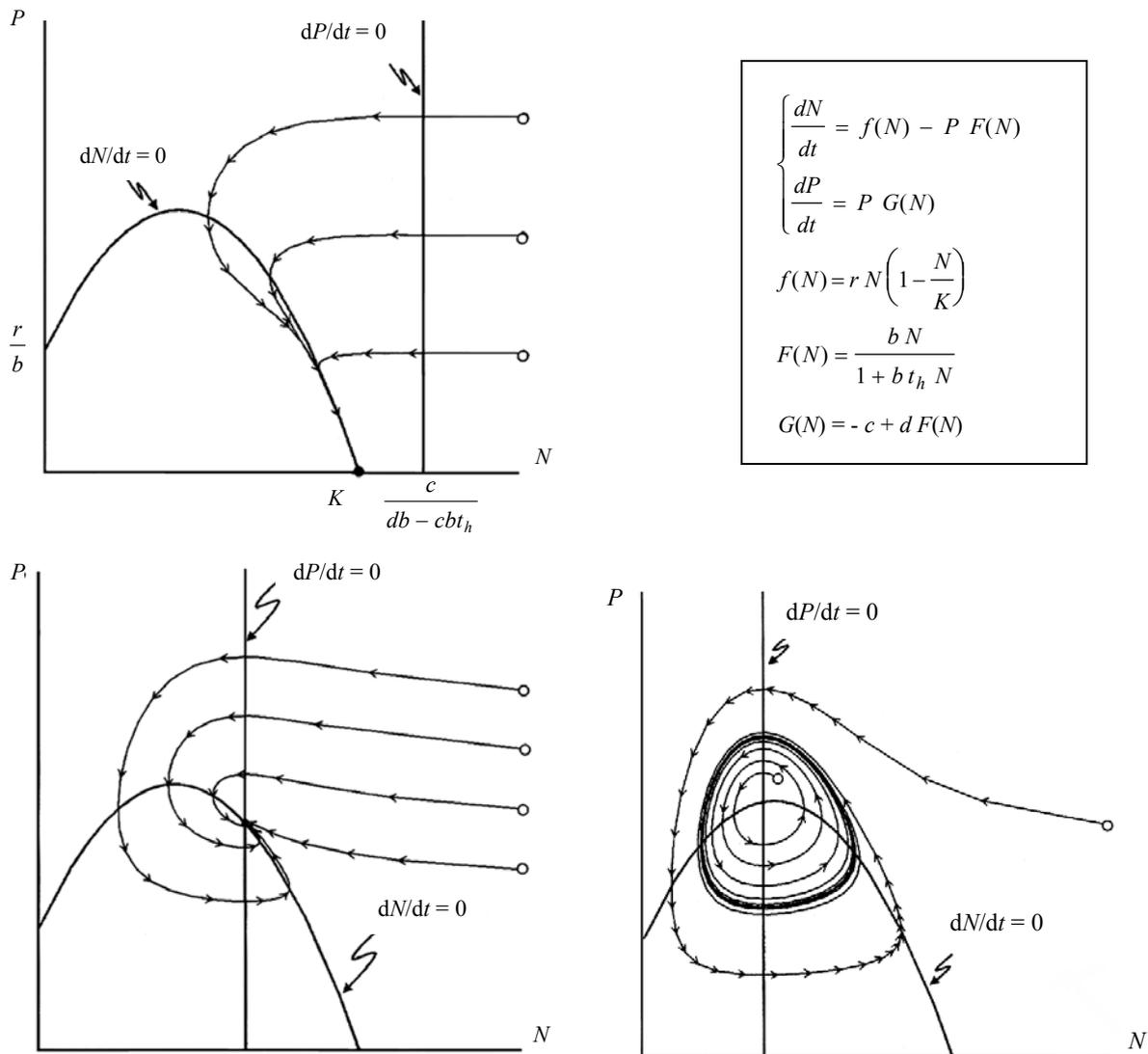


Figure 1.4: Propriétés de stabilité d'un modèle prédateur-proie incluant une croissance densité-dépendante de la proie et une réponse fonctionnelle de type II de Holling (adapté de Czarán 1998). Les effets des interactions sur la dynamique du système dépendent de l'efficacité de capture des proies par leurs prédateurs. (a) Point fixe stable avec extinction du prédateur, (b) coexistence stable des deux espèces, et (c) Cycle limite stable.

1.1.2.e- Différentes formulations de la réponse numérique du prédateur

La réponse numérique la plus courante correspondant aux systèmes "laissez-faire" (Tableau 1.2) représente un équilibre entre les gains de la population prédatrice (terme $dF(N)$ proportionnel à la quantité de proies consommées par prédateur), et ses pertes (terme $-c$).

Il existe une plus grande variété d'approches lorsqu'une interférence entre les prédateurs est prise en compte. L'effet de l'interférence peut porter sur le taux de consommation de chaque prédateur (*i.e.* la réponse fonctionnelle) ou sur le taux de croissance de la population de prédateurs (Tableau 1.2).

De structure très différente, la réponse numérique de Leslie (1948) repose sur l'idée que la population prédatrice croît de manière logistique, avec une capacité de charge hN proportionnelle à l'abondance de proies. Un problème associé à cette formulation est que la capacité de charge des prédateurs est nulle lorsque l'abondance des proies est également nulle. Or il existe un coût de maintenance d'un organisme, et en conséquence la capacité de charge de la population prédatrice devrait être nulle lorsque la population proie atteint un seuil fini positif (Yodzis 1994). A faible densité de proies, le modèle de Hassel-Varley présente la même pathologie, *i.e.* les prédateurs sont très résistants au manque de nourriture.

Tableau 1.2: Synthèse de différentes formulations de la réponse numérique du prédateur (Yodzis 1994). Les paramètres c , d , e , g et h sont positifs.

Hypothèses	Réponse numérique
« laissez-faire »	$G = -c + d F(N)$
Interférence entre les prédateurs sur le taux de consommation	$G = -c + d F(N,P)$
Interférence entre les prédateurs sur le taux de croissance	$G = -c + d F(N) - e P^s$
Réponse numérique de Leslie (1948)	$G = g(1 - \frac{P}{hN})$

1.1.2.f- Quelques exemples

Les applications de ces modèles mathématiques prédateurs-proies en halieutique sont moins nombreuses qu'en écologie terrestre. Parmi ces applications halieutiques, nous ne détaillerons que l'étude réalisée par May *et al.* (1979) sur des assemblages multispécifiques de l'océan Antarctique. D'autres travaux ne seront qu'évoqués.

Pour décrire la dynamique des populations marines, May *et al.* (1979), et par la suite Beddington et May (1980) et Flaaten (1988), ont utilisé le modèle prédateur-proie de Leslie et Gower (1960 cités dans Renshaw 1991) qui consiste en une combinaison d'une réponse fonctionnelle linéaire de type Lotka-Volterra et d'une réponse numérique de Leslie. May *et al.* étudient le comportement de trois systèmes trophiques : un système prédateur-proie classique, un deuxième comportant une proie et deux prédateurs et un dernier comportant trois niveaux trophiques de prédation.

Soit N_1 , l'abondance de la population de krill (la proie) et N_2 , l'abondance de la population de baleines (le prédateur). Les dynamiques des deux populations sont décrites par le système suivant (voir Tableau 1.1 et Tableau 1.2):

$$\begin{aligned}\frac{dN_1}{dt} &= r_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K}\right) - a N_1 N_2 \\ \frac{dN_2}{dt} &= g N_2 \left(1 - \frac{N_2}{h N_1}\right)\end{aligned}$$

La population de krill est supposée être exploitée à un taux $r_1 F_1$, tel que F_1 représente un multiplicateur d'effort de pêche égal à 1 lorsque le taux de mortalité par pêche est équivalent au taux de croissance intrinsèque de la population proie r_1 . Alors, la production de pêche correspondante est $Y_1 = r_1 F_1 N_1$. En adoptant le même raisonnement pour l'espèce prédatrice et en transformant les équations précédentes, on obtient le système prédateur-proie exploité suivant:

$$\begin{aligned}\frac{dX_1}{dt} &= r_1 X_1 (1 - F_1 - X_1 - \nu X_2) \\ \frac{dX_2}{dt} &= r_2 X_2 \left(1 - F_2 - \frac{X_2}{X_1}\right)\end{aligned}$$

où $X_1 = N_1/K$, $X_2 = N_2/(h N_1)$ et $\nu = a h K / r_1$.

Si $F_2 > 1$, la population de baleines disparaît et si $F_1 > 1$, le système entier disparaît.

Si F_1 et F_2 sont inférieurs à 1, il existe un équilibre unique au point:

$$\begin{aligned}X_1^* &= \frac{1 - F_1}{1 + \nu(1 - F_2)} \\ X_2^* &= \frac{(1 - F_1)(1 - F_2)}{1 + \nu(1 - F_2)}\end{aligned}$$

D'où les productions de pêche à l'équilibre des deux espèces:

$$\begin{aligned}Y_1^* &= \frac{r_1 K F_1 (1 - F_1)}{1 + \nu(1 - F_2)} \\ Y_2^* &= \frac{h r_2 K F_2 (1 - F_1)(1 - F_2)}{1 + \nu(1 - F_2)}\end{aligned}$$

Ces équations montrent qu'à l'équilibre, la présence de baleines prédatrices a pour effet trivial de diminuer la production de pêche et l'effectif à l'équilibre du krill. Elles montrent également que la production et l'effectif de la population de baleines décroît linéairement avec l'effort de pêche dirigé sur le krill F_1 . Plus intéressante est la relation entre le rendement de pêche Y_2^* et l'effort de pêche dirigé sur les baleines F_2 (Figure 1.5).

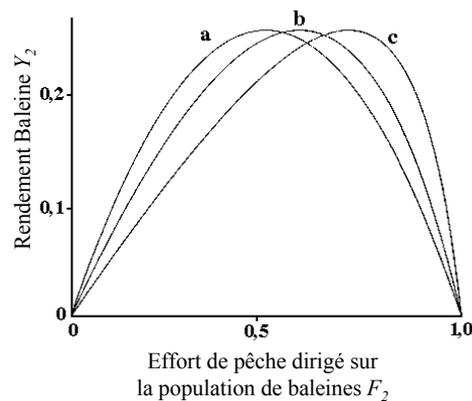


Figure 1.5: Rendement de pêche des baleines, Y_2 , en fonction de l'effort de pêche F_2 pour trois valeurs du paramètre ν , caractérisant l'intensité de prédation sur le krill dans le modèle modifié de Leslie. (a) $\nu=0$ (équation logistique monospécifique), (b) $\nu=1$, (c) $\nu=5$ (repris de May et al. 1979).

Lorsque l'exploitation des baleines augmente, l'abondance du krill augmente ce qui a pour effet d'augmenter le taux de croissance des baleines restantes. Ainsi, avec $\nu=1$ par exemple (qui correspond à l'exploitation de la moitié de la biomasse vierge du krill), le MSY (Maximum Sustainable Yield ou $Y_2^*_{\max}$) est obtenu pour $F_2=0.59$ alors que dans le cas monospécifique ($\nu=0$), l'effort de pêche correspondant est de 0.5.

Concernant la population de krill, pour F_2 fixé, le MSY est obtenu pour $F_1=0.5$. Ce seuil augmente en fonction de F_2 , avec un maximum atteint lorsque $F_2=1$, correspondant à l'extinction des baleines.

Cette analyse purement théorique et didactique, peut être compliquée par l'ajout, dans le système, d'un prédateur du krill, et donc d'un compétiteur de la baleine. Un niveau trophique supplémentaire peut également être pris en compte. Soit le cas d'un système à trois espèces: une espèce de mammifère marin qui se nourrit de céphalopodes, eux-mêmes se nourrissant de krill. Dans ce cas, sur la base des équations développées précédemment, le MSY pour la baleine en prenant en compte une pression de prédation sur les céphalopodes est obtenu pour une plus forte valeur d'effort de pêche que celle correspondant au cas monospécifique. Ce résultat est similaire au cas bispécifique. En revanche, la relation entre la production de krill et la mortalité par pêche des baleines est inverse à celle obtenue dans le cas bispécifique.

Une des conclusions de l'étude est donc que dans différentes configurations multispécifiques, la seule généralisation possible est que le concept de MSY peut être appliqué aux niveaux trophiques supérieurs. Pour ces derniers, le MSY est atteint pour une valeur d'effort supérieure à celle correspondant à la moitié de la biomasse vierge.

Brauer et Soudack (1979) ont également étudié le comportement d'un système prédateur-proie exploité en développant une méthode théorique de détermination du domaine de stabilité asymptotique du système, *i.e.* l'ensemble des valeurs initiales pour lesquelles les solutions tendent vers un équilibre stable asymptotique ou vers un cycle limite stable. Les simulations effectuées, sur un système incluant une réponse fonctionnelle de type Lotka-Volterra et une réponse numérique de Holling de type II, indiquent que les changements de valeurs de paramètres peuvent produire des changements radicaux dans le comportement qualitatif du système.

Un certain nombre de travaux ont par ailleurs été dédiés à l'étude de l'optimisation de l'exploitation de systèmes bispécifiques incluant des interactions de prédation (Mesterton-Gibbons 1988, Ragozin et Brown 1985, Wilen et Brown 1986) ou de compétition (Chaudhuri 1986, Chaudhuri 1988, Mesterton-Gibbons 1996). Pour un système prédateur-proie exploité, caractérisé par des réponses fonctionnelle et numérique linéaires des abondances des deux espèces, Mesterton-Gibbons (1988) établit que le point d'équilibre optimal dans le plan de phase des abondances des deux espèces doit être un point selle. Dans le cas d'un système constitué de deux espèces compétitrices à croissance logistique, l'étude de Mesterton-Gibbons (1996) révèle que l'optimisation de l'exploitation des deux espèces, à effort de pêche constant, peut mener à l'extinction d'une des deux espèces, celle pour laquelle la capturabilité est la plus importante.

En marge des applications portant sur les populations marines exploitées, nous évoquons le travail de Michalski et Arditi (1995a-b), qui nous a semblé constituer une approche intéressante de la structure de réseaux trophiques complexes. Michalski et Arditi ont proposé une généralisation à plusieurs espèces du modèle prédateur-proie incluant une réponse fonctionnelle de type II et une réponse numérique avec interférence sur le taux de consommation (Tableau 1.1 et Tableau 1.2):

$$\frac{dX_i}{dt} = f_i(X) + \frac{A_i \sum_{k \in R(i)} e_{ki} X_k^{r(i)}}{X_i + \sum_{k \in R(i)} B_{ki} X_k^{r(i)}} X_i - \sum_{j \in C(i)} \frac{A_j \sum_{k \in R(j)} e_{kj} X_k^{r(j)}}{X_j + \sum_{k \in R(j)} B_{kj} X_k^{r(j)}} - \mu_i X_i$$

où A_i , B_{ki} , e_{ki} , μ_i sont des paramètres constants positifs, $R(i)$ est l'ensemble des ressources de l'espèce i , $C(i)$ est l'ensemble des consommateurs de l'espèce i et $f_i(X)$ est le taux de croissance de l'espèce X_i en l'absence de prédateurs. Pour les espèces qui ne sont pas à la base du réseau trophique, $f_i(X)$ est nul.

Deux variables auxiliaires sont utilisées:

$$X_i^{r(j)} = \frac{\beta_{ij} X_j^{c(i)}}{\sum_{k \in C(i)} \beta_{ik} X_k^{c(i)}} X_i$$

$$X_j^{c(i)} = \frac{h_{ij} X_i^{r(j)}}{\sum_{k \in R(j)} h_{kj} X_k^{r(j)}} X_j$$

où h_{ij} est la préférence relative du consommateur X_j pour la ressource X_i (entre autres espèces proies) et β_{ij} est l'efficacité de compétition relative du consommateur X_j (entre autres consommateurs) pour la ressource X_i .

Pour des valeurs arbitraires de paramètres, les auteurs ont appliqué ce modèle à un système théorique comprenant 11 espèces (Michalski et Arditi 1995a). A l'équilibre, seuls certains liens persistent (Figure 1.6a). En faisant varier de 60% les valeurs de h_{ij} et β_{ij} , la structure effective du réseau trophique change radicalement (Figure 1.6b-f).

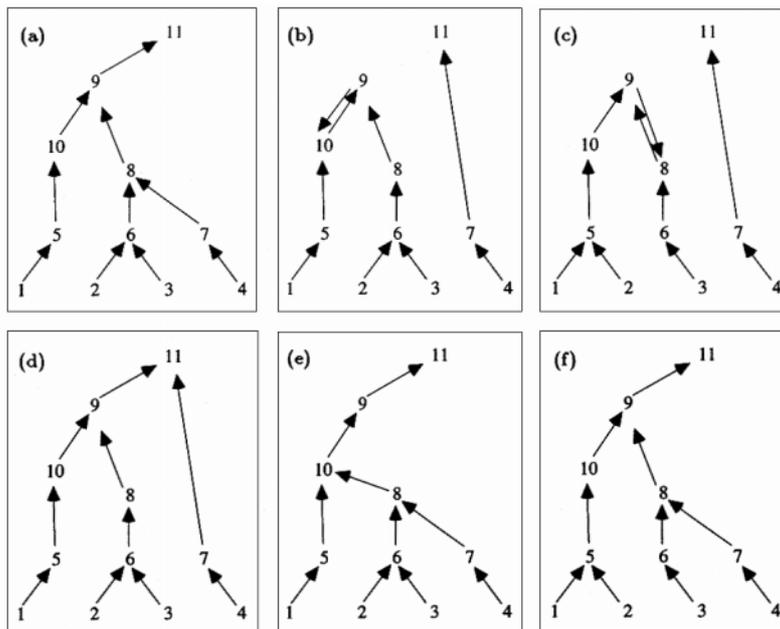


Figure 1.6: Réalisations à l'équilibre d'un réseau trophique à 11 espèces, modélisé par des couplages d'équations incluant une croissance logistique pour les espèces à la base du réseau (espèces 1 à 4), une réponse fonctionnelle de type II et une réponse numérique avec interférence des prédateurs sur le taux de consommation. Les différentes structures trophiques sont obtenues à partir de différentes valeurs des paramètres de préférence alimentaire h_{ij} , et d'efficacité de compétition β_{ij} (voir texte). Les flèches indiquent la présence de liens interspécifiques effectifs (repris de Michalski et Arditi 1995a).

En perturbant le système à l'équilibre (en faisant varier l'abondance d'une espèce par exemple), les mêmes auteurs (1995b) montrent que le modèle multispécifique présenté aboutit à des systèmes riches en liens interspécifiques lorsqu'ils se situent loin de l'équilibre et pauvres en liens lorsqu'ils s'en approchent. Ouvrant des perspectives écologiques intéressantes, une des conséquences de ces résultats est que la structure des réseaux trophiques peut être amenée à varier dans le temps, consécutivement aux variations saisonnières d'abondances spécifiques ainsi que des paramètres d'efficacité de compétition et de préférence alimentaire. La difficulté réside ensuite dans la détermination de la variation temporelle des valeurs de ces mêmes paramètres, *i.e.* dans l'application de ce type de modèle aux systèmes réels.

Une première conclusion que l'on peut souligner pour ces modèles prédateur-proie est qu'ils sont des outils précieux pour explorer la complexité des comportements des populations en interaction. Le mérite des études citées est de montrer l'extrême sensibilité des modèles aux paramètres initiaux et à la formulation des réponses fonctionnelle et numérique des prédateurs, leurs aptitudes à présenter une grande variété de comportements, de la dynamique périodique à la coexistence stable de deux espèces par exemple. Une grande prudence est donc nécessaire pour interpréter les résultats que ces modèles produisent. En effet, les divergences des résultats obtenus pour différentes configurations des systèmes multispécifiques peuvent avoir plusieurs origines: la valeur des paramètres choisis, les conditions initiales et plus important encore la structure même du modèle comme nous le verrons par la suite. La synthèse ou la généralisation n'est guère possible, les résultats, ne serait-ce que qualitatifs, étant très contrastés. Les études menées demeurent en conséquence difficilement applicables, du point de vue pratique de la prise de décision en gestion des pêcheries.

Nous avons évoqué les différentes formulations possibles des réponses fonctionnelle et numérique des prédateurs. Ce point est crucial et fait l'objet de nombreux débats dans ce domaine de modélisation.

Nous citerons par exemple la critique du modèle de Leslie par Yodzis (1994), mettant alors en défaut la célèbre étude de May *et al.* (1979) sur des populations de l'océan Antarctique. Selon Yodzis, la combinaison de la réponse numérique de Leslie à une réponse fonctionnelle de type "laissez-faire" (type II) relève d'un paradoxe biologique invalidant la structure du modèle: en effet, dans ce cas précis, l'interférence des prédateurs est très fortement liée aux proies disponibles (réponse numérique) et pourtant les prédateurs n'ont pas d'influence entre eux pour leur taux de consommation de proies (réponse fonctionnelle). Yodzis montre de plus que le choix du modèle de Leslie conditionne les résultats obtenus par May *et al.* (1979) et Flaaten (1988), ce dernier auteur préconisant l'intense réduction des stocks de mammifères marins afin d'augmenter la production de pêche des ressources de

poissons d'intérêt commercial. Le prédateur correspondant au modèle de Leslie aurait un impact plus important sur la relation production-effort de pêche que dans un modèle de type "laissez-faire".

Rappelons également les comportements pathologiques liés aux modèles de Leslie, de Hassel-Varley, ou de Arditi-Ginzburg lorsque la densité des proies est faible. Le débat peut-être le plus d'actualité porte sur le choix d'une réponse fonctionnelle proie-dépendante versus ratio-dépendante. Les défenseurs de la ratio-dépendance s'attachent à montrer que cette formulation rend mieux compte de certains comportements des écosystèmes naturels (Ginzburg et Akçakaya 1992, Akçakaya *et al.* 1995, McCarthy *et al.* 1995). Ginzburg et Akçakaya (1992) montrent par exemple des différences marquées entre des modèles proies- ou ratio-dépendants dans la réponse en abondance de chaînes trophiques suite à une augmentation de la production primaire du système. Dans le modèle ratio-dépendant, tous les niveaux trophiques répondent de manière proportionnelle à l'augmentation tandis que dans les modèles proies-dépendants, les réponses diffèrent selon le niveau trophique considéré et le nombre de niveaux trophiques du système. Les abondances à l'équilibre des deuxième et dernier niveaux trophiques demeurent constantes, tandis que celles de certains niveaux trophiques bas peuvent diminuer. L'analyse de données de chaînes trophiques lacustres effectuée par les mêmes auteurs suggère que les écosystèmes naturels seraient plus proches de la ratio-dépendance.

1.1.2- La MSVPA ou l'analyse multispécifique des cohortes

L'analyse des cohortes monospécifique (Gulland 1965) ou VPA ("Virtual Population Analysis"), est à l'heure actuelle la méthode la plus fréquemment utilisée en évaluation des stocks lorsque des données historiques de captures par âge sont disponibles (Hilborn et Walters 1992). Elle permet en effet d'estimer, pour un stock donné les matrices des effectifs N et de coefficients instantanés de mortalité par pêche F par âge a pour chaque année t passée, à partir, d'une part de la matrice de coefficients instantanés de mortalité naturelle M et, d'autre part, d'une matrice de captures passées C par âge et par pas de temps (Figure 1.7).

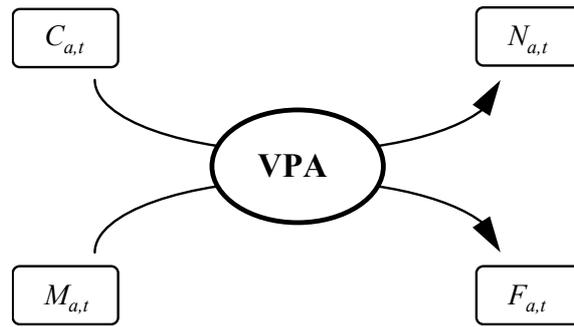


Figure 1.7: principe schématique de l'analyse des cohortes. $C_{a,t}$, $N_{a,t}$, $M_{a,t}$, $F_{a,t}$ représentent respectivement pour le groupe d'âge a et au temps t , les captures, l'effectif, les taux de mortalité naturelle et par pêche.

Par définition, une cohorte est constituée de l'ensemble des individus nés à l'issue d'une même saison de reproduction, une année donnée (Laurec et Le Guen 1981). Chaque individu pêché appartient donc à la cohorte de son année de naissance, les groupes d'âges étant en général définis de façon conventionnelle par rapport à l'année légale. La population est structurée en âge et l'évolution démographique d'une cohorte, représentée à chaque instant t par l'ensemble des poissons d'âge a , $N_{a,t}$, est fonction du recrutement, de l'âge a et du taux de mortalité totale $Z_{a,t}$ (Laurec et Le Guen 1981). Elle s'exprime sous la forme d'une équation de conservation :

$$\frac{dN_{a,t}}{dt} = -Z_{a,t} N_{a,t} \quad (1.4)$$

où $Z_{a,t} = F_{a,t} + M_{a,t}$.

En faisant l'hypothèse que les taux de mortalité $M_{a,t}$ et $F_{a,t}$ (naturelle et par pêche) affectant une cohorte donnée sont constants au cours de l'intervalle de temps considéré (en l'occurrence, l'année), l'équation (1.4) précédente est discrétisable par intégration sur l'intervalle de temps. On obtient alors l'équation de survie de la cohorte :

$$N_{a+1,t+1} = N_{a,t} e^{-(F_{a,t} + M_{a,t})} \quad (1.5)$$

L'analyse des cohortes repose fondamentalement sur l'utilisation de l'ensemble des captures subies par une cohorte donnée pour remonter à son abondance initiale (Laurec 1993). L'équation des captures, en fonction de l'effectif du stock et de l'intensité de pêche, est utilisée :

$$C_{a,t} = \frac{N_{a,t} F_{a,t}}{M_{a,t} + F_{a,t}} (1 - e^{-(F_{a,t} + M_{a,t})}) \quad (3)$$

Etant donné la valeur des effectifs d'un groupe d'âge (on utilise en général le recrutement ou la mortalité par pêche à l'âge terminal), il est dès lors possible, pour chaque cohorte considérée isolément, de déduire de la connaissance des captures passées par groupe d'âge $C_{a,t}$ et des mortalités

naturelles par âge $M_{a,t}$, les effectifs passés du stock par âge $N_{a,t}$ et les coefficients de mortalité par pêche par âge $F_{a,t}$ (Figure 1.8). On reconstitue ainsi, à partir du nombre des captures et de la mortalité naturelle, l'histoire de la cohorte, c'est à dire l'évolution de ses effectifs en fonction de l'âge.

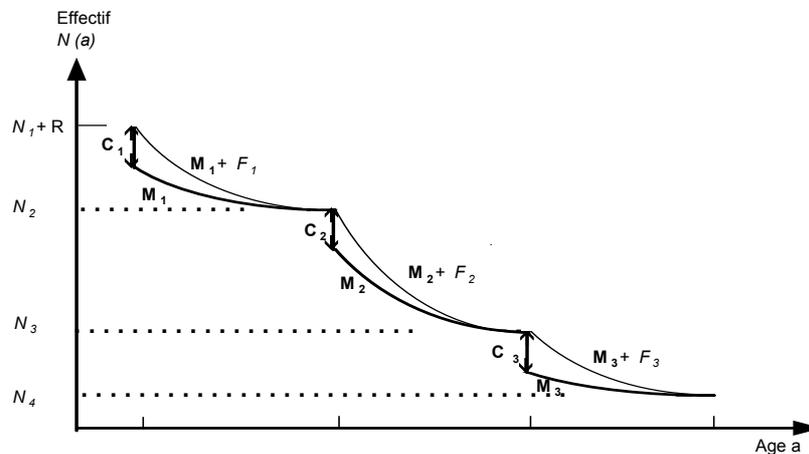


Figure 1.8: Principe de l'analyse des cohortes; reconstitution de la série historique des effectifs et mortalités par pêche (d'après Gascuel, 1993). R représente le niveau de recrutement.

Une des hypothèses de l'analyse des cohortes monospécifique est que le taux de mortalité naturelle M est connu pour chaque âge. Traditionnellement et en pratique, M est supposé constant sur tous les âges. Pour beaucoup de stocks de milieu tempéré, une valeur plus ou moins arbitraire de 0.2 est adoptée. Or, la mortalité naturelle varie avec l'âge des poissons: les jeunes poissons sont davantage soumis à la prédation que les poissons plus âgés et plus grands (Stokes 1992). Des études de sensibilité de la VPA ont par ailleurs montré que des erreurs d'estimation de la mortalité naturelle pouvaient induire des écarts importants dans les diagnostics effectués (Hilden 1988, Lapointe *et al.* 1989). Le principe de base de l'extension de l'analyse des cohortes à l'analyse multispécifique est donc de mieux estimer ce taux de mortalité naturelle en prenant en compte les relations de prédation entre les espèces.

Les fondements de l'analyse des cohortes multispécifique ont été établis et appliqués par Andersen et Ursin (1977), Pope (1979) et Helgason et Gislason (1979) sur l'écosystème de la mer du Nord. D'autres études sur le même écosystème ont fait suite à leurs travaux (*e.g.* Pope et Knights 1982, Ursin 1982, Pope 1989, Sparholt 1990). L'approche multispécifique repose sur les équations de survie et de capture précédemment citées en divisant le taux de mortalité naturelle $M_{i,a}$ de la cohorte d'âge a de l'espèce i , en deux composantes: $P_{i,a}$ le taux de mortalité pour le groupe d'âge a de l'espèce i dû à la prédation par les autres espèces incluses dans le modèle et $D_{i,a}$ le taux de mortalité résiduel dû à d'autres causes naturelles. Il s'agit alors d'estimer les taux de mortalité par prédation des groupes d'âge des espèces exploitées, en supposant que ces paramètres sont constants d'une année sur l'autre. Pour ce

faire, la nourriture de chaque classe d'âge est partitionnée entre les différentes proies potentielles. Soit ϕ^{ia} la biomasse de nourriture disponible en moyenne sur une année pour la classe ia (espèce i , classe d'âge a). Par extension, ϕ_{jb}^{ia} est la biomasse de la classe jb (espèce j , classe d'âge b) disponible en moyenne pour la classe ia . La biomasse de poissons de la classe jb consommée en moyenne sur une année par ia peut s'exprimer comme suit:

$$\frac{\phi_{jb}^{ia}}{\phi^{ia}} R_{ia} N_{ia}$$

où N_{ia} est l'effectif de la classe ia et R_{ia} son taux de consommation supposé dépendre linéairement d'une fonction puissance du poids moyen des poissons de la classe ia .

La biomasse totale de poissons de la classe jb consommée pendant une année est donc:

$$\sum_{i=1}^s \sum_{a=0}^{A_i} \frac{\phi_{jb}^{ia}}{\phi^{ia}} R_{ia} N_{ia}$$

où s est le nombre d'espèces considérées dans le modèle, et A_i est l'âge maximal atteint par l'espèce i . D'où peut être déduite l'expression du taux de mortalité annuelle par prédation de la classe jb :

$$P_{jb} = \frac{1}{B_{jb}} \sum_{i=1}^s \sum_{a=0}^{A_i} \frac{\phi_{jb}^{ia}}{\phi^{ia}} R_{ia} N_{ia}$$

où B_{jb} représente la biomasse totale de la classe jb . La nourriture disponible pour un prédateur ϕ_{ia} n'est qu'une fraction de la biomasse de nourriture potentielle. Il a donc été introduit un coefficient G_{jb}^{ia} compris entre 0 et 1 exprimant l'adéquation de la classe jb comme proie de la classe ia :

$$\phi_{jb}^{ia} = G_{jb}^{ia} B_{jb}$$

où G_{jb}^{ia} est le produit de trois coefficients compris entre 0 et 1: l'adéquation en taille de la proie, le recouvrement des classes dans le temps et l'espace et finalement la probabilité de rencontre liée aux comportements respectifs du prédateur et de sa proie potentielle. Les coefficients G représentent un résumé substantiel de la connaissance de la biologie d'étapes variées du cycle de vie des espèces, leur distribution spatiale, leurs comportements, et leurs habitudes alimentaires (Ursin 1982).

Andersen et Ursin (1977), Pope (1979), et Helgason et Gislason (1979) ont utilisé ces principes de partition multispécifique de la matrice de mortalité par prédation. Quelques différences d'approches les différencient cependant.

Pope (1979) a utilisé son propre modèle monospécifique d'analyse des cohortes (Pope 1972) qui consiste en une approximation de l'équation de survie telle que:

$$N_{a,t} = N_{a+1,t+1} e^{M_{a,t}} + C_{a,t} e^{M_{a,t}/2}$$

Cette approximation suppose que toutes les captures ont lieu instantanément au milieu du pas de temps t . En outre, pour chaque prédateur, Pope (1979) suppose que la fraction de son alimentation provenant d'espèces non représentées dans le modèle est fixe. Le reste est partitionné sur les espèces proies du modèle. Des difficultés surviennent quand la biomasse d'espèces servant majoritairement de proies est sensiblement diminuée par la pêche. En effet, les prédateurs continuent d'exploiter la même fraction des espèces proies incluses dans le modèle, contribuant ainsi à leur épuisement potentiel. Le modèle peut être amélioré en définissant la catégorie de proies annexes, non pas comme un pourcentage, mais comme une biomasse constante pondérée par les G spécifiques à chaque type de prédateur. Cela a été réalisé par Helgason et Gislason (1979) dans leur modèle multispécifique. Ce dernier paraît plus robuste pour des forts taux de mortalité. Le modèle de Andersen et Ursin (1977) introduit l'existence d'une constante de mi-saturation qui rend la consommation de nourriture et la croissance fonctions de la concentration en nourriture.

Depuis sa formation en 1984, le groupe de travail "Multispecies Assessment Working Group" de l'ICES (International Council for the Exploration of the Sea) est chargé d'évaluer annuellement les stocks de la mer du Nord à l'aide de la MSVPA, en complément des analyses traditionnelles par VPA (Anonyme 1984a, Pope 1989). La MSVPA a également fait l'objet d'une application aux pêcheries de la mer Baltique (Sparholt 1991). Les analyses menées permettent de montrer notamment que les mortalités par prédation sont élevées (Pope 1989) et que leur prise en compte modifie substantiellement les points de référence biologiques définis au niveau monospécifique (Gislason, à paraître).

Le développement d'un algorithme de prédiction permet également d'envisager l'effet de certaines mesures de gestion sur les stocks exploités (Sparre 1984). Un exemple d'estimation par MSVPA, des paramètres de mortalité naturelle pour six stocks exploités de la mer du Nord, est reporté dans le Tableau 1.3.

Tableau 1.3: Valeurs moyennes de la mortalité par prédation P et de la mortalité naturelle résiduelle D . Estimations issues de la méthode MSVPA appliquée sur des stocks de poissons de la mer du Nord pour la période 1974-1994 (repris de Anonyme 1997).

Espèce	Taux de mortalité par prédation (P)						D
	âge						
	0	1	2	3	4	5	
<i>Gadus morhua</i> (Morue)	2.05	0.75	0.24	0.13	0.03	0.02	0.16
<i>Melanogrammus aeglefinus</i> (Eglefin)	1.99	1.37	0.14	0.07	0.07	0.08	0.20
<i>Clupea harengus</i> (Hareng)	0.72	0.64	0.40	0.22	0.08	0.07	0.10
<i>Trisopterus esmarkii</i> (Tacaud Norvégien)	1.36	1.60	1.69	0.75	-	-	0.20
<i>Ammodytes tobianus</i> (Lançon)	1.23	1.23	0.55	0.71	0.62	0.88	0.20
<i>Merlangius merlangus</i> (Merlan)	1.88	1.01	0.26	0.14	0.18	0.21	0.20

L'utilisation de la MSVPA dans la communauté halieutique ne doit toutefois pas masquer certaines faiblesses du modèle. Quelques points, pour le moins, méritent d'être mentionnés. Le paramètre de mortalité résiduelle $D_{i,a}$ par exemple, est toujours difficile à estimer (Sparholt 1987). Les valeurs adoptées dans les analyses sont encore arbitraires et nécessiteraient de plus amples investigations, bien que supposées très inférieures à $P_{i,a}$. En outre, le taux de mortalité $P_{i,a}$ est supposé constant au cours du temps, or les analyses prospectives effectuées simulent des mesures de gestion qui peuvent affecter par exemple la biomasse de certains prédateurs et en conséquent la mortalité par prédation de leurs proies. Un problème davantage structurel concerne le choix des espèces incluses dans l'analyse, qui est essentiellement fondé sur des contraintes de données. Les espèces étudiées sont donc les espèces d'intérêt commercial, *i.e.* celles pour lesquelles les données de capture sont disponibles. Ainsi, les mortalités naturelles de neuf espèces sont évaluées pour l'écosystème de la mer du Nord: le hareng *Clupea harengus*, le tacaud norvégien *Trisopterus esmarkii*, le sprat *Sprattus sprattus*, le lançon *Ammodytes tobianus*, la morue *Gadus morhua*, le merlan *Merlangius merlangus*, l'égalefin *Melanogrammus aeglefinus*, le lieu noir *Pollachius virens*, le maquereau *Scomber scombus* (Pope 1989, Sparholt 1990). Or, de nombreuses autres espèces jouent probablement un rôle non négligeable dans la dynamique des espèces exploitées en tant que proies (influençant l'estimation de la catégorie de proies annexes) ou prédateurs (influençant l'estimation du taux de mortalité par prédation). De même, la nécessité de disposer d'un ensemble exhaustif de données accroît les difficultés d'estimation des coefficients d'adéquation G d'une proie pour un prédateur. Ces estimations requièrent en effet des connaissances biologiques pointues sur les espèces, motivant des campagnes scientifiques d'échantillonnage de grande envergure, qui sont menées chaque année, depuis 1981, en Mer du Nord pour l'analyse des contenus stomacaux des principales espèces capturées (Anonyme

1984b, cité par Stokes 1992). Daan (1987) et Pope (1991) notent à ce propos que la quantité de données de pêche et d'analyse de contenus stomacaux requises pour la MSVPA rend difficile l'application de ce modèle à d'autres écosystèmes.

I.2- Vers une approche écosystémique

Au-delà des approches de modélisation explicite des relations de prédation ou de compétition, d'autres approches reposent sur l'hypothèse implicite que certains traits émergents des écosystèmes marins sont une expression de leur structure trophique. Elles ne font donc pas explicitement appel à la représentation de chaque espèce pour décrire l'état et la dynamique d'un assemblage multipécifique.

Plusieurs arguments les justifient:

- des raisons pratiques car ces approches nécessitent une information agrégée donc moins exhaustive et permettraient une gestion globale d'un ensemble d'espèces, considéré comme un stock unique,
- la recherche d'autres voies que les approches halieutiques usuelles pour estimer la production de biomasse marine et comprendre la dynamique des flux trophiques au sein des écosystèmes,
- l'observation de propriétés conservatives remarquables de l'écosystème et des communautés écologiques.

Dans cet ordre proposé, ces trois motivations correspondent globalement aux trois approches suivantes.

I.2.1- Modèle global appliqué à un stock multispécifique

Le TBSM (Total Biomass Schaefer Model) consiste à étendre le concept d'optimum d'exploitation du modèle de Schaefer (MSY, voir chapitre I.1.1) à la biomasse totale des poissons exploités dans un système donné. Dans ce cas, les interactions spécifiques sont implicitement prises en compte dans une analyse à l'équilibre de la production de pêche totale (toutes espèces confondues) en fonction de l'effort de pêche global. Consistant donc en une simple agrégation de données, ce modèle paraît séduisant, notamment dans le cas de certains écosystèmes tropicaux où les données de pêche disponibles ne permettent pas toujours de déterminer explicitement des termes d'interactions entre les espèces, et où par ailleurs les espèces semblent soumises à un même effort de pêche, *i.e.* la pêche n'est pas sélective (Ralston et Polovina 1982, Gobert 1995). Pauly (1979) a étudié de manière qualitative la pertinence du TBSM, qui a fait l'objet d'une application à la pêcherie chalutière démersale de l'Asie du sud-est (Marr *et al.* 1976, FAO 1978 cités par Pauly 1979).

L'auteur considère pour cela deux niveaux trophiques : les espèces proies et les espèces prédatrices piscivores. Il identifie alors des problèmes au niveau de certaines hypothèses qui sous-tendent le TBSM:

- 1- La croissance dans le temps de la biomasse totale est décrite par une courbe logistique qui tend vers la valeur asymptotique B_v correspondant à la biomasse vierge totale à l'équilibre (*i.e.* sans prélèvement par la pêche).
- 2- L'effort de pêche qui réduit B_v de moitié produit la plus grande croissance nette du stock, et donc aussi le maximum de surplus de production disponible pour l'homme (MSY).

Concernant le premier point, Pauly considère que la croissance d'un assemblage multispécifique n'est pas nécessairement décrite par une simple courbe logistique car les espèces constitutives ont toutes des taux de croissance, de mortalité et de recrutement différents et donc vraisemblablement des taux très variés de croissance instantanée.

Examiner la deuxième hypothèse revient d'autre part à discuter si la biomasse vierge totale B_v est la somme des biomasses vierges spécifiques. Si la biomasse d'un stock est à son niveau de biomasse vierge, il est non productif. Or, dans un assemblage multispécifique, les poissons piscivores qui doivent se maintenir à B_v , obtiennent leur nourriture d'autres populations proies. Ainsi, même sans activité de pêche, les stocks proies du système ne sont pas à leur niveau de biomasse vierge car les prédateurs les exploitent. La question est donc de savoir à quelle taille de stock les proies doivent se maintenir. Afin d'augmenter leur biomasse au maximum, les prédateurs doivent trouver dans leur milieu une production maximale soutenable de nourriture. La stratégie des prédateurs, qualifiée de prudente par Slobodkin (1972 cité par Pauly 1979), serait donc d'exploiter le stock des proies jusqu'à la moitié de leur biomasse vierge. Pauly en conclut que la biomasse vierge totale pourrait correspondre à la somme des biomasses vierges des prédateurs et de la moitié des biomasses vierges des proies. Ainsi, dans le cas d'une exploitation non sélective qui viserait à exploiter la biomasse totale d'un système jusqu'à son niveau $B_v/2$ (application directe du modèle de Schaefer), la biomasse des prédateurs tendrait vers $B_v/2$ et celle des proies en revanche descendrait en dessous de ce seuil et serait donc en situation de surexploitation. La conséquence est que la biomasse des proies diminuerait, provoquant une diminution de biomasse des prédateurs.

Le raisonnement adopté par Pauly (1979) est certes simplificateur (seuls deux niveaux trophiques sont considérés sans évoquer de compétition entre les prédateurs; l'effort de pêche et la capturabilité sont identiques pour toutes les espèces) mais a le mérite de soulever des questions critiques et d'invalider ainsi l'utilisation du TBSM pour la gestion des stocks marins. Le concept de MSY pourrait toutefois être appliqué aux prédateurs situés au sommet de la pyramide trophique des écosystèmes marins tels que les thons. Avec une approche différente, Kirkwood (1982) a également

montré qu'exploiter un assemblage spécifique jusqu'à son niveau $B_v/2$ ne correspondrait à un optimum uniquement dans le cas de systèmes d'espèces mutualistes, compétitrices, ou isolées (chapitre I.1.1).

Sans chercher à mettre nécessairement en relation le MSY avec le niveau théorique de biomasse vierge d'un stock multispécifique, *i.e.* à appliquer le modèle de Schaefer au cas multispécifique, l'agrégation des données de captures sur plusieurs espèces, en fonction de l'effort de pêche global, permet toutefois de fournir un diagnostic à l'équilibre de l'état d'exploitation d'une communauté dans son ensemble (Gascuel et Ménard 1997), complétant ainsi avec peu de moyens, les évaluations monospécifiques.

1.2.2- Modélisation de flux trophiques: ECOPATH-ECOSIM

1.2.2.1- ECOPATH

Polovina (1984), Christensen et Pauly (1992, 1995) ont développé le modèle ECOPATH afin d'estimer les flux trophiques circulant au sein d'un écosystème, l'objectif *in fine* étant de pouvoir estimer la biomasse exploitable par la pêche, ou réciproquement d'estimer la fraction de production du système consommée par la prédation avec laquelle la pêche rentre en compétition. Dans cette approche compartimentale, les espèces sont agrégées en un certain nombre de groupes écologiques (niveaux trophiques, assemblages d'espèces d'un même biotope...) et reliés entre eux par des flux de biomasse.

Une certaine homogénéité est nécessaire au sein d'un groupe, en termes d'alimentation, de paramètres de mortalité, ou de taille adulte par exemple (Pauly et Moreau 1997). En outre, le système modélisé est supposé être à l'état stationnaire. Pour chaque groupe d'espèces du système, cela implique que les gains sont égaux aux pertes de matière. Deux équations de conservation de masse à l'équilibre sont ainsi à la base d'ECOPATH:

1- Les différents groupes du système sont reliés par des relations de prédation. Une telle consommation de matière par un groupe i est décrite par l'équation suivante:

$$\text{Consommation } (i) = \text{Production } (i) + \text{Nourriture non assimilée } (i) + \text{Respiration } (i) \quad (1.6)$$

2- Pour chaque groupe i , le terme de production de biomasse est modélisé explicitement:

$$\text{Production } (i) = \text{Pertes par prédation sur } (i) + \text{Captures sur } (i) \\ + \text{Exportation de } (i) \text{ vers des systèmes adjacents} + \text{Pertes par mortalité diverse de } (i).$$

Les termes de cette équation peuvent être exprimés comme suit:

$$\text{Production } (i) = B_i (P/B)_i$$

$$\text{Pertes par prédation sur } (i) = \sum_j (B_j (Q/B)_j DC_{j,i})$$

$$\text{Captures sur } (i) = Y_i$$

$$\text{Exportation de } (i) = EX_i$$

$$\text{Pertes par autres mortalités de } (i) = (1-EE_i) B_i (P/B)_i$$

où:

- B_i est la biomasse de i
- $(P/B)_i$ est la production de i par unité de biomasse
- $(Q/B)_i$ est la consommation de i par unité de biomasse
- j désigne un groupe prédateur du groupe i
- $DC_{j,i}$ est la fraction moyenne de i dans le régime de j , en biomasse
- EE_i est l'efficacité écotrophique de i (ou la fraction de la production totale consommée par prédation ou exportée du système)
- $(1-EE_i)$ représente donc la fraction de la production de i constituant le détritus.

D'où l'équation linéaire à la base de ECOPATH pour un groupe d'espèces i :

$$B_i (P/B)_i EE_i - \sum_{j=1}^n (B_j (Q/B)_j DC_{j,i}) - Y_i - EX_i = 0 \quad (1.7)$$

Pour un écosystème formé de n groupes d'espèces, on obtient un système de n équations linéaires du même type, dont la résolution permet d'estimer les paramètres inconnus, qui peuvent être suivant le cas, la biomasse, le ratio (P/B) , le ratio (Q/B) , l'efficacité écotrophique (pour l'équation (1.6)) ou les pertes par respiration (équation (1.6)). Notons que sous les conditions de stationnarité et si le système étudié est supposé fermé (pas d'émigration), le ratio $(P/B)_i$ est égal au taux de mortalité totale Z_i , qui est pour beaucoup d'espèces, une donnée plus accessible (Pauly et Moreau 1997).

ECOPATH permet alors de représenter la structure trophique d'un écosystème à l'équilibre, par un diagramme de flux qui est caractérisé par certaines règles graphiques:

- Les compartiments ou groupes d'espèces sont placés le long de l'axe vertical selon leur niveau trophique.
- Les aires des compartiments sont proportionnelles au logarithme de leur biomasse.
- Les flux sortants sont situés sur la moitié supérieure du compartiment, et les flux entrants sur la moitié inférieure.
- Les flux sortants ne peuvent se ramifier mais peuvent être connectés à d'autres flux sortants.

La Figure 1.9 représente un exemple de diagramme de flux correspondant à une application de ECOPATH par Jarre-Teichmann *et al.* (1998) sur l'écosystème du sud du Benguela, pour la période 1980-1989.

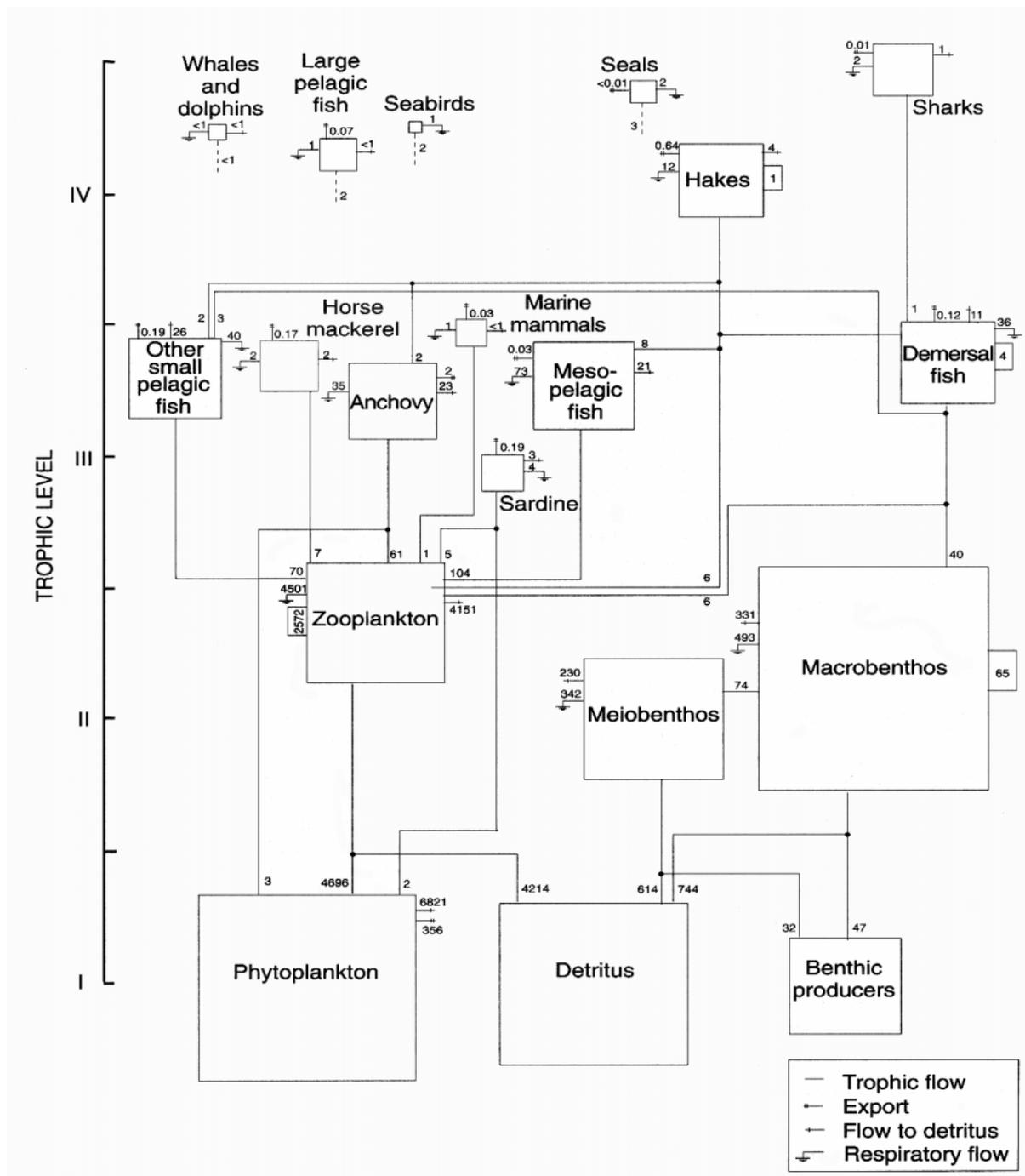


Figure 1.9: Diagramme des flux trophiques obtenu par ECOPATH pour l'écosystème sud du Benguela, 1980-1989. Les aires des compartiments sont proportionnelles au logarithme de la biomasse de leurs composants. Les compartiments sont placés sur l'axe vertical en fonction de leur niveau trophique. Les flux sont exprimés en tonnes de matière humide par km² et par an. Les flux trophiques inférieurs à 0.1% de la consommation totale du système ne sont pas représentés (repris de Jarre-Teichmann *et al.* 1998).

Les niveaux trophiques calculés dans ECOPATH sont fractionnels, comme proposé par Odum et Herald (1975 cités par Christensen et Pauly 1992). Les détritiques et les producteurs primaires (phytoplancton et producteurs benthiques) ont par définition un niveau trophique égal à 1. Pour tous les autres groupes, le niveau trophique TL (trophic level) est fonction des niveaux trophiques de ses proies, et de la proportion de ces dernières dans son régime alimentaire. Soit pour un groupe i :

$$TL_i = 1 + \sum_{j=1}^n DC_{i,j} TL_j$$

où $DC_{i,j}$ est la proportion de proie j dans le régime de i , n est le nombre de groupes du système.

D'autres indices sont développés dans ECOPATH afin de caractériser de différentes manières l'organisation trophique de l'écosystème.

L'agrégation de niveaux trophiques fractionnels en niveaux trophiques discrets (au sens de Lindeman 1942) permet notamment de représenter le système sous forme d'une pyramide trophique (Figure 1.10) et d'estimer les efficacités de transferts trophiques par niveau trophique.

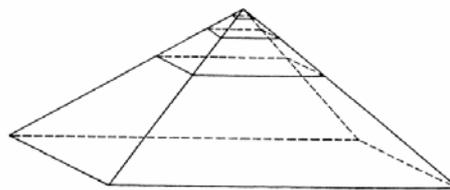


Figure 1.10: Pyramide trophique d'un écosystème dans ECOPATH. Chaque compartiment de la pyramide représente un niveau trophique discret. Le volume de chaque niveau trophique est proportionnel au transfert total de biomasse à ce niveau. L'angle au sommet est inversement proportionnel à l'efficacité de transfert moyenne du système. Le compartiment du bas représente les herbivores du système (repris de Christensen et Pauly 1992).

Un autre indice fréquemment utilisé dans les applications ECOPATH quantifie les impacts trophiques mixtes, *i.e.* les interactions directes et indirectes entre les groupes trophiques. Inspirée de Ulanowicz et Puccia (1990 cités par Christensen et Pauly 1992), la méthode consiste dans un premier temps à calculer successivement les impacts réciproques d'un prédateur et de sa proie.

L'effet positif (k_{ij}) qu'une proie j a sur son prédateur i est exprimé comme étant la proportion occupée par la proie dans le régime alimentaire du prédateur:

$$k_{ij} = DC_{ij}$$

L'impact négatif (l_{ij}) qu'un prédateur i a sur sa proie j est exprimé comme étant la fraction de la prédation totale de la proie, due au prédateur i :

$$l_{ij} = \frac{B_i(Q/B)_i DC_{i,j}}{\sum_{k=1}^n B_k(Q/B)_k DC_{k,j}}$$

L'impact net (q_{ij}) de la proie j sur le prédateur i est alors défini comme étant la différence entre l'impact positif et l'impact négatif:

$$q_{ij} = k_{ij} - l_{ij}$$

L'impact trophique total d'une chaîne trophique est alors supposé être le produit des q_{ij} impliqués et l'effet combiné de deux chaînes trophiques se rejoignant est la somme des impacts de chacune des chaînes. Un exemple d'analyse des impacts trophiques mixtes est fourni par Christensen et Pauly (1992) pour l'écosystème du fjord Schlei, en mer Baltique (Figure 1.11).

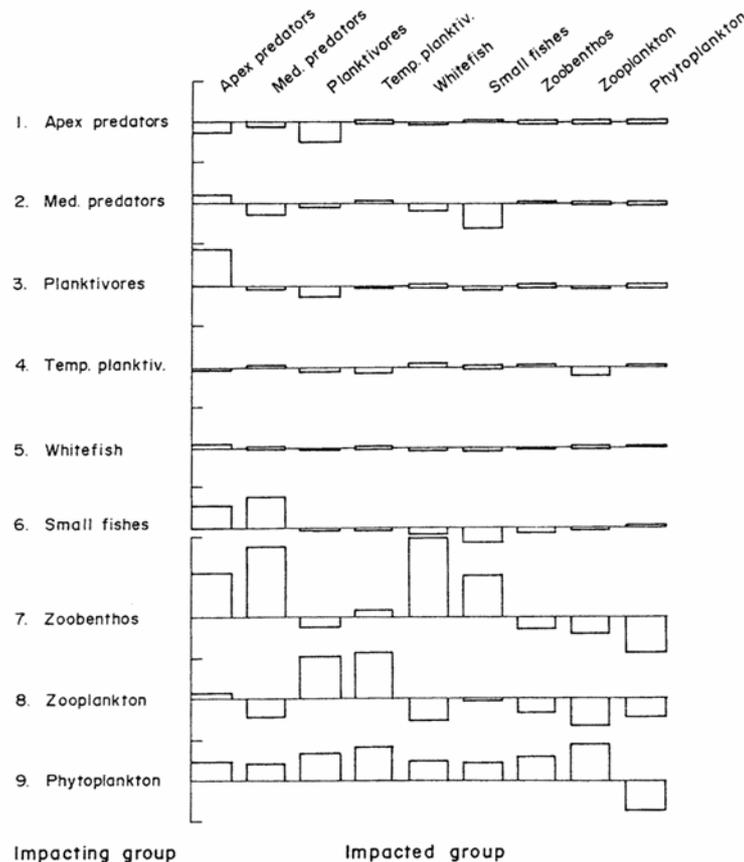


Figure 1.11: Impacts trophiques mixtes calculés par ECOPATH pour l'écosystème du fjord Schlei. La figure montre les impacts directs et indirects causés par les groupes situés sur l'axe vertical. Les impacts positifs sont représentés au-dessus de la ligne d'impact nul, les négatifs en-dessous. Notons que les prédateurs supérieurs (apex predators) ont un impact positif faible sur les petits poissons (small fishes) malgré l'occurrence d'une prédation directe. L'effet indirect des prédateurs supérieurs sur les prédateurs intermédiaires (medium predators), qui sont les prédateurs les plus importants des petits poissons, est plus élevé (repris de Christensen et Pauly 1992).

En 1998, ECOPATH avait fait l'objet d'une soixantaine d'applications sur différents écosystèmes marins (Pauly *et al.* 1998). Les différents travaux synthétisent une grande quantité d'informations locales et leur analyse comparative a permis de faire émerger des résultats importants sur l'état et le fonctionnement des écosystèmes marins exploités.

La fraction de la production de poissons consommée par prédation apparaît notamment être beaucoup plus importante que les captures de pêche, même dans les écosystèmes fortement exploités (Christensen et Pauly 1995).

Pauly et Christensen (1995) estiment en outre à 8% la proportion de production primaire requise pour soutenir l'activité de pêche actuelle, avec une faible valeur (2%) pour les systèmes hauturiers, tandis que les estimations pour les écosystèmes côtiers peuvent atteindre 25 à 35%. L'efficacité de transfert de biomasse entre niveaux trophiques discrets est estimée à 10%.

Dans une autre étude portant sur les écosystèmes du centre-est du Pacifique et de la côte nord du Golfe du Mexique, Christensen et Pauly (1998) montrent par simulations qu'à partir d'une production primaire donnée, la biomasse des prédateurs supérieurs pourrait atteindre un niveau bien supérieur à celui observé en réalité. Cela impliquerait des changements de structure trophique des écosystèmes et des efficacités de transfert trophique plus élevées. Leurs résultats suggèrent alors que les écosystèmes étudiés n'utilisent pas efficacement leur production primaire, dans leur configuration actuelle d'exploitation par la pêche.

Le dernier article en date sur l'analyse comparative des modèles ECOPATH de différents écosystèmes mondiaux (Pauly *et al.* 1998) montre, sur un ensemble de 60 applications, que le niveau trophique moyen des débarquements de pêche mondiaux a baissé depuis quatre décennies: il était supérieur à 3.3 au début des années cinquante et est situé à un niveau inférieur à 3.1 en 1994. Cette observation reflète une transition graduelle dans les captures, qui sont constituées de davantage d'espèces à courte durée de vie, d'invertébrés de faible niveau trophique et de poissons pélagiques planctivores. Cet effet semble plus prononcé dans l'hémisphère nord, où les écosystèmes subissent de forts taux d'exploitation.

1.2.2.2- ECOSIM

ECOPATH fournit une représentation de la structure trophique à l'équilibre d'un écosystème et ne permet donc pas d'envisager les conséquences d'une mesure de gestion de pêche particulière sur un écosystème ou d'une variation des flux trophiques. ECOSIM est un module complémentaire de ECOPATH récemment développé par Walters *et al.* (1997) et qui consiste en une re-expression des équations linéaires à l'équilibre de ECOPATH en équations différentielles, décrivant des interactions trophiques variant avec les biomasses des différents groupes d'espèces et différents régimes de pêche.

L'équation de départ est la même, à savoir l'équation à l'équilibre pour le groupe i :

$$\text{Production } (i) = \text{Captures sur } (i) + \text{Pertes par mortalité diverse de } (i) + \text{Pertes par prédation sur } (i)$$

Les exportations de biomasse en dehors du système sont supposées nulles. En incluant les taux de mortalité par pêche F_i et diverse M_0 , l'équation précédente devient:

$$0 = B_i(P/B)_i - F_i B_i - M_0 B_i - \sum_{j=1}^n Q_{ij} \quad (1.8)$$

où B_i est la biomasse de i , $B_i(P/B)_i$ est la production en biomasse de i , et Q_{ij} est la biomasse de i consommée par j .

La transformation de l'équation (1.8) en équation différentielle est la suivante:

$$\frac{dB_i(t)}{dt} = f(B_i(t)) - F_i(t)B_i(t) - M_0 B_i(t) - \sum_{j=1}^n c_{ij}(B_i(t), B_j(t)) \quad (1.9)$$

où deux termes nouveaux sont introduits: $f(B_i(t))$ qui est une fonction de production de biomasse en l'absence de prédation et $c_{ij}(B_i(t), B_j(t))$ qui prédit la biomasse de proies i consommées par le groupe prédateur j au temps t .

Si i n'est pas un producteur primaire, $f(B_i(t))$ est supposée proportionnelle à la quantité de nourriture absorbée:

$$f(B_i(t)) = g_i \sum_{j=1}^n c_{ji}(B_i(t), B_j(t)) \quad (1.10)$$

où g_i représente l'efficacité de conversion de la nourriture absorbée. Notons à ce niveau que le paramètre multiplicatif g_i est supposé rendre compte des pertes par respiration et par non-assimilation de l'équation à l'équilibre (1.7) de ECOPATH.

Si i est un producteur primaire, les auteurs proposent la fonction de saturation suivante:

$$f(B_i(t)) = \frac{r_i B_i(t)}{1 + h_i B_i(t)}$$

où r_i/h_i est la production primaire maximale de i lorsque B_i est élevée, et où par analogie avec ECOPATH, r_i est le maximum de $(P/B)_i = Z_i$ (ou de $f(B_i)/B_i$) quand B_i tend vers zéro. Le paramètre h_i peut de même être approximé à l'aide des valeurs de paramètres de ECOPATH en considérant que le système est proche de l'équilibre. Ainsi, $f(B_i) \approx B_i(P/B)_i$, d'où $h_i \approx [r_i/(P/B)_i - 1]/B_i$.

Walters *et al.* (1997) cherchent ensuite à exprimer les fonctions d'interaction $c_{ij}(B_i(t), B_j(t))$. Les auteurs partent de l'expression proposée par Lotka-Volterra, à savoir:

$$c_{ij}(B_i(t), B_j(t)) = a_{ij} B_i(t) B_j(t)$$

Le paramètre a_{ij} est estimé à partir de ECOPATH, en supposant une dynamique proche de l'équilibre:

$$a_{ij} \approx \frac{B_j(Q/B)_j DC_{j,i}}{B_i B_j}$$

Walters *et al.* modifient cette expression afin de prendre en compte l'existence possible d'une biomasse inaccessible de proies. En considérant que chaque groupe proie i a une partie V_{ij} de B_i accessible pour chaque prédateur j , la dynamique de cette biomasse disponible est décrite suivant l'équation suivante:

$$\frac{dV_{ij}(t)}{dt} = \underbrace{v_{ij}(B_i(t) - V_{ij}(t))}_{\text{Apport à partir du compartiment inaccessible}} - \underbrace{v_{ij}V_{ij}(t)}_{\text{Perte vers le compartiment inaccessible}} - \underbrace{a_{ij}V_{ij}(t)B_j(t)}_{\text{Perte par prédation}}$$

où v_i est le taux d'échange de biomasse entre les parties du groupe i accessible et inaccessible au groupe j .

En supposant que la dynamique d'échange entre V et B opère à une échelle de temps petite par rapport aux changements entre B_i et B_j , les auteurs adoptent l'expression suivante en annulant la dérivée précédente:

$$V_{ij}(t) = \frac{v_{ij} B_i(t)}{2v_{ij} + a_{ij} B_j(t)}$$

d'où:

$$c_{ij}(B_i(t), B_j(t)) = \frac{a_{ij} v_{ij} B_i(t) B_j(t)}{2v_{ij} + a_{ij} B_j(t)}$$

Lorsque la biomasse du prédateur B_j est faible, $V_{ij} \rightarrow B_i/2$ et $c_{ij}(B_i, B_j) \rightarrow (a_{ij}/2)B_i B_j$, *i.e.* vers l'expression initiale de Lotka-Volterra. Lorsque B_j est élevée ($a_{ij} B_j \gg 2 v_{ij}$), $c_{ij}(B_i, B_j) \rightarrow v_{ij} B_i$. Le paramètre v_{ij} représente alors le taux de mortalité maximale exercé par j sur i , et peut donc être estimé à partir de ECOPATH.

L'équation (1.9) est alors intégrée numériquement avec les taux de mortalité par pêche F_i pouvant varier avec le temps. Elle permet ainsi d'étudier les changements dynamiques des flux trophiques à partir de la situation d'équilibre fournie par ECOPATH, suite à des changements de régime d'exploitation par la pêche.

Dans leur travail de modélisation, Walters *et al.* (1997) sont parvenus à établir des liens constants entre les paramètres estimés par ECOPATH et ceux inclus dans les équations différentielles d'ECOSIM. Ce souci permanent d'utiliser les données existantes sans avoir recours à des mesures et expérimentations supplémentaires fait partie des qualités de ECOPATH et ECOSIM. Mais ce type de démarche recèle également les faiblesses du modèle ECOSIM, et ceci à deux niveaux différents.

En premier lieu, il faut préciser que l'équation (1.9) n'est pas applicable sur une large gamme de valeurs de biomasses puisque tous les paramètres sont estimés à partir de ECOPATH: le système étudié ne doit donc pas être trop éloigné de son état d'équilibre. D'autre part, cette contrainte de lien permanent avec ECOPATH, a sans aucun doute contraint le choix des fonctions de croissance des producteurs primaires, des autres niveaux trophiques et des réponses fonctionnelles des prédateurs. Pour comprendre dans quelle catégorie de modèles ECOSIM se situe, l'analogie avec les modèles prédateurs-proies exposés dans le chapitre I.1.2 est instructive. La comparaison est nécessaire puisque nous avons vu que le choix des fonctions de réponse des populations est primordial et conditionne fortement la dynamique des systèmes. Dans le cas d'un écosystème vierge d'exploitation par la pêche, l'équation principale de ECOSIM décrivant la dynamique en biomasse du groupe i est:

$$\frac{dB_i(t)}{dt} = f(B_i(t)) - M_0 B_i(t) - \sum_{j=1}^n B_j(t) \frac{a_{ij} v_{ij} B_i(t)}{2v_{ij} + a_{ij} B_j(t)} \quad (1.11)$$

La comparaison à l'équation (1.3) du chapitre I.1.2.b, montre que la réponse fonctionnelle F des prédateurs utilisée dans ECOSIM est de la forme:

$$F(B_i(t), B_j(t)) = \frac{aB_i(t)}{b + cB_j(t)} \quad (1.12)$$

où a , b , c sont trois constantes positives, B_i la biomasse de la proie et B_j la biomasse du prédateur.

Cette formulation ne correspond à aucune des réponses fonctionnelles les plus couramment utilisées en écologie générale (voir Tableau 1.1, chapitre I.1.2.d). Elle prend en compte une interférence entre les prédateurs (B_j au dénominateur), et la présence d'une biomasse de proie inaccessible, ce dernier point étant justifié par les auteurs. Ce qui l'est moins et qui aboutit finalement à la formulation (1.12), est le choix de départ d'une réponse de type Lotka-Volterra (en outre, lorsque la biomasse du prédateur B_j est faible, la réponse fonctionnelle tend vers l'expression de Lotka-Volterra). Or ce type de réponse théorique est actuellement considéré comme non réaliste (Murray 1989). Ce choix effectué pour ECOSIM, même si modifié par la prise en compte d'une biomasse inaccessible à la prédation, mérite donc d'être discuté tant biologiquement que mathématiquement, à la lumière d'autres types de réponse fonctionnelle, qu'elles soient de type "laissez-faire", ratio-dépendantes, ou qu'elles prennent en compte une interférence entre les prédateurs.

Toujours par analogie, le terme $f(B_j(t)) - M_0 B_j(t)$ de l'équation (1.11) correspond pour un groupe prédateur j au produit de sa biomasse et de sa réponse numérique, et pour les producteurs primaires, au taux de croissance de biomasse en l'absence de prédateurs.

Ainsi, d'après l'équation (1.10), la réponse numérique d'un groupe prédateur j correspond à $(g_j F(B_i, B_j) - M_0)$, et donc prend en compte une interférence entre les prédateurs au niveau du taux de croissance. Pour les producteurs primaires, la fonction décrivant le taux de croissance de la population en l'absence de prédateurs correspond à l'expression suivante:

$$\frac{r_i B_i}{1 + h_i B_i} - M_0 B_i = \frac{(r_i - M_0) B_i - M_0 h_i B_i^2}{1 + h_i B_i}$$

L'accroissement en biomasse de i atteint un maximum pour $B_i^* = (r_i - M_0) / M_0 h_i$, et décroît au-delà de B_i^* , ce qui traduit bien une densité-dépendance de l'accroissement d'une population. Mais le choix et le comportement induit par une telle fonction de saturation mériteraient toutefois d'être discutés par rapport à la croissance logistique de Verhulst qui est actuellement la formulation la plus courante.

Le comportement, ne serait-ce que qualitatif, des systèmes dynamiques prédateur-proie est extrêmement sensible aux conditions initiales, à la valeur des paramètres et, ce qui paraît assez logique, à la structure même du système, c'est-à-dire au choix des fonctions de croissance des proies et de réponses (fonctionnelle et numérique) des prédateurs. Grâce à l'utilisation des sorties du modèle ECOPATH, les deux premiers points ne posent pas de problème majeur dans le modèle ECOSIM, à condition de considérer le comportement d'un système au voisinage de l'équilibre. En revanche, favoriser ces derniers aspects par le choix de fonctions biologiques peu courantes, dont les effets sur le comportement du système sont peu documentés, mériterait d'être discuté pour une meilleure interprétation et analyse des dynamiques qualitatives issues des simulations réalisées avec le modèle ECOSIM.

1.2.3- Quelques comportements émergents des écosystèmes marins

L'analyse des données de captures commerciales et de campagnes scientifiques d'échantillonnage permet de mettre en évidence l'existence de patterns stables à l'échelle des associations multispécifiques ou des écosystèmes, suggérant que les relations interspécifiques internes au système sont des facteurs importants de structuration des systèmes de production (Kerr et Ryder 1989). Comme l'écrit May (1974), "If we concentrate on any one particular species our impression will be one of flux and hazard, but if we concentrate on total community properties [...] our impression will be of pattern and steadiness". En raison de leur importance potentielle en matière de gestion des

écosystèmes marins, deux de ces traits émergents sont décrits dans ce chapitre: la stabilité de la production globale de l'écosystème et celle de son spectre de taille.

1.2.3.1- Stabilité de production totale des écosystèmes marins

Une observation répandue en halieutique, et dans d'autres domaines écologiques par ailleurs, est la relative stabilité de la production de pêche totale des écosystèmes marins au regard de la variabilité de la production individuelle des espèces les composant (Sutcliffe *et al.* 1977, Beddington 1984, Newman 1984, Murawski *et al.* 1991).

A titre d'illustration, May *et al.* (1979) observent qu'en Mer du Nord, l'exploitation halieutique a été marquée par des changements importants en termes de composition spécifique (dans les années 70, les captures des harengs et des maquereaux ont fortement diminué parallèlement à l'augmentation de celles de certains gadidés) tandis que les captures totales se sont maintenues à un niveau relativement stable. Loucks et Sutcliffe (1978) identifient deux mécanismes essentiels pour expliquer les différences de variabilité entre captures spécifiques et captures totales: d'une part, l'existence de réponses spécifiques différentielles aux facteurs environnementaux et, d'autre part, la réponse adaptative des pêcheurs qui recherchaient toujours les espèces les plus abondantes. Ces hypothèses ne font pas intervenir la capacité de régulation intrinsèque du système. Au contraire, May *et al.* (1979) supposent que la chute des captures des harengs et maquereaux est due à une pression de pêche trop importante et qu'elle a entraîné une meilleure survie des stades juvéniles des autres espèces de l'écosystème en diminuant leur prédation.

C'est dans cet esprit que Wilson *et al.* (1991a-b) ont développé un modèle multispécifique structuré en âges fondé sur l'hypothèse centrale d'une "prédation communautaire" importante au sein des écosystèmes, *i.e.* une tendance des poissons adultes à consommer une quantité importante de pré-recrues toutes espèces confondues, avec une intensité qui dépend de la différence entre la biomasse totale de l'écosystème et sa capacité de charge. La seule interaction entre les espèces porte donc sur le recrutement des poissons. Pour justifier cette hypothèse forte, les auteurs s'appuient essentiellement sur l'étude bioénergétique de Sissenwine (1984) qui suggère que sur le banc Georges, les poissons se nourrissent essentiellement de post-larves et de pré-recrues. Le système modélisé par Wilson *et al.* (*op. cit.*) comporte cinq espèces, chacune étant caractérisée par des fonctions de reproduction, de croissance et de mortalité.

Trois étapes sont simulées au cours d'une année:

1- La survie des poissons suit l'équation suivante, qui n'est pas appliquée aux poissons d'âge 0:

$$N_{t+1,a+1} = (1-m) N_{t,a}$$

où $m < 1$ est le taux de mortalité naturelle, a l'âge des poissons et t le temps de simulation.

2- Le taux de mortalité induit par la prédation communautaire, et touchant les poissons d'âge 0, augmente lorsque la biomasse totale dépasse la capacité de charge du système. La prédation communautaire intervient précisément de la manière suivante:

$$\begin{cases} N_{t+1,1} = N_{t,0} & \text{si } B < C \\ N_{t+1,1} = N_{t,0} \left(1 - \frac{(B-C)}{B_1}\right) & \text{si } C < B < B_1 + C \\ N_{t+1,1} = 0 & \text{si } B_1 + C < B \end{cases}$$

avec B la biomasse du système au temps $t+1$ si la prédation communautaire n'intervient pas, B_1 la biomasse de la classe d'âge 1 à $t+1$ si la prédation communautaire n'intervient pas et C la capacité de charge du système.

3- La reproduction a lieu à la fin du pas de temps, à partir de relations stock-recrutement propres à chaque espèce.

A partir de ce modèle simple, les simulations effectuées montrent que lorsque la biomasse potentielle totale est inférieure à la capacité de charge du système (*i.e.* pas de prédation communautaire), les dynamiques spécifiques sont stables. Lorsque la biomasse totale correspond à peu près à la capacité de charge, le système exhibe une dynamique périodique. Lorsqu'elle est supérieure à la capacité de charge, le régime est chaotique. C'est uniquement dans ce cas que les auteurs retrouvent deux tendances habituellement observées dans les systèmes multispécifiques : la stabilité relative de la biomasse totale avec des abondances spécifiques très variables et imprédictibles (Figure 1.12), et un haut degré de consommation interne de poissons dans la communauté.

Tant que les dynamiques des différentes espèces du système restent chaotiques, la biomasse totale du système tend à rester très proche de la capacité de charge du système, *i.e.* le transfert d'énergie dans le système tend à être efficient. Cette efficacité énergétique est due aux variations compensatoires de l'abondance des différentes populations. Quand une population tend à diminuer (en raison de la prédation communautaire ou d'un effet exogène comme la pêche ou des variations climatiques), de l'énergie devient disponible pour les autres espèces qui l'utilisent et accroissent leur abondance.

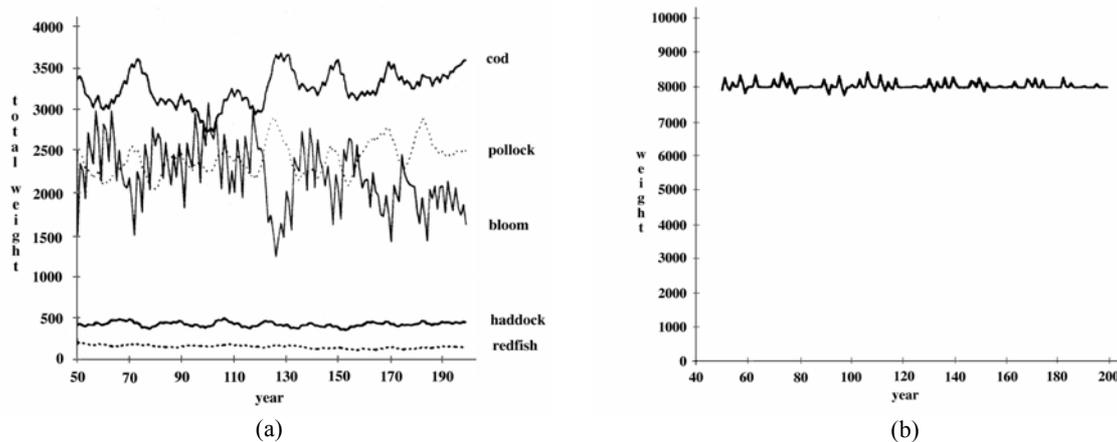


Figure 1.12: Résultats de simulations d'après le modèle de Wilson *et al.* (1991a). (a) Dynamique de la biomasse de cinq espèces lorsque la biomasse totale est supérieure à la capacité de charge du système. (b) Dynamique de la biomasse totale du système.

Ces travaux théoriques de Wilson *et al.* (1991a-b) permettent donc, d'une part de confirmer le rôle potentiellement important des interactions de prédation dans la variabilité des abondances spécifiques et, d'autre part, d'attribuer la stabilité de la biomasse totale de l'écosystème aux dynamiques "compensatoires" des espèces entre elles. Dans cette perspective, le transfert énergétique dans l'écosystème est efficient (l'écosystème est dit "energy efficient"). Notons que ces dynamiques ne sont obtenues que dans le cas d'une biomasse totale supérieure à la capacité de charge du système, c'est-à-dire dans le cas d'une prédation importante des pré-recrues du système.

1.2.3.2- Conservatisme du spectre de taille des communautés marines

Une autre propriété observée dans les écosystèmes marins est la relative constance de l'allure de leurs spectres de taille, *i.e.* la distribution de fréquence de la biomasse ou de l'abondance qui est une fonction décroissante de la taille des organismes (Sheldon *et al.* 1972, Pope et Knights 1982, Murawski et Doine 1992, Hall 1996).

Pope et Knights (1982) ont analysé par exemple la distribution des fréquences d'effectif en fonction des classes de taille pour les communautés démersales de la mer du Nord. Ils observent que le spectre obtenu successivement sur trois ans est relativement stable, quasi-linéaire avec une pente négative. Les mêmes analyses pour le Banc des Faroë montrent une distribution similaire mais avec une pente plus faible, indiquant l'existence d'un plus grand nombre de poissons de grande taille qu'en mer du Nord. Les auteurs supposent que les différences de pentes reflètent les différentes tailles de maille utilisées dans les deux pêcheries, suggérant ainsi un moyen d'évaluer à grande échelle l'impact et l'intensité de la pêche dans différents écosystèmes marins.

Afin de vérifier que les caractéristiques macroscopiques des écosystèmes marins émergent des interactions trophiques interspécifiques, Rice et Gislason (1996) ont analysé les spectres de tailles en effectif obtenus, d'une part à partir de campagnes scientifiques d'échantillonnage en mer du Nord et d'autre part, en sortie de la MSVPA appliquée aux principaux stocks exploités (Figure 1.13).

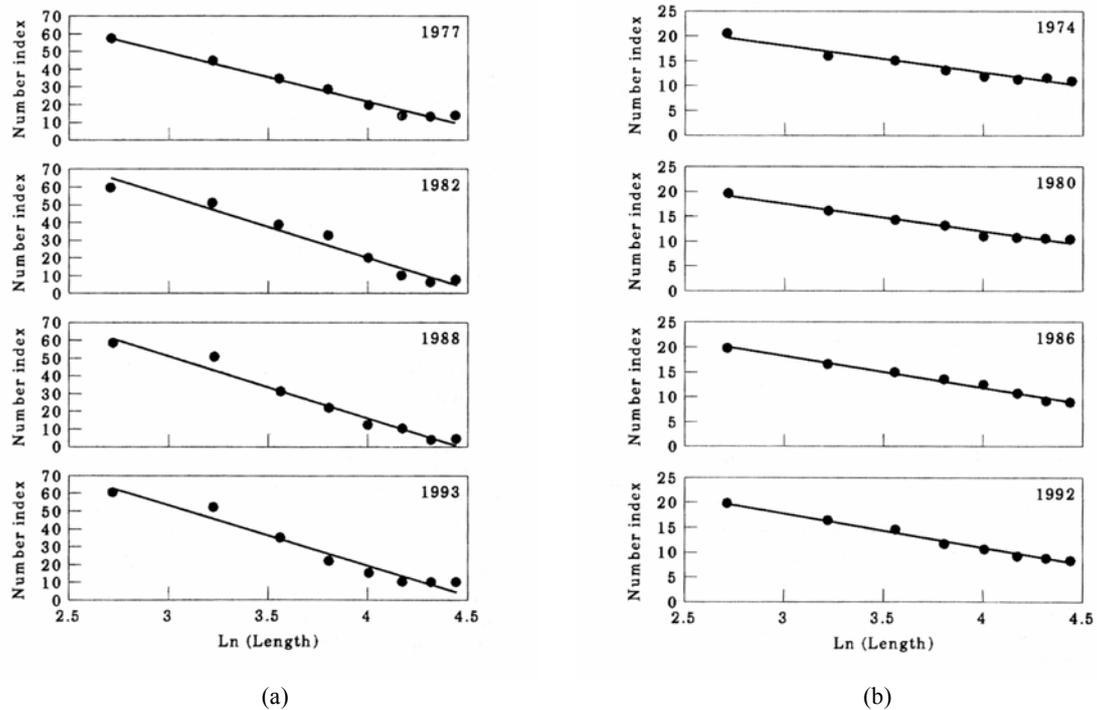


Figure 1.13: Logarithmes des effectifs par intervalle de taille de 10 cm, en fonction du logarithme de la taille médiane de l'intervalle de taille. La droite correspond à un ajustement linéaire. (a) Spectres obtenus pour les campagnes d'échantillonnage en mer du Nord en 1977, 1982, 1988, 1993. (b) Spectres obtenus à partir de sorties de MSVPA appliquée à 11 espèces de la mer du Nord, en 1974, 1980, 1986, 1992 (Repris de Rice et Gislason 1996).

Malgré le nombre très inférieur d'espèces incorporées dans la MSVPA, les allures des spectres sont les mêmes, à savoir une relation linéaire en log/log, suggérant que les interactions trophiques constituent un facteur important de structuration des communautés de poissons en mer du Nord. Rice et Gislason (1996) relèvent d'autre part qu'en deux décennies, les pente et intercept (ordonnée à l'origine) des spectres de taille ont augmenté de manière significative.

La structure en taille des communautés d'espèces marines semble être une propriété conservative, relativement à la variabilité parfois importante des abondances spécifiques. Duplisea *et al.* (1997) remarquent par exemple que le spectre de biomasse de la côte écossaise est très stable pendant la période 1970-1991 tandis que de fortes variations ont pu être observées à un niveau d'agrégation inférieur, celui des espèces. De même dans l'écosystème du banc Georges, les estimations

de biomasse dérivées de campagnes d'échantillonnage permettent de montrer des changements de composition spécifique substantiels pendant la période 1963-1991, avec par exemple l'augmentation en biomasse des élasmobranches qui représentent jusqu'à 65% de la biomasse alors qu'ils ne constituaient que 20% de la biomasse totale au début des années 70 (Bianchi *et al.* 2000). En revanche, seuls des changements mineurs ont eu lieu dans la structure en taille de l'écosystème (Murawski et Idoine 1992, Bianchi *et al.* 2000).

La relative stabilité du spectre de taille suggère ainsi qu'il existe des interactions internes à un assemblage spécifique qui tendraient à répartir la biomasse sur toute la gamme possible des tailles des organismes, c'est-à-dire à occuper pleinement le potentiel de production offert par un système donné (Kerr et Ryder 1989). Mais si la forme générale du spectre de taille d'un écosystème semble ne pas changer, certaines mesures précises, relatives à ce spectre, peuvent varier au cours du temps. Les théoriciens suggèrent en effet que la pente et l'intercept du spectre de taille sont des propriétés qui peuvent être contrastées selon les communautés ou pour une communauté au cours du temps. Ces mesures pourraient par exemple refléter l'influence de différents niveaux et types d'exploitation par pêche des communautés marines (Pope *et al.* 1988, Murawski et Idoine 1992, Greenstreet et Hall, 1996, Rice et Gislason 1996, Gislason et Rice, 1998, Bianchi *et al.* 2000). Nous reviendrons plus en détail sur ces aspects ainsi que sur l'intérêt et les problèmes pratiques liés à l'étude des spectres de taille, dans le chapitre IX.

I.3- Synthèse

Cette revue des modèles multispécifiques utilisés en halieutique montre la variété des méthodes et hypothèses utilisées. De ces différentes approches, deux traits communs peuvent être dégagés. Les études multispécifiques font pratiquement toutes référence à des interactions d'ordre trophique (relations prédateur/proie, compétition trophique) et laissent en marge d'autres relations potentielles (relations de parasitisme, de mutualisme), qui sont implicitement considérées comme étant anecdotiques dans la détermination des dynamiques écosystémiques. D'autre part, la plupart des auteurs s'accordent à conclure que les interactions interspécifiques sont un facteur primordial de compréhension des dynamiques à l'échelle des communautés de poissons et des écosystèmes marins. Dans ce contexte, certains modèles comme la MSVPA ou ECOPATH, émergent comme des outils d'évaluation de l'état des ressources et des écosystèmes réels alors que d'autres modèles ont une portée davantage théorique sur la compréhension et l'analyse du fonctionnement des assemblages multispécifiques.

Dans la synthèse proposée, deux types d'approches ont été distinguées. La première catégorie (chapitre I.1) consiste à affiner les connaissances acquises au niveau monospécifique en couplant les modèles de dynamique des populations d'un nombre limité d'espèces (modèles de type Lotka-Volterra ou MSVPA par exemple). Elle s'attache à déterminer et modéliser les processus en jeu au niveau de chaque espèce pour en déduire le comportement du système. Le deuxième type d'approche (chapitre I.2), plus exhaustif en termes de composantes spécifiques prises en compte, s'intéresse de manière holistique aux propriétés de l'écosystème qui est alors considéré comme un tout, possédant des lois de fonctionnement et des caractéristiques qui lui sont propres (cf. ECOPATH ou l'étude des attributs émergents des écosystèmes). Dans ce dernier cas, les processus qui lient la dynamique de l'écosystème aux dynamiques de chaque espèce ne sont donc pas nécessairement explicités. D'une part, les approches de dynamiques spécifiques couplées donnent une vision partielle de l'écosystème qui ne permet pas toujours d'expliquer et de représenter les attributs émergents observés dans la nature, d'autre part, les approches agrégées n'explicitent pas les dynamiques et les interactions spécifiques qui engendrent les comportements macroscopiques étudiés.

La grande complexité des écosystèmes est sans aucun doute à l'origine des difficultés rencontrées pour les comprendre et les modéliser (Christensen *et al.* 1996). Il est en particulier manifeste que, dans notre compréhension théorique des écosystèmes, manque un lien fonctionnel entre le tout et les parties le composant. Par le terme de complexité, nous désignons les systèmes qui contiennent un nombre élevé de composantes et présentent un nombre élevé d'interactions entre ces composantes (Klir 1986, Morin 1990, Israel 1996). Selon cette définition, les systèmes biologiques, *i.e.* des ensembles d'objets biologiques (espèces, organismes...) en interaction (Frontier 1985, Haefner 1996, Coquillard et Hill 1997), sont à l'évidence des systèmes complexes dont le degré de complexité dépend à la fois du nombre d'objets et du nombre de leurs interactions. La notion de complexité est apparue dans les années 1940 dans la recherche scientifique avec le développement des recherches sur les problèmes non linéaires et la naissance de la théorie des systèmes (Israel 1996). A ce sujet, Von Bertalanffy (1968) a clairement exprimé les limites de l'approche réductionniste classique qui ne considère que des modèles à nombre réduit de variables et des chaînes causales linéaires, et dans laquelle le comportement du système est réduit à la somme du comportement de ses parties.

Selon Maurer (1999), Forbes (1887 cité par Maurer 1999) a été un des premiers écologistes à pressentir l'importance de la prise en compte de la multiplicité des espèces et de leurs interactions dans la détermination de la dynamique globale du système. En écologie terrestre, Pimm (1979) et Kikkawa (1986) ont cherché à quantifier la complexité des écosystèmes par le nombre de paires d'interactions interspécifiques dans le système. Pour Goodman (1975), la complexité est synonyme de diversité

trophique, mesurable par le nombre d'espèces présentes dans un écosystème. Réciproquement, selon Blondel (1995), "la diversité biologique est la quantité et la structure de l'information contenue dans des systèmes vivants hiérarchiquement emboîtés". Il apparaît ainsi que la notion de biodiversité peut faire le lien manquant entre les différentes échelles d'étude des systèmes multispécifiques marins et permettre ainsi une meilleure compréhension de leurs dynamiques. La biodiversité fait depuis longtemps l'objet de nombreuses études en écologie mais est encore peu intégrée dans la modélisation et l'étude d'attributs écosystémiques d'intérêt pour la gestion et l'évaluation des ressources marines, leur degré de résistance ou de résilience par exemple. Dans le chapitre suivant, nous verrons comment le nombre d'espèces et le nombre d'interactions peuvent jouer un rôle important dans le comportement des écosystèmes. Mais toutes les espèces n'ayant pas le même rôle dans les écosystèmes, nous aborderons également les conséquences théoriques des différences fonctionnelles entre les espèces sur la dynamique des écosystèmes.

II - LE RÔLE FONCTIONNEL DE L'ESPECE DANS L'ECOSYSTEME: QUELQUES NOTIONS DE BIODIVERSITE

II.1- Autour de la relation biodiversité-stabilité

Les relations entre la diversité des organismes vivants d'un écosystème et les propriétés de ce dernier, en particulier la relation biodiversité-stabilité, sont parmi les plus étudiées dans le domaine de l'écologie terrestre. Elles font également l'objet d'une des controverses les plus animées dans la recherche en écologie de ces trois dernières décennies (Johnson *et al.* 1996, Tilman 1999). Plusieurs courants de pensées peuvent être identifiés, faisant référence à différentes définitions de la diversité et de la stabilité et utilisant des approches différentes.

Les premiers argumentaires théoriques à ce sujet font l'hypothèse que les communautés écologiques les plus diversifiées et les plus complexes sont les plus stables. En 1955, MacArthur avance l'idée selon laquelle les densités de populations devraient être plus stables lorsque celles-ci font partie de réseaux trophiques complexes, *i.e.* comprenant beaucoup d'espèces et/ou d'interactions. Par analogie avec l'indice de diversité de Shannon et Weaver, l'auteur quantifie la stabilité des réseaux trophiques par la quantité d'information circulant le long des différents liens trophiques du réseau. Il en conclut qu'un assemblage d'espèces est stable (la notion de stabilité est ici employée dans le sens de résistance¹ du système) dans deux cas de figures: soit quand il comprend un grand nombre d'espèces dont les régimes alimentaires peuvent être peu diversifiés, soit quand il contient moins d'espèces mais que celles-ci sont polyphages. Ainsi, pour MacArthur, plus l'énergie d'un système peut emprunter de chemins différents pour atteindre un consommateur, moins les conséquences de la disparition d'un lien ou d'une espèce seront sévères pour la communauté. Elton (1958), Hutchinson (1959), Margalef (1968) et Odum (1969) adhèrent également à l'hypothèse de "diversité-stabilité", suggérant qu'une plus grande diversité, en termes de nombres d'espèces et d'interactions, permet une plus grande stabilité, avec des populations moins oscillantes et moins susceptibles d'être envahies par une espèce dite "exotique".

Ce consensus a été fortement remis en question au début des années soixante-dix avec l'étude mathématique du comportement de systèmes multispécifiques dynamiques. Gardner et Ashby (1970) et May (1972) sont parmi les premiers à avoir examiné la stabilité mathématique de systèmes multispécifiques complexes. Le problème mathématique revient à vérifier que le système constitué

¹ La réciproque du degré de changement induit par une perturbation comme la disparition d'une espèce (Pimm 1986).

d'un grand nombre d'équations de dynamique des populations couplées est globalement stable, c'est-à-dire que toutes les trajectoires des variables tendent vers un équilibre. Les auteurs montrent que la stabilité d'un système multisécifique ainsi définie décroît lorsque la taille du système (nombre d'espèces) et sa connectance² augmentent. Lorsque le nombre d'espèces et d'interactions augmentent, la région de transition entre la stabilité et l'instabilité devient extrêmement étroite. Utilisant différents modèles prédateurs-proie, DeAngelis (1975), Gilpin (1975), Pimm (1979) aboutissent à des conclusions similaires. Plus récemment, Michalski et Arditi (1999) montrent que plus la connectance et la richesse spécifique d'un système sont importantes, plus la probabilité d'occurrence d'explosions d'abondances spécifiques est importante.

Malgré cette controverse, relativement peu d'études expérimentales et empiriques ont parallèlement été consacrées aux relations entre diversité et stabilité. Ces études sont assez récentes et datent, pour la plupart, de la dernière décennie (*e.g.* McNaughton 1994, Silvertown *et al.* 1994, Tilman et Downing 1994, Naeem et Li 1997). Ainsi, à partir de données collectées sur 17 prairies du Parc National Serengeti de Tanzanie, McNaughton (1978) montre que plus la diversité spécifique est importante, plus les écosystèmes observés sont stables. Grâce au dispositif expérimental Ecotron à Silwood Park, Naeem *et al.* (1994) ont reconstitué artificiellement des écosystèmes terrestres, constitués de quatre niveaux trophiques: des producteurs primaires, des consommateurs primaires, des consommateurs secondaires et des décomposeurs. Trois niveaux différents de diversité sont expérimentés permettant aux auteurs d'observer une stabilité plus élevée pour les systèmes à plus forte diversité. De même, l'analyse de résultats portant sur 207 prairies du Minnesota, au Cedar Creek Natural History Area, permet de montrer que la biodiversité stabilise la biomasse totale des assemblages multisécifiques (Tilman 1996). Mais, comme le montrent les synthèses effectuées par Collins et Benning (1996) et Johnson *et al.* (1996), l'hypothèse de "diversité-stabilité" n'est pas toujours vérifiée par les études expérimentales: la diversité peut, dans certains cas, soit ne pas avoir d'effet apparent sur la stabilité, soit entraîner une déstabilisation des populations.

Une grande difficulté de généralisation de toutes ces études théoriques et expérimentales tient en grande partie à l'utilisation de définitions et d'indices de stabilité différents (McCann 2000). Selon McGillivray et Grime (1995), la stabilité d'un écosystème est sa capacité à (1) résister à un changement en maintenant une fonction à un certain niveau (résistance) et (2) rétablir des niveaux "normaux" d'une fonction après perturbation (résilience). Cette définition de la stabilité intervient par exemple dans les études de MacArthur (1955), Pimm (1984), Tilman et Downing (1994), Tilman

² La connectance mesure la complexité des assemblages multisécifiques, et correspond au rapport du nombre d'interactions entre les espèces au nombre d'interactions possibles (Pimm 1986).

(1996), Loreau et Behera (1999). La stabilité est également souvent définie intuitivement par opposition à la variabilité: un système est considéré comme étant stable si ses composantes ne varient pas trop dans le temps en réponse à des perturbations externes. Cette stabilité temporelle peut être mesurée par le coefficient de variation des variables d'état de l'écosystème (Pimm 1991, Tilman 1996, Tilman 1999). Pimm (1986) évoque également la persistance comme une caractéristique de la stabilité des systèmes, *i.e.* le temps que met une variable à changer de valeur, suite à une perturbation. L'étude de la stabilité mathématique des systèmes d'équations différentielles est encore différente puisqu'elle consiste à montrer l'existence d'un point fixe stable pour toutes les variables du système. Par analogie avec les conditions de stabilité des systèmes multispécifiques étudiés par May (1972), McNaughton (1978) a calculé un indice de stabilité en fonction de la connectance des systèmes, de leur richesse spécifique et de la force d'interaction interspécifique moyenne.

Puisqu'elles sont fondées sur différentes mesures et définitions de la stabilité, les études citées dans cette synthèse ne sont donc pas nécessairement contradictoires. La controverse existante met essentiellement en opposition les approches mathématiques d'une part, et les études empiriques et conceptuelles d'autre part. Tilman (1996) a tenté de concilier les résultats de son étude expérimentale avec ceux, *a priori* contradictoires, de May (1972). Il montre en effet que, contrairement à la stabilité globale des systèmes, la stabilité locale (ou la stabilité de chaque espèce) tend à décroître avec la diversité des assemblages étudiés. En effet, dans les assemblages contenant beaucoup d'espèces, lorsqu'une espèce ou plusieurs espèces diminuent en biomasse suite à une perturbation environnementale à laquelle elles sont sensibles, la biomasse d'autres espèces compétitrices doit théoriquement augmenter de manière compensatoire. C'est ce phénomène de compensation qui permettrait la stabilité globale du système et serait, en revanche, à l'origine de la variabilité individuelle des biomasses spécifiques. Selon l'auteur, cette stabilité ou variabilité locale des espèces se rapprocherait davantage de la notion de stabilité mathématique, telle qu'étudiée par Gardner et Ashby (1970), May (1972), ou DeAngelis (1975). La différence entre stabilité locale et stabilité globale est également soulignée par King et Pimm (1983). A l'aide d'un modèle mathématique reprenant les caractéristiques du système plante-herbivore étudié empiriquement par McNaughton (1977), les auteurs produisent des résultats similaires à ceux obtenus expérimentalement par McNaughton (1977), à savoir qu'une plus grande complexité stabilise certaines propriétés à l'échelle de l'écosystème.

II.2- Hypothèses sur le rôle fonctionnel de la diversité spécifique

L'hétérogénéité des résultats des différentes études concernant la relation stabilité-diversité des écosystèmes peut être mise en rapport avec l'existence d'hypothèses alternatives à l'hypothèse de diversité-stabilité, qui soulignent les différences fonctionnelles des espèces dans un écosystème (Figure 1.14).

Avec l'hypothèse "idiosyncratique", Lawton (1994, 1997) explique la possibilité d'absence de relations particulières entre la diversité spécifique et les propriétés du système. Il suggère en effet que les dynamiques de l'écosystème changent effectivement avec sa diversité mais que l'amplitude et la direction des changements est imprévisible car les rôles joués par les espèces dans l'écosystème sont complexes et variés.

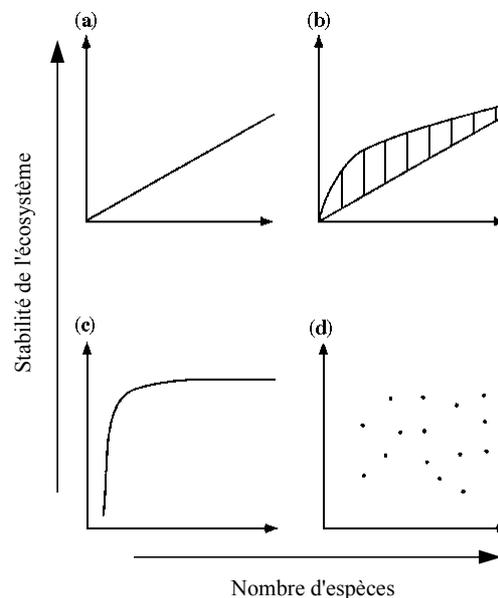


Figure 1.14: Hypothèses pour le rôle fonctionnel de la diversité spécifique dans les écosystèmes. (a) Hypothèse diversité-stabilité, (b) Hypothèse des rivets (Ehrlich et Ehrlich 1981), (c) Hypothèse de redondance (Walker 1992), (d) Hypothèse idiosyncratique (Lawton 1994). Repris de Johnson et al. (1996) et de Lawton (1994).

L'hypothèse des « rivets » suggère que la résistance de l'écosystème peut décroître avec le nombre d'espèces sans que les performances du système (en termes de production de biomasse par exemple) n'en soient apparemment affectées. Dans cette optique, les conséquences d'une perturbation peuvent être soudaines et drastiques, lorsque la résistance de l'écosystème atteint un seuil critique. Cette hypothèse a été introduite par Ehrlich et Ehrlich (1981) qui comparent les espèces d'un écosystème aux rivets d'un avion. La suppression progressive des rivets n'a pas de conséquences jusqu'à un certain seuil au-delà duquel la suppression d'un seul rivet entraîne l'effondrement de l'ensemble de l'écosystème. Les auteurs supposent que des extinctions d'espèces peuvent passer

inaperçues car il existerait une redondance au sein du système, générant ainsi une relation non-linéaire entre diversité et stabilité: "Ecosystems, like well-made airplanes, tend to have redundant subsystems and other design features that permit them to continue functioning after absorbing a certain amount of abuse" (Ehrlich et Ehrlich 1981).

L'hypothèse de redondance proposée par Walker (1992) s'inscrit dans la logique de l'hypothèse précédente (Johnson *et al.* 1996). Elle considère que certaines espèces sont capables d'étendre leurs fonctions dans l'écosystème afin de compenser la baisse d'abondance ou la disparition d'espèces similaires. Au cœur de ce concept est l'idée que l'écosystème est ségrégué en groupes fonctionnels au sein desquels les espèces possèdent des analogues fonctionnels, *i.e.* des espèces qui ont des effets similaires sur certains processus écosystémiques (Figure 1.15; Barbault et Hochberg 1992, Chapin III *et al.* 1992). Dans cette optique, tant que chaque groupe fonctionnel est représenté, des espèces peuvent disparaître sans que des effets soient nécessairement perçus sur les processus de l'écosystème³: "Redundant means surplus to requirements" (Lawton et Brown 1994).

Un effet important de la redondance est donc de fournir une « assurance » au système en tamponnant les effets de perturbations environnementales (Chapin III *et al.* 1992, Lawton and Brown 1994, Schulze et Mooney 1994, Solbrig 1994, Loreau 1996, Yachi et Loreau 1999). En effet, chaque espèce ne peut tolérer qu'une gamme limitée de conditions climatiques et biotiques et un quelconque changement en dehors de ces conditions peut entraîner son extinction. S'il existe plusieurs espèces au sein du même groupe fonctionnel, quelques espèces analogues sont supposées pouvoir survivre à ces changements, voire même augmenter leur production si elles étaient en compétition avec l'espèce affectée. Le groupe fonctionnel étant toujours représenté, ses fonctions au sein de l'écosystème seraient donc toujours assurées. Une deuxième fonction de la redondance est d'éviter les pertes de nutriments et d'énergie du système, rendant ainsi plus efficace son fonctionnement (Blondel 1995).

³ Certains auteurs opposent l'hypothèse des rivets et l'hypothèse de redondance (Chapin III *et al.* 1992, Lawton 1997) au sujet de l'effet d'une diminution de richesse spécifique sur certains attributs de l'écosystème (production de biomasse, stabilité). L'effet est pourtant qualitativement et théoriquement le même dans les deux hypothèses, à savoir qu'à partir d'un certain seuil, les processus écosystémiques sont brusquement affectés. Ce seuil de richesse spécifique est fixe pour un écosystème donné dans l'hypothèse des rivets. En revanche, il varie avec l'ordre de disparition des espèces dans l'hypothèse de redondance. Pour cette raison, il nous paraît plus juste d'invertir les figures proposées par Lawton (1994) pour l'hypothèse des rivets et l'hypothèse de redondance (Figure 1.14b et Figure 1.14c). En effet, la différence fondamentale entre les deux hypothèses est l'existence de groupes fonctionnels dans l'hypothèse de redondance: la disparition de la dernière espèce représentante d'un groupe fonctionnel n'aura pas le même effet que la disparition d'une espèce possédant encore des analogues fonctionnels. Une manière de concilier les deux hypothèses serait alors de considérer les espèces redondantes comme les rivets d'un groupe fonctionnel.

Par extension de cette hypothèse de redondance, on peut définir une espèce clé de voûte comme un groupe fonctionnel sans redondance (Chapin III *et al.* 1992, Figure 1.15). La perte de cette espèce provoquerait donc des changements massifs dans la structure et les processus de l'écosystème et pourrait précipiter beaucoup d'autres extinctions (Mills *et al.* 1993). Il est alors intéressant de noter que le statut clé de voûte peut être attribué ou retiré à une espèce suivant l'évolution du système. Une espèce redondante peut devenir une espèce clé de voûte du système si elle est la dernière représentante de son groupe fonctionnel.

Le concept d'espèce clé de voûte a été introduit par Paine (1966, 1969) à la suite de ses expériences sur les étoiles de mer prédatrices d'invertébrés benthiques. L'élimination expérimentale de l'étoile de mer *Pisaster ochraceus* d'une zone intertidale de la côte Pacifique nord-américaine a causé l'exclusion compétitive de sept espèces sur les quinze que comptait le peuplement, avec une explosion d'abondance de *Mytilus californianus*, qui était une des proies essentielles de l'étoile de mer (Paine 1966).

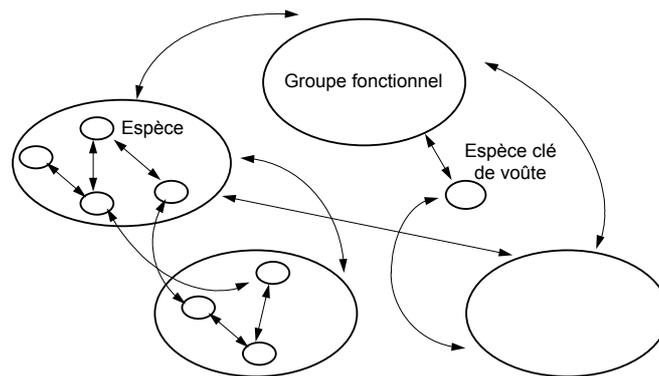


Figure 1.15: Structure théorique des écosystèmes selon l'hypothèse de redondance.

L'importance fonctionnelle supposée des espèces clés de voûte dans les écosystèmes en fait des cibles privilégiées pour la conservation de la biodiversité (Terborgh 1986, Bond 1994). Mais, contrastant avec ses implications potentielles fondamentales dans la gestion des écosystèmes, le concept d'espèce clé de voûte a souffert pendant longtemps d'un manque de clarté dans sa définition et dans son utilisation pratique (Simberloff 1991, Mills *et al.* 1993, Power *et al.* 1996, Lévêque 1997). Une première caractéristique des espèces clés de voûte est leur nombre très limité dans l'écosystème (Mills *et al.* 1993, Lawton et Brown 1994, Power *et al.* 1996).

Par souci de clarification, Mills *et al.* (1993) proposent une classification des types d'espèces clés en cinq catégories⁴: les prédateurs, les proies, les mutualistes, les hôtes et les modificateurs. Dans le même esprit, Power *et al.* (1996) proposent un indice permettant de mesurer la force de l'effet d'une espèce dans un écosystème (son importance communautaire) afin d'identifier plus rationnellement les espèces clés d'un écosystème. L'hypothèse sous-jacente de cet indice d'importance communautaire est que l'impact des espèces clés sur l'écosystème est disproportionné par rapport à leurs abondances, ce qui les distingue des espèces dominantes en abondance.

Les différentes hypothèses émises sur le rôle des espèces dans un écosystème montrent que des écosystèmes comportant un même nombre d'espèces peuvent avoir des structurations fonctionnelles différentes. Les difficultés rencontrées par les écologistes pour analyser les écosystèmes, les comparer entre eux et établir des relations générales entre leur diversité et leur stabilité, sont probablement dues à ces différences de structurations fonctionnelles.

Tout comme pour la stabilité, le choix de l'indicateur de biodiversité utilisé est donc fondamental. Nous n'exposerons pas dans le détail l'ensemble des mesures de biodiversité développées et utilisées en écologie, car ce domaine de recherche se situe un peu en marge de notre travail. Seules les plus classiques seront présentées ici.

Ainsi, le nombre d'espèces d'un peuplement ou richesse spécifique est une mesure directe et intuitive considérant l'espèce comme unité fondamentale de la biodiversité (Gaston 1996). Elle peut indirectement refléter des aspects fonctionnels de la biodiversité des écosystèmes: Lawton (1997) suppose par exemple que la redondance d'espèces est probable dans les écosystèmes très riches en espèces. Le nombre d'espèces est toutefois une mesure insuffisamment précise de la composition quantitative et de la structuration d'un peuplement (Cansela da Fonseca 1993, Barbault 1995). A densité et richesse spécifique égale, deux peuplements de même composition spécifique peuvent présenter des structures très différentes (Figure 1.16). Le concept de diversité spécifique (ou diversité

⁴ Différents types d'espèces-clés peuvent être distingués (Mills *et al.* 1993, Bond 1994):

- Les prédateurs clés consommant préférentiellement une espèce proie, qui, sans contrôle, serait capable d'exclure (par compétition ou prédation) d'autres espèces (Paine 1966, 1969, Estes 1995).
- Les proies clés capables de supporter de fortes pressions de prédation et sur lesquelles un prédateur peut se reporter lorsque l'abondance de sa ou ses proie(s) préférentielle(s) est trop faible. Cette possibilité de report permettrait à des espèces proies à faible taux de croissance de ne pas disparaître (Holt 1977, Noy-Meir 1981).
- Les mutualistes clés décrits par Gilbert (1980) comme des liens mobiles assurant des fonctions de pollinisation et de dispersion des semences végétales.
- Les hôtes clés qui sont des plantes procurant des ressources vitales pour certaines espèces spécialistes comme les lianes mobiles. Terborgh (1986) suggère que les noix de palmiers, les figues sont des ressources clés pour un grand nombre d'espèces frugivores de la forêt équatoriale du Pérou.
- Les modificateurs clés qui, par leur action physique ou biochimique sur l'environnement, affectent les caractéristiques de l'habitat.

spécifique alpha selon Walker (1992)) se substitue alors à celui de simple richesse spécifique en prenant en compte les abondances relatives des différentes espèces.

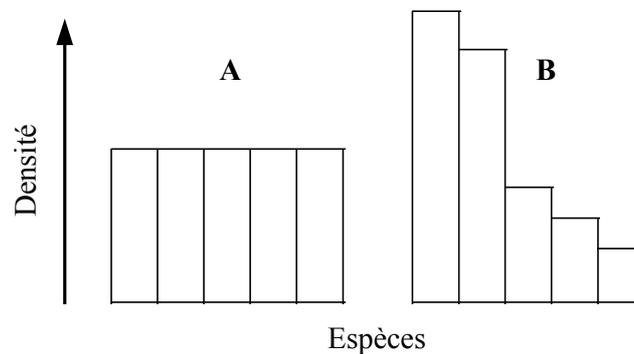


Figure 1.16: Les peuplements A et B ont des richesses spécifiques et des densités similaires mais ont des diversités spécifiques différentes. Le peuplement A est plus diversifié que le peuplement B dont trois espèces sont de faible effectif (repris de Barbault 1995).

Ces indices qui prennent en compte à la fois la richesse spécifique ainsi que la répartition des effectifs entre les espèces (la régularité spécifique ou "evenness" en anglais, selon Pielou 1969) sont nommés mesures cardinales de la biodiversité par Cousins (1991). Une première mesure de la diversité spécifique est liée au processus de recensement: selon la vitesse à laquelle le nombre d'espèces augmente avec le nombre d'individus recensés, la diversité est plus ou moins importante (Frontier et Pichod-Viale 1993). On obtient alors une courbe aire-espèces qui représente la croissance du nombre d'espèces inventoriées en fonction de l'effort d'échantillonnage qui peut être soit le nombre d'individus examinés, soit le volume ou la surface de milieu échantillonné. Plus la pente de la courbe est élevée, plus la diversité est élevée. L'indice de Shannon, dérivé de la théorie de l'information, fait également partie des mesures cardinales de la biodiversité. Cet indice, qui est un des plus utilisés pour mesurer la diversité spécifique (Magurran 1988, Barbault 1995), s'exprime de la manière suivante:

$$H' = -\sum_{i=1}^S p_i \log_2 p_i$$

où S est le nombre d'espèces de l'assemblage considéré, p_i est la proportion de l'effectif de l'espèce i dans l'assemblage. H' est une quantité positive prenant une valeur nulle lorsqu'une seule espèce est représentée et sa valeur maximale ($H'_{\max} = \log_2 S$) lorsque toutes les espèces ont la même abondance. La régularité d'un assemblage multispécifique étant le rapport de sa diversité à la diversité maximale, l'indice de diversité H' est donc le produit de la régularité par le logarithme de la richesse spécifique.

L'intérêt des indices de diversité spécifique cardinaux est de permettre des comparaisons globales de peuplements différents ou des états successifs d'un même peuplement (Barbault 1995) mais ils ne rendent pas compte des structures fonctionnelles, c'est-à-dire des modalités d'organisation des peuplements. Les mesures cardinales de la diversité consistent simplement à "additionner" le nombre d'espèces d'une certaine manière, en considérant que les espèces d'un assemblage sont équivalentes, aussi bien du point de vue de leurs caractéristiques biologiques que de leurs rôles fonctionnels dans l'écosystème (Cousins 1991). En revanche, les mesures ordinales qui classent les espèces dans un certain ordre, reflètent la condition que les espèces sont différentes. Les diagrammes rang-fréquence sont des mesures ordinales de diversité et permettent de compléter les analyses effectuées à partir des indices cardinaux, en fournissant une représentation graphique des deux aspects fondamentaux de la diversité spécifique, à savoir la richesse spécifique et la régularité (Frontier et Pichod-Viale 1993). Par contre, les diagrammes rang-fréquence ne différencient les espèces que par leur abondance, et ne reflètent donc pas de structure fonctionnelle particulière. Ainsi, si les abondances des espèces d'un assemblage sont approximativement égales, les espèces sont implicitement considérées équivalentes. La notion de diversité fonctionnelle demeure donc, en pratique, relativement floue (Martinez 1996) mais elle peut être mise en rapport avec le cadre théorique développé précédemment sur la structuration des écosystèmes en groupes fonctionnels et le rôle des espèces redondantes et des espèces clés de voûte. Steele (1991), définit la diversité fonctionnelle comme "the variety of different responses to environmental change, especially the diverse space and time scales with which organisms react to each other and to the environment". Cette notion de diversité fonctionnelle est de plus en plus évoquée dans la littérature écologique. Ainsi, Johnson *et al.* (1996) mettent en question la pertinence de la définition des groupes fonctionnels fondée sur de simples critères taxonomiques. Pour Tilman (1999), "Diversity [...] is both a measure of the chance of having certain species present in a system and a measure of the variation in species traits in an ecosystem". Dans leurs simulations de systèmes multispécifiques (cf. chapitre I.2.3.1), Wilson *et al.* (1991a) observent que dans le cas où les paramètres démographiques des populations sont similaires, les dynamiques spécifiques sont chaotiques et les pics de production sont en phase: la biomasse du système varie donc énormément. En revanche, lorsque les paramètres des populations sont tels qu'il y a une diversité fonctionnelle au sein des espèces, la biomasse totale du système est stabilisée.

Récemment, des mesures de diversité ordinales ont été proposées pour prendre en compte les effets "distance taxonomique" ou "distance fonctionnelle" (Cousins 1991). L'effet de la distance taxonomique repose sur l'hypothèse que la classification phylogénétique des espèces reflète des différences anatomiques et morphologiques qui sont importantes pour évaluer la biodiversité fonctionnelle d'un peuplement. Ainsi, un peuplement constitué de 10 espèces congénériques serait

fonctionnellement moins diversifié qu'un peuplement de 10 espèces de genres ou de familles différentes (Barbault 1995). Vane-Wright *et al.* (1991) utilisent par exemple la classification taxonomique pour calculer un indice de diversité. Le principe de la méthode est de classer les espèces le long d'une arborescence phylogénétique. Un indice I est attribué à chaque espèce, représentant le nombre de branches aboutissant à l'espèce considérée. En divisant la somme des valeurs de I (la diversité totale du système) par la valeur I de l'espèce considérée, on obtient la contribution relative de chaque taxon à la diversité totale. Une autre manière d'aborder la diversité fonctionnelle est d'établir le spectre de taille d'un écosystème, *i.e.* de compter le nombre d'individus ou d'espèces dans une classe de taille ou de poids corporel (Cousins 1991). L'hypothèse sous-jacente à la considération de cette métrique est que l'organisation trophique d'un système est liée à des différences morphométriques entre les espèces (Barbault 1995). En effet, les différences observées entre les spectres de proies de différents prédateurs résulteraient, le plus souvent, de différences similaires dans les tailles des composantes corporelles impliquées dans le processus de prédation (taille de mâchoires, longueur corporelle...). En considérant les interactions trophiques comme étant essentielles dans les écosystèmes, l'organisation des peuplements en taille peut donc être considérée comme une expression globale indirecte de leur structure fonctionnelle. Les espèces étant considérées différemment suivant la classe de taille à laquelle elles appartiennent, dans chaque classe de taille, des indices cardinaux peuvent être utilisés. Dans cette optique, le nombre d'espèces de tailles différentes par exemple donnerait une bonne image de la diversité fonctionnelle de l'écosystème (Cousins 1991). Dans la partie suivante, nous montrerons en particulier que dans les écosystèmes marins, la taille des organismes joue un rôle fonctionnel déterminant dans les interactions trophiques.

CONCLUSION

Depuis près de quatre décennies, un certain nombre de modèles multispécifiques ont été développés en halieutique. Ceux-ci peuvent être, schématiquement, classés dans deux grandes catégories d'approches. La première, qu'on peut qualifier de réductionniste, regroupe les modèles qui cherchent à affiner les connaissances acquises au niveau monospécifique, en couplant les dynamiques d'un nombre limité d'espèces (nombre limité pour des raisons pratiques essentiellement). La deuxième, qu'on peut qualifier de holiste, concerne les approches qui s'intéressent aux propriétés macroscopiques de l'écosystème sans modéliser explicitement les dynamiques spécifiques. Cette deuxième catégorie comprend donc des modèles plus exhaustifs en terme de nombre de composantes spécifiques prises en compte, mais moins détaillés au niveau spécifique. De manière alternative, nous tentons de concilier ces deux niveaux d'appréhension des dynamiques des populations exploitées dans le modèle halieutique multispécifique "OSMOSE" (Object-oriented Simulator of Marine ecOSystems Exploitation), dont l'élaboration est le point central de la thèse. Les processus d'interactions y sont explicités dans le but d'étudier les propriétés émergentes d'assemblages comprenant potentiellement un grand nombre d'espèces.

Actuellement, essentiellement deux modèles multispécifiques sont utilisés dans la communauté scientifique halieutique: la MSVPA, d'une part, (Andersen et Ursin 1977, Helgason et Gislason 1979, Pope 1979) qui appartient à la première catégorie de modèles que nous avons définie, et le modèle ECOPATH d'autre part, qui appartient à la seconde (Polovina 1984, Christensen et Pauly 1992). Le succès de la MSVPA tient principalement à sa possibilité d'utilisation opérationnelle pour l'évaluation des populations exploitées. Ce modèle fournit en effet un outil pour affiner l'estimation des taux de mortalité naturelle des poissons et diagnostiquer les effets de certaines mesures de gestion telles que la limitation des tailles de mailles ou la mise en place de quotas. Un travail considérable a été entrepris pour appliquer le modèle à l'écosystème de la Mer du Nord et a permis d'améliorer sensiblement les connaissances de sa structure trophique (Kerr et Ryder 1989). Cependant, la quantité d'informations biologiques et écologiques nécessaires rend le modèle difficile à appliquer à un grand nombre d'espèces et à d'autres écosystèmes. Le modèle ECOPATH a, quant à lui, été développé pour estimer, de manière globale, les flux trophiques au sein des écosystèmes. Appliqué à de nombreux écosystèmes marins variés tels que les écosystèmes d'upwelling (Shannon et Jarre-Teichmann 1999), coralliens (Arias-Gonzales *et al.* 1997), océaniques (Christensen et Pauly 1998) ou côtiers (Christensen et Pauly 1992), ECOPATH permet de représenter la structure trophique globale des écosystèmes marins, permet l'étude de certains indices écosystémiques et en cela, a permis d'obtenir des résultats importants sur le fonctionnement et l'état des écosystèmes marins (*e.g.* Pauly *et al.* 1998). Cette approche

macroscopique ne facilite toutefois pas les comparaisons avec les procédures classiques d'évaluation des stocks marins, ni l'étude de certains indices écosystémiques tels que le spectre de taille et autres indices de biodiversité qui requièrent plus de détails sur les caractéristiques démographiques et/ou morphométriques des populations. C'est dans ce contexte qu'a été conçu notre modèle multispécifique qui, pour être complémentaire des approches multispécifiques développées jusqu'à présent en halieutique, devra répondre à certains impératifs:

- l'approche devra associer et articuler le niveau des dynamiques spécifiques au niveau macroscopique de celles de l'écosystème et de la biodiversité;
- la prise en compte et l'étude de la biodiversité des écosystèmes, en particulier de la richesse spécifique, devra être possible. Le modèle devra donc permettre l'étude des dynamiques simultanées d'un grand nombre d'espèces en interaction;
- l'intégration des informations nécessaires à une comparaison éventuelle des résultats du modèle avec ceux obtenus avec des modèles classiques d'évaluation des stocks, qui détaillent les dynamiques spécifiques. En particulier, la VPA monospécifique qui est le modèle le plus couramment utilisé pour l'évaluation des stocks exploités dans différents écosystèmes mondiaux, permet d'analyser les dynamiques de populations structurées en âge. Le modèle proposé devra donc pouvoir permettre le suivi dans le temps des variables correspondantes (effectifs, dont recrutement, et mortalités par espèce et par âge).
- dans la mesure du possible, l'utilisation d'informations biologiques et écologiques largement disponibles dans la littérature sera privilégiée, afin d'avoir, ultérieurement, la possibilité d'appliquer le modèle à différents écosystèmes.

Nous avons vu, d'autre part, qu'il est important de pouvoir étudier des réseaux trophiques de manière exhaustive en terme de nombre d'espèces, pour pouvoir comprendre certains des traits observés à l'échelle des communautés. En effet, prendre en compte la biodiversité des écosystèmes, à partir d'indices variés, de la richesse spécifique au spectre de taille, peut permettre d'améliorer notre connaissance et notre compréhension du fonctionnement des écosystèmes. Ainsi, pour résumer, la notion de biodiversité a deux implications majeures pour la gestion des systèmes d'exploitation halieutiques.

La première est que la biodiversité semble intimement liée aux propriétés des écosystèmes que sont la stabilité, la résistance et la résilience. Elle permet en effet une certaine marge d'adaptation aux perturbations, notamment d'adaptation aux effets de la mortalité par pêche. Comme le précisent Schulze et Mooney (1994): "full ecosystem function can be maintained with reduced numbers of

species in most ecosystems, but species diversity may be important for the survival of communities in fluctuating environments".

En outre, si la biodiversité semble jouer un rôle dans la stabilité globale du système confronté à des perturbations externes (exploitation, variabilité environnementale), elle est également liée à une variabilité des dynamiques spécifiques et à des "surprises" locales dont les exemples ne manquent pas en halieutique. L'objectif des différentes politiques de gestion de l'exploitation des ressources halieutiques est alors, bien souvent, de chercher à réduire cette variabilité locale qui est à l'origine de problèmes et de crises périodiques de l'exploitation. Toutefois, d'après Holling (1973), de tels modes de gestion cherchant à stabiliser les captures au niveau spécifique pourraient aboutir progressivement à une perte de résistance de l'écosystème face aux perturbations anthropiques ou environnementales. En effet, les facteurs externes à la ressource ne suffisent pas à déterminer (et donc prédire) un futur unique. Un écosystème, ensemble complexe par nature, peut se structurer de différentes manières dépendant des composantes du système et de leurs interactions. Dans ce contexte, l'importance de la prise en compte de la biodiversité dans la gestion des ressources marines peut être résumée ainsi: "The key problem is not the preservation of a particular set of species now threatened by extinction, but the conservation of the resilience of those ecosystems on which human activity depends and the ability of those systems to continue to provide valued ecological services" (Hammer *et al.* 1993).

DEUXIEME PARTIE: DEMARCHE

Hypothèses et méthode de modélisation

INTRODUCTION

Les objectifs de modélisation que nous avons exposés en conclusion de la partie précédente relèvent de considérations pratiques. Nous avons en effet identifié les contraintes permettant de définir quel type de modèle pourrait se révéler complémentaire des approches multispécifiques existantes. Nous avons notamment souligné la nécessité de pouvoir étudier l'influence de la biodiversité sur les dynamiques des populations et des écosystèmes.

Dans la partie présente, l'objectif est de présenter les bases théoriques du modèle OSMOSE (Object-oriented Simulator of Marine ecOSystems Exploitation), que nous détaillerons en troisième partie, pour représenter le fonctionnement des communautés multispécifiques marines. Dans la démarche de construction du modèle, il s'agit tout d'abord d'identifier les hypothèses fortes permettant de rendre compte des phénomènes observés dans les écosystèmes marins. Nous tenterons pour cela, tout au long des chapitres III.2 et III.3, de mettre en évidence les grands traits qui semblent caractériser les réseaux trophiques marins, les différenciant notamment des réseaux trophiques terrestres. Nous montrerons par exemple que pour tous les téléostéens, les oeufs et les larves se situent à la base des niveaux trophiques piscivores (Jones 1982). Ainsi, deux espèces peuvent être simultanément prédatrices et proies de l'une comme de l'autre suivant le stade considéré durant leur cycle de vie. De fait, la morue de la mer du Nord est connue pour être un prédateur du hareng (Daan 1973) mais elle en est aussi une proie puisque le hareng, à l'état adulte, se nourrit des stades pré-recrues de morue (Stokes 1992). D'autres phénomènes, comme l'omnivorie et le cannibalisme, peuvent être mis en évidence chez les poissons (chapitre III.2). Il sera alors montré, de manière cohérente avec ces différentes observations, que la taille corporelle semble être un facteur structurant essentiel dans l'établissement des relations de prédation chez les poissons. A ce propos, Ursin (1973) fait remarquer que "...[fish] stomach contents do not by themselves necessarily rank prey according to the fundamental feeding preferences of the fish, nor of the absolute or long-term relative abundances of their prey in the environment. Rather, stomach contents are a simple function of local prey availability and suitability, this latter often simply being a function of size...".

Donner à la taille corporelle un rôle fonctionnel central dans le fonctionnement des communautés piscivores marines est l'hypothèse forte qui est à la base de notre travail. C'est en effet son choix qui permet de répondre aux objectifs de modélisation évoqués dans la partie précédente, et qui détermine l'approche modélisatrice que nous avons choisie, et que nous exposerons dans le chapitre IV.

III- NOTRE HYPOTHESE: LA TAILLE CORPORELLE DES POISSONS JOUE UN ROLE DETERMINANT DANS LES INTERACTIONS TROPHIQUES

L'importance fonctionnelle de la taille corporelle des organismes est à l'heure actuelle un des aspects les plus étudiés en écologie animale et en biologie évolutive (Blackburn et Gaston 1994; Blumenshine *et al.* 2000). Elle est en effet une variable descriptive simple à mesurer, permettant de différencier les individus d'espèces différentes ou appartenant à une même espèce, et de rendre compte d'un grand nombre de traits physiologiques, écologiques et démographiques des populations animales (Peters 1983, Schmidt-Nielsen 1984, Barbault 1988, Brown et Maurer 1989, Reiss 1989, Begon *et al.* 1996). De nombreux arguments concourent à considérer la taille des organismes comme une donnée écologique fondamentale. Ils sont à la base d'une écologie de la taille (Cousins 1994) dont les fondements ont été développés à la fois en écologie terrestre et aquatique. Au sein de ce large domaine d'investigations, nous présenterons brièvement les relations qui lient la taille des organismes à certaines caractéristiques fondamentales des populations (chapitre III.1 et III.3). Nous développerons plus particulièrement la présentation des arguments en faveur du rôle majeur de la taille corporelle dans les interactions trophiques des écosystèmes marins (chapitre III.2). Nous montrerons notamment que les processus liés à la taille sont relativement homogènes pour les communautés de poissons piscivores pélagiques et démersaux, et qu'ils permettent de mieux comprendre les structures trophiques et démographiques observées spécifiquement dans le milieu marin.

III.1- Taille corporelle et traits d'histoire de vie

Il existe une littérature importante concernant l'influence de la taille corporelle sur les caractéristiques morphologiques et physiologiques des animaux (*e.g.* Schmidt-Nielsen 1984, Harvey et Pagel 1991, Kooijman 1993). Peters (1983) a par exemple rassemblé plus de 1000 relations allométriques¹ pour divers paramètres et espèces et suggère que la taille corporelle d'un organisme détermine un grand nombre de paramètres biologiques importants dans son cycle de vie. Ceux-ci incluent le taux métabolique, le taux de reproduction et la ration alimentaire. A titre d'exemple, la Figure 2.1a montre, pour une grande variété d'organismes allant des microorganismes jusqu'aux baleines, une forte corrélation entre le temps de maturation et le poids individuel.

¹ Une relation allométrique est une relation dans laquelle une propriété physique ou physiologique d'un organisme varie en fonction de la taille corporelle (Begon *et al.* 1996). Plus spécifiquement, les équations allométriques sont de la forme suivante (Schmidt-Nielsen 1984): $y = a x^b$ ou $\log y = \log a + b \log x$, où y représente une variable biologique donnée et x représente la taille corporelle au sens large (longueur, poids).

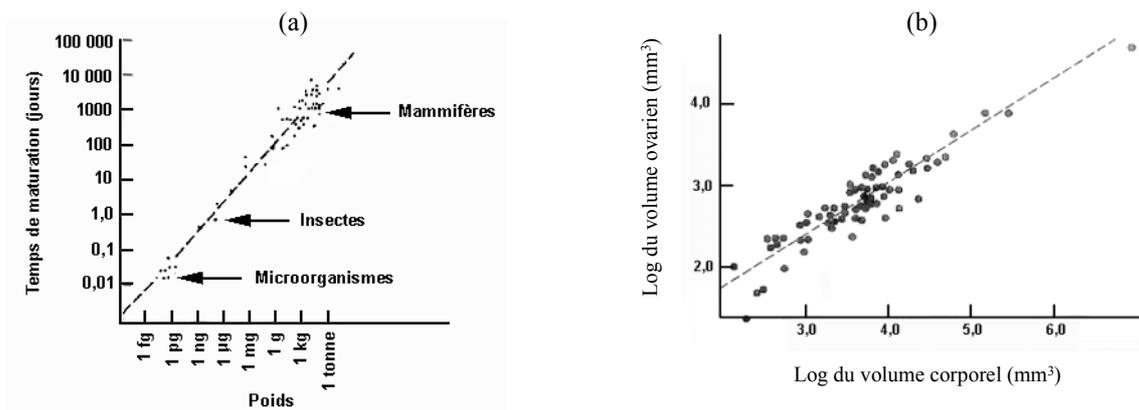


Figure 2.1: Exemples de relations allométriques. (a) Temps de maturation en fonction du poids corporel pour différents groupes taxonomiques, en échelles logarithmiques. (b) Logarithme du volume ovarien en fonction du volume corporel total. (Repris de Begon *et al.* 1996).

La Figure 2.1b fournit un autre exemple de relation allométrique entre la taille corporelle moyenne de différentes espèces de salamandres (plus précisément le volume corporel) et le volume dédié à la reproduction. De telles relations allométriques peuvent être ontogéniques (les changements ont lieu au cours du développement d'un organisme) mais elles sont pour l'essentiel phylogéniques (Begon *et al.* 1996). Ainsi, comme la taille moyenne des organismes est déterminée phylogénétiquement, d'autres traits de vie liés à la taille le sont également. Cousins (1994) va même jusqu'à faire correspondre la découverte de l'allométrie à la découverte de la taxonomie, puisque les relations allométriques permettent de caractériser précisément les groupes taxonomiques. Utiliser des paramètres biologiques fondés sur la taille individuelle pour représenter des catégories taxonomiques, fournirait ainsi un moyen de modéliser des communautés entières d'espèces terrestres et marines (Cousins 1985).

III.2- Taille corporelle et interactions trophiques

Les relations allométriques évoquées dans le chapitre précédent sont des processus individuels relevant de l'autoécologie (Peters 1983). Néanmoins, bien que liés à la taille individuelle, certains de ces processus sont également conditionnés par les interactions avec les autres individus et avec l'environnement au sens large (citons par exemple les processus d'ingestion, de croissance ou de reproduction). L'ingestion représente une mortalité pour les autres individus, la croissance et la reproduction représentent de la production dans un contexte macroscopique, de l'énergie disponible pour d'autres individus.

Le processus d'interaction directe majeure entre les individus et entre les espèces, la prédation, est également dépendant de la taille des organismes.

La taille corporelle contraint en effet très largement le processus de nutrition, notamment en ce qui concerne les besoins énergétiques de l'animal, la gamme de ses proies potentielles et sa propre vulnérabilité à la prédation (Barbault 1988, Cousins 1994). Cousins (1985) fait d'ailleurs explicitement intervenir la taille des organismes dans la définition générale de la prédation qu'il propose: le processus de consommation de petits hétérotrophes par de plus grands hétérotrophes. Les besoins énergétiques des individus et l'énergie représentée par une proie relevant des processus allométriques individuels, nous ne nous intéressons, dans ce chapitre, qu'aux questions liées au rôle direct de la taille corporelle dans les interactions trophiques.

La gamme de proies dont une espèce peut se nourrir dépend largement de ses caractéristiques morphométriques. Il est en effet couramment observé pour différents groupes taxonomiques que la taille moyenne des proies consommées augmente avec la taille corporelle du prédateur (Wilson 1975, Peters 1983, Vezina 1985, Barbault 1988, Barbault 1995). Mais les observations effectuées apparaissent souvent faiblement corrélées (Barbault 1988). Pour les organismes terrestres, la variabilité semble être essentiellement interspécifique. Sur un jeu de données concernant 103 espèces de vertébrés terrestres, Peters (1983) montre qu'en moyenne, la taille des prédateurs augmente avec celle de leurs proies. Un examen précis de la relation révèle également que la gamme de tailles de proies potentiellement exploitables par un prédateur augmente avec sa taille corporelle (Figure 2.2). En effet, si la limite supérieure des tailles de proies augmente rapidement avec la taille du prédateur, il n'en est pas de même pour la taille moyenne et surtout pour la limite inférieure des tailles des proies. Ainsi, une grande incertitude réside dans la détermination de la taille moyenne des proies d'une espèce prédatrice terrestre de grande taille.

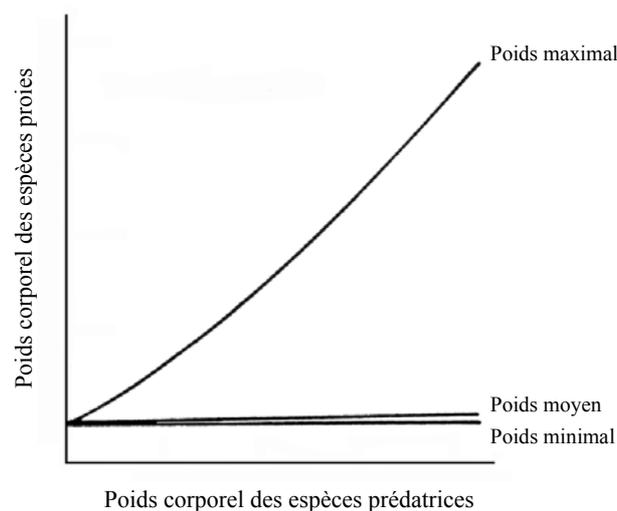


Figure 2.2: Représentation schématique de la relation entre le poids corporel des prédateurs et le poids maximal, moyen et minimal de leurs proies. Cette relation est établie à partir de données concernant 103 espèces de vertébrés terrestres (adapté de Peters 1983).

Il peut arriver également que des prédateurs de taille similaire et de même identité taxonomique présentent des différences dans les tailles de proies ingérées. Cette variabilité intraspécifique semble caractériser davantage les communautés aquatiques que les communautés terrestres. Cohen *et al.* (1993) montrent en effet que, pour une espèce donnée, la corrélation entre la taille du prédateur et celle de ses proies est plus forte dans les réseaux trophiques terrestres que dans les réseaux trophiques aquatiques.

Les différences morphologiques entre les prédateurs terrestres et aquatiques ont des répercussions sur les modes d'alimentation (Liem 1990, Blumenshine *et al.* 2000), et donc vraisemblablement sur les relations existant entre la taille d'un prédateur et celle de ses proies. Davantage de spécificité non seulement morphométrique mais également morphologique et physiologique existerait entre un prédateur et sa (ses) proie(s) dans le milieu terrestre (Kerr 1974, Frontier et Pichod-Viale 1993). En revanche, dans le milieu marin pélagique, la taille corporelle est considérée comme étant le facteur prédominant dans le processus de prédation et le succès de capture des proies (Laevastu et Larkins 1981, Miller *et al.* 1988, Bundgaard et Sparholt 1992, Fuiman 1994, Cowan *et al.* 1996, Bax 1998, Lundvall *et al.* 1999). Sheldon *et al.* (1977) fournissent une explication à ce phénomène, liée au milieu dans lequel évoluent les organismes aquatiques. Un poisson vit dans un milieu 800 fois plus dense que l'air où seule une morphologie corporelle fuselée lui permet des déplacements actifs efficaces (Marshall 1971 cité par Sheldon *et al.* 1977). Dans ce contexte, le développement d'appendices qui pourraient être utilisés pour saisir et capturer des proies de grande taille n'est pas courant chez les poissons. Ainsi, un poisson prédateur, pour pouvoir consommer sa proie, doit disposer d'une mâchoire suffisamment grande pour pouvoir l'avaler entièrement. La taille de la mâchoire étant liée en moyenne au diamètre du corps et donc, en raison des contraintes hydrodynamiques, à sa taille (Aleyev 1977, Bone *et al.* 1999), c'est donc la taille du prédateur qui détermine clairement la taille de ses proies. Les contraintes structurelles imposées par un mode de vie entièrement aquatique permettant moins de variabilité morphologique que dans le milieu terrestre (la plupart des poissons pélagiques et démersaux ont une forme corporelle proche), il est donc logique que, chez les poissons, le rapport moyen de la taille du prédateur à celle de sa proie soit relativement constant d'une espèce à une autre. De la même manière, bien que les organismes planctoniques aient des morphologies très variables selon les espèces et les stades, il semble qu'en raison des contraintes dues à la viscosité de l'eau sur le processus de préhension des proies, la prédation soit également essentiellement déterminée par le rapport de la taille de l'organisme prédateur à celle de sa proie (Brooks et Dodson 1965, Mann et Lazier 1991).

Smetacek (1999) a récemment dédié un article aux travaux de Hensen qui fut le premier à réaliser à la fin du XIX^{ème} siècle que dans les océans, les plus petits organismes, en l'occurrence le phytoplancton, étaient à la base de tout le "métabolisme de la mer". Cette idée, révolutionnaire pour l'époque, est rappelée ici pour souligner que l'hypothèse du transfert d'énergie des petites tailles vers les plus grandes est valable pour la majeure partie des organismes pélagiques marins, du phytoplancton aux poissons, jusqu'aux mammifères marins de très grande taille, *i.e.* de la production primaire jusqu'aux niveaux trophiques les plus élevés, ce qui est loin d'être une généralisation possible dans le milieu terrestre. A ce propos, Frontier et Pichod-Viale (1993) font remarquer d'une part, que les plantes terrestres sont consommées par un large éventail d'herbivores, de taille plus petite ou plus grande que la plante consommée, et d'autre part, que les ressources prélevées sur la plante sont variées, allant des racines aux feuilles, en passant par le bois, les graines ou les organes de réserve. On peut remarquer en revanche que le mode d'alimentation des organismes pélagiques peut s'apparenter à celui des oiseaux qui semble obéir également aux contraintes de taille corporelle. En effet, on peut observer chez les oiseaux, comme chez les poissons, une convergence morphologique liée à la nécessité de déplacement des animaux dans leur milieu (développement d'ailes et absence d'appendices de capture ou de préhension de la nourriture). Newton (1967 cité par Barbault 1995) a représenté le spectre d'utilisation des graines de différentes espèces de fringilles granivores en Angleterre. Il existe une relation positive entre la taille des graines consommées et l'épaisseur du bec des oiseaux (Figure 2.3).

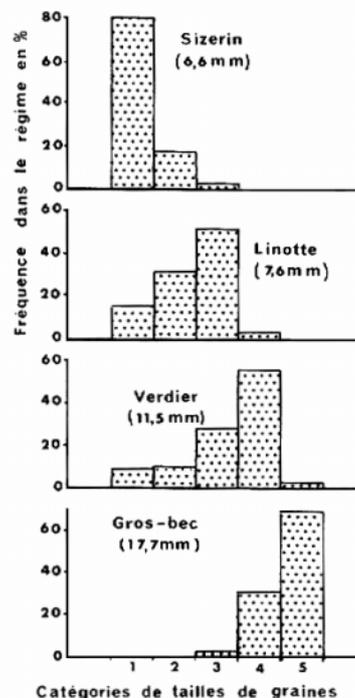


Figure 2.3: Spectres alimentaires en taille dans une guildes de fringilles granivores en Angleterre (Repris de Barbault 1995).

Si, dans le milieu marin, une conséquence de la contrainte de la taille corporelle dans le processus de prédation est la réduction de la variabilité interspécifique du ratio moyen de la taille du prédateur sur celle de ses proies, cela n'exclut naturellement pas l'existence d'une variabilité individuelle ou intra-spécifique des tailles de proies ingérées par un prédateur comme nous l'avions évoqué au début de ce chapitre. En effet, la contrainte physique agit essentiellement sur la limite supérieure de la taille des proies préhensibles par un prédateur (Lundvall *et al.* 1999). La gamme de tailles de proies ingérées par un prédateur reflèterait donc la présence, dans son environnement, de proies de tailles inférieures à cette limite (Blumenshine *et al.* 2000).

Ainsi, le mode d'alimentation des poissons pélagiques piscivores peut être qualifié d'opportuniste, la composition de la nourriture dépendant moins de l'identité taxonomique des proies potentielles que du rapport de la taille du prédateur à celles de ses proies, et de leurs abondances relatives dans l'environnement du prédateur (Bond 1979, Laevastu et Larkins 1981, Meyer et Smale 1991, Blumenshine *et al.* 2000). Une première conséquence de cette hypothèse d'opportunisme de prédation déterminée par la taille corporelle est, de fait, que le spectre des proies potentiellement capturables est plus large pour les prédateurs de grande taille que pour ceux de plus petites tailles. En outre, l'opportunisme de prédation permet de percevoir le fonctionnement des réseaux trophiques sous un angle particulier, en rendant compte de certains phénomènes observés dans différents écosystèmes marins.

En particulier, il est fréquemment reporté que la composition spécifique des régimes alimentaires des poissons varie de manière importante dans le temps et l'espace pour une même espèce (*e.g.* Crawford 1987, Payne *et al.* 1987, Armstrong *et al.* 1991, Caverivière 1993a, Dunnett 1996).

Un phénomène tout aussi remarquable est l'existence de cannibalisme qui peut représenter chez certaines espèces de poissons une part non négligeable du régime alimentaire (Daan 1976, MacCall 1981). Ceci est par exemple le cas de la morue de la Mer Baltique (Neuenfeldt et Köster 2000, Uzars et Plikshs 2000), du lieu de l'Alaska (Wespestad *et al.* 2000). Dans l'écosystème du Benguela (Afrique du sud), des études ont pu mettre en évidence son importance chez le merlu *Merluccius paradoxus* (Payne *et al.* 1987, Punt *et al.* 1992) et chez l'anchois *Engraulis capensis* (Alheit 1987, Valdes *et al.* 1987). De la même manière, Mito (1972 cité par Laevastu et Larkins 1981) fournit des chiffres assez édifiants concernant la part de cannibalisme pour le lieu jaune de la mer de Bering: le cannibalisme représenterait un pourcentage maximal de 71% du régime alimentaire des poissons de 24 à 37 cm, de 84% pour les tailles de 42 à 55 cm, et de 100% pour les tailles supérieures à 55 cm. Ceci est d'autant plus remarquable que le cannibalisme ne peut être mis en évidence que lorsqu'il porte sur des stades identifiables ou identifiés dans les analyses de contenus stomachaux, *i.e.*

s'il ne concerne pas seulement les oeufs et larves des poissons. En effet, les pré-recrues sont souvent répertoriées dans la catégorie "plancton" ou "poissons non identifiés". On peut alors supposer qu'en plus des espèces chez lesquelles le cannibalisme a pu être vérifié, il est également présent chez d'autres espèces pour lesquelles il n'a pas été mis en évidence. Chez les poissons piscivores, la prédation, dépendant des tailles respectives du prédateur et de ses proies, est susceptible d'affecter majoritairement les plus petits organismes, en l'occurrence les stades pré-recrues des poissons. Or, une particularité des oeufs des téléostéens est qu'ils mesurent approximativement la même taille, soit environ 1 mm, quelle que soit l'espèce considérée, c'est-à-dire quelle que soit la taille à l'âge adulte (Cury et Pauly 2000). En outre, la majorité des oeufs sont pélagiques, que les poissons adultes soient pélagiques ou démersaux (Jones 1982). La prédation s'effectue donc vraisemblablement indifféremment de l'identité taxonomique des oeufs ou des larves, dont elle constitue par ailleurs une des causes majeures du niveau très élevé et variable de la mortalité (Houde 1987, Bailey et Houde 1989, Heath 1992, Cowan et Houde 1993, Cowan *et al.* 1996, Bax 1998, Collie et DeLong 1999). L'importance du cannibalisme dépendrait donc essentiellement du taux de rencontre des poissons avec leur propre progéniture, et donc en particulier de leur répartition spatiale respective (Wespestad *et al.* 2000).

Une autre caractéristique de la composition du régime alimentaire des poissons que nous relierons à l'opportunisme de prédation, est la forte diversité des organismes ingérés, en tailles ou en espèces (Gulland 1987). Cette diversité alimentaire se vérifie de manière individuelle à un instant donné, mais également au cours de l'ensemble du cycle de vie du poisson.

Autrement dit, l'omnivorie² est courante chez les poissons, pour lesquels les stades larvaires se nourrissent à la base de la chaîne alimentaire et qui, à la fin de leur vie, peuvent devenir des prédateurs se nourrissant couramment sur plusieurs niveaux trophiques (Hutchinson 1959, Bond 1979, Pimm et Rice 1987, Meyer et Smale 1991, Punt *et al.* 1992, Rice 1995, Mittelbach et Persson 1998). La Figure 2.4 fournit un exemple d'omnivorie ontogénétique chez le merlu *Merluccius paradoxus* dans le courant du Benguela

² Une alimentation est dite omnivore lorsqu'elle concerne plus d'un niveau trophique (Pimm et Lawton 1978).

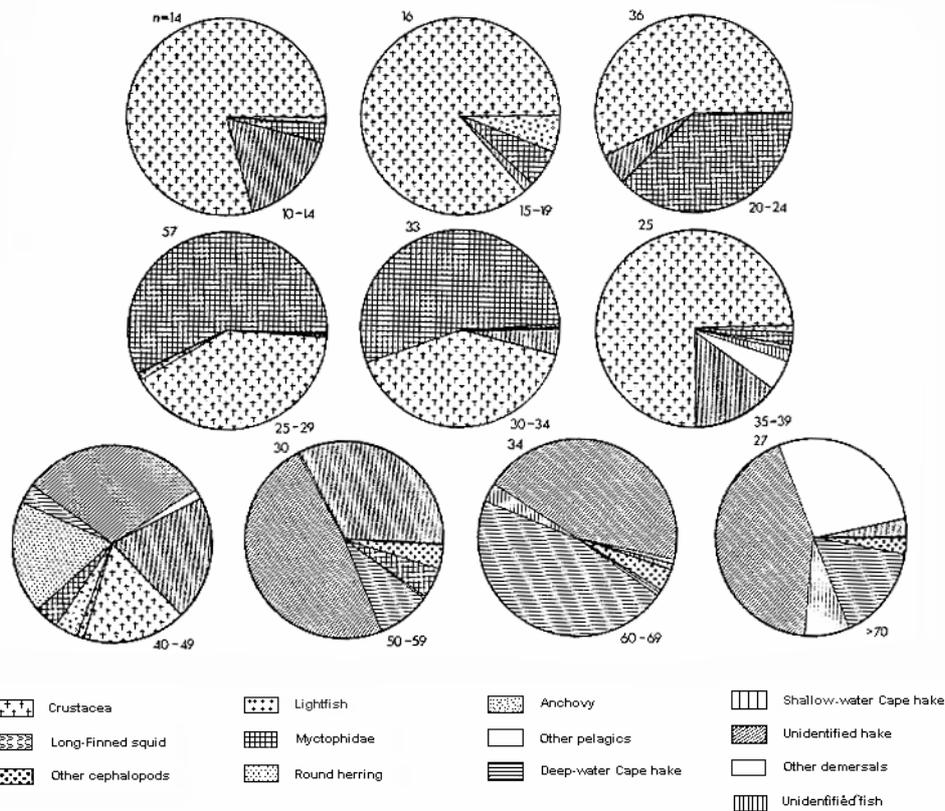


Figure 2.4: Composition alimentaire par classe de taille de *Merluccius capensis*, obtenue à partir d'analyses stomacales d'échantillons récoltés au large de Cape Columbine, Afrique du sud (Repris de Payne et al. 1987).

L'hypothèse que la prédation est régie par des contraintes liées à la taille corporelle ainsi que l'observation de patterns trophiques propres aux communautés pélagiques et démersales (*e.g.* omnivorie, cannibalisme) sont à la base du modèle multispécifique développé au cours de cette thèse et dont nous jetterons les bases en conclusion de cette partie.

III.3- Taille corporelle et abondance des organismes

Parce que la taille corporelle semble être liée à un grand nombre de paramètres et de processus au niveau des organismes, des populations, et des communautés, la distribution de l'abondance des organismes en fonction de leur taille corporelle est supposée avoir une signification écologique forte (Brown et Maurer 1986, Damuth 1991, Frontier et Pichod-Viale 1993). Ainsi, les écologistes ont supposé que l'information collectée sur la distribution des tailles des organismes et des populations pouvait aider à mieux comprendre les bases fonctionnelles de l'organisation des communautés (Lawton 1990, Blackburn *et al.* 1993, Frontier et Pichod-Viale 1993, Blackburn et Gaston 1994, Cousins 1994, Park et Cousins 1995). Dans le milieu marin, la forme du spectre de taille est très stable

et ce malgré la variabilité parfois importante de la composition spécifique des communautés (Hall 1999). De nombreux exemples d'étude des spectres de tailles des écosystèmes marins étant fournis dans les chapitres I.2.3.2 et IX.1, nous ne les détaillerons pas à nouveau ici. Des propriétés remarquables ressortent de ces études, notamment que la distribution en fréquences de tailles des communautés de poissons suit en général une relation linéaire décroissante en échelle logarithmique, avec un coefficient de corrélation relativement élevé (Pope et Knights 1982, ICES 1996, Rice et Gislason 1996, Rochet *et al.* 1997, Bianchi *et al.* 2000). Dans le milieu terrestre, les différentes études divergent davantage sur la forme du spectre de taille obtenu. En moyenne, les animaux de petite taille sont plus abondants que les grands (Elton 1927). Certaines études à grande échelle, dans lesquelles les données sont intégrées sur plusieurs écosystèmes et communautés mondiaux, montrent que la relation log/log entre la densité et le poids des animaux est approximativement linéaire avec une pente négative (Peters 1983, Damuth 1991). Lawton (1990) montre en fait que cette relation est loin d'être simple et identifiable à l'échelle d'assemblages plus locaux. De la même manière, dans une analyse du spectre de taille de différents assemblages terrestres (insectes hétéroptères, oiseaux, invertébrés d'eaux douces), Blackburn *et al.* (1993) montrent que les pentes obtenues sont négatives mais que les coefficients de corrélation correspondants sont extrêmement faibles. Les auteurs en concluent que la taille corporelle est un faible prédicteur de l'abondance.

Ainsi, une plus grande régularité de la forme des spectres de tailles des communautés marines que des communautés terrestres semble se dégager. Cette observation générale serait la marque de l'influence prédominante de la taille des organismes dans les interactions trophiques des écosystèmes marins. Celle-ci permettrait la stabilisation de la biomasse ou de l'effectif de poissons par classe de taille lors de perturbations environnementales ou anthropiques (Murawski et Idoine 1992). L'opportunisme de prédation, lié au critère de taille dans la sélection des proies, signifie en effet que la composition alimentaire des prédateurs reflète plus ou moins les abondances relatives des proies dans leur environnement: lorsque l'effectif d'une espèce ou d'une classe de taille tend à diminuer, la pression de prédation exercée sur cette dernière est relativement moins élevée que pour d'autres catégories plus abondantes. En revanche, dans le milieu terrestre, la distribution en taille des organismes semble plutôt liée à la structure de l'habitat physique (Holling 1992). Etant donné que les habitats pélagiques ne possèdent pas les substrats physiques des milieux terrestres et benthiques, l'auteur suggère que les distributions en taille des écosystèmes pélagiques et terrestres reflètent des processus fondamentalement différents. Le milieu pélagique, relativement homogène, peut être qualifié de "tamponné" tandis que les milieux terrestres sont partitionnés en de nombreuses niches distinctes. La structure des communautés terrestres qui exploitent ces espaces hétérogènes est donc plus influencée par les caractéristiques propres de chacune de ces niches que par l'ensemble des autres espèces présentes dans l'écosystème (Brown et Maurer 1989). Pour cette raison, Morse *et al.* (1985) suggèrent

que dans le milieu terrestre, la dimension fractale de l'habitat intervient dans la structuration des distributions de tailles.

III.4- Conclusion

Ce chapitre avait pour objectif de mettre en évidence le rôle prépondérant de la taille corporelle dans le cycle de vie des poissons, et en particulier dans les interactions trophiques existant au sein des écosystèmes marins.

Il en ressort qu'au niveau de l'individu, la taille corporelle est un facteur discriminant qui permet de relier différents traits de vie. Sur le plan synécologique, le rôle de la taille apporte un éclairage nouveau sur différents phénomènes observés dans le milieu marin tels que l'omnivorie, le cannibalisme, ou l'opportunisme de prédation. La régularité des spectres de tailles des communautés marines vient en outre renforcer l'hypothèse de l'importance fonctionnelle de la taille corporelle dans la détermination des interactions trophiques et la structuration des communautés de poissons. Un dernier point important est que l'exploitation des communautés marines par la pêche est un processus qui est également fortement dépendant de la taille des poissons. La taille de la maille des filets détermine par exemple les tailles minimales de captures. Ainsi, dans le cas de certaines pêcheries non ciblées, comme nombre de pêcheries tropicales artisanales (Sainsbury 1988), où le pêcheur vise une valeur commerciale totale des captures plus qu'une composition spécifique particulière, les captures représentent une source de mortalité pour les poissons de taille plus élevée que la taille minimale de capture, et celle-ci est proportionnelle aux abondances relatives des espèces à un instant donné (Gulland et Garcia 1984)³.

³ Une réflexion intéressante, quoique anecdotique pour notre propos, peut être faite sur la place de l'homme, en tant qu'espèce, dans le réseau trophique marin:

- L'homme est le prédateur et le compétiteur potentiel de toutes les espèces. En effet, l'homme est omniprésent dans les océans mondiaux et avec l'amélioration de la technologie des engins de pêche, il n'existe plus de réelles barrières naturelles qui restreignent son action de "prédation". Seules des mesures d'aménagement parmi lesquelles des mesures techniques comme les fermetures saisonnières et/ou spatiales de certaines zones de pêche, qui recréent des situations de refuges naturels, permettent de limiter son impact.

- L'homme est de plus un prédateur peu sélectif, un très grand nombre d'espèces de poissons étant exploité sur une large gamme de taille, et peu efficient dans la mesure où les captures sont accompagnées de beaucoup de rejets. Chaque année, les rejets représenteraient en effet environ 27 millions de tonnes (Alverson *et al.* 1994) soit plus d'un quart des captures mondiales (Goñi 1998).

- En outre, contrairement au processus de prédation naturelle fondée sur la taille, il n'existe pas de seuil maximal pour les tailles exploitées mais un seuil minimal. Ainsi, l'homme agit très peu, de manière directe, sur la mortalité des phases larvaires des poissons, mais surtout sur les grandes tailles présentes dans les écosystèmes et donc sur les niveaux trophiques les plus élevés (Bax 1998, Pauly *et al.* 1998).

En outre, un certain nombre d'études ont pu mettre en évidence des effets de la pêche sur la distribution en tailles des écosystèmes marins (voir chapitre IX).

En conséquence, nous avons choisi dans le cadre de notre travail de modélisation, d'une part de représenter explicitement la taille des poissons dans la formulation des processus autoécologiques et d'autre part, de faire reposer le processus de prédation sur une adéquation des tailles du prédateur et de ses proies, indifféremment de leurs identités taxonomiques respectives. Choisir l'hypothèse d'une prédation fondée sur la taille pour modéliser les assemblages multispécifiques marins implique certaines orientations et contraintes dans nos choix de modélisation.

La première conséquence porte tout d'abord sur le choix des communautés modélisées. Le critère de taille dans le processus de prédation n'est pas nécessairement prépondérant par exemple dans les communautés benthiques. En effet, la présence de substrat solide dans le milieu benthique autoriserait une plus grande diversité de morphologies et de comportements, suggérant que les modes d'alimentation sont à la fois plus variés au niveau global et plus spécifiques au niveau individuel, et se rapprocheraient davantage des modes d'alimentation en milieu terrestre qu'en milieu pélagique (Schoener 1989, Hairston et Hairston 1993). Notre travail de modélisation concernera donc plutôt les communautés marines pélagiques et démersales.

Les autres implications concernent le niveau de structuration du modèle et le formalisme utilisés. Nous avons vu que l'hypothèse d'un opportunisme de prédation fondé sur la taille permet d'expliquer l'omnivorie des poissons, qui peut être ontogénique ou se manifester pour un stade donné du cycle de vie, ainsi que les phénomènes de cannibalisme et de variabilité spatio-temporelle de la composition spécifique de leurs régimes alimentaires. Modifiant notre perception du fonctionnement des réseaux trophiques, la prise en compte de tels phénomènes complexifie largement l'analyse et la modélisation du comportement de systèmes multispécifiques, même en considérant un système simple à deux ou trois espèces (Cousins 1985). En effet, une des conséquences de l'omnivorie ontogénique est que le nombre d'interactions interspécifiques à prendre en compte est potentiellement élevé. Dans la Figure 2.5, Pimm (1991) montre par exemple qu'une analyse au niveau spécifique d'un cas d'omnivorie ontogénique peut s'avérer erronée.

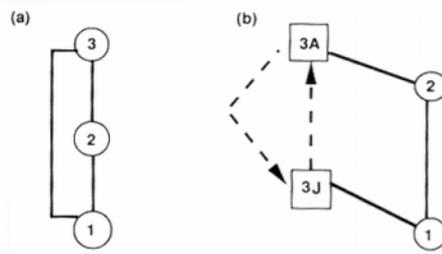


Figure 2.5: Réseau trophique simple à trois espèces montrant que la prise en compte de l'omnivorie ontogénique peut changer la dynamique du système. Les cercles indiquent les espèces et les traits indiquent les interactions de prédation, les espèces proies étant situées plus bas dans la figure que leurs prédateurs. (a) Cas simplifié d'omnivorie: l'espèce 3 se nourrit à la fois de l'espèce 2 et de l'espèce 1. L'espèce 2 subit donc à la fois de la prédation et de la compétition avec l'espèce 1. (b) Prise en compte de l'omnivorie ontogénique. Les juvéniles de l'espèce 3 (3J) se nourrissent de l'espèce 1 tandis que les adultes (3A) se nourrissent de l'espèce 2. L'espèce 2 devient donc, dans cette représentation, un maillon directement indispensable au cycle de vie de l'espèce 3 (Repris de Pimm 1991).

Il considère un assemblage simple contenant trois espèces appartenant à trois niveaux trophiques différents, dans lequel l'espèce 3 est prédatrice de l'espèce 2 et de l'espèce 1, et l'espèce 2 prédatrice de l'espèce 1: l'espèce 3 est omnivore. Dans le cas de la Figure 2.5a où aucun stade du cycle de vie n'est représenté, l'auteur estime qu'uniquement des conditions particulières permettraient la persistance de l'espèce 2 qui subit à la fois de la prédation de l'espèce 3 et de la compétition avec cette même espèce pour l'espèce 1. Dans la Figure 2.5b, Pimm (*op.cit.*) prend en compte une omnivorie ontogénique de l'espèce 3 en représentant explicitement les stades adulte et juvénile: les adultes se nourrissent de l'espèce 2 et les juvéniles de l'espèce 1. Les conditions de persistance de l'espèce 2 sont donc plus favorables, celle-ci ne pouvant disparaître du système sans entraîner également la disparition de l'espèce 3.

Cet exemple simple permet de poser la question du niveau d'analyse nécessaire pour rendre compte de l'omnivorie et des autres phénomènes évoqués précédemment. Considérer que la taille est le facteur prédominant contrôlant le processus de prédation implique la prise en compte explicite de cette variable dans les analyses. Dès lors, la question du choix de l'approche adoptée peut se résumer ainsi: Comment représenter l'information portant sur la taille des poissons? Plusieurs possibilités sont en effet envisageables: la taille peut être représentée par le biais d'une variable d'état moyennée sur une population, par une distribution de fréquence de tailles, ou par un attribut explicite d'un individu discret. Ces différentes possibilités reflètent l'existence d'un certain nombre d'approches différentes pour la modélisation des populations. Nous discutons dans la partie suivante les raisons qui nous ont amenés à choisir une approche individus-centrée, en fonction des hypothèses, des processus représentés et des objectifs du modèle.

IV- LE CHOIX D'UNE MODELISATION INDIVIDUS-CENTREE

IV.1- Les principes généraux de l'approche individus-centrée

Depuis une vingtaine d'années, une floraison de modèles individus-centrés (individual-based models ou IBMs dans la terminologie anglo-saxonne) a vu le jour, tant sur des problématiques appliquées que théoriques, en écologie des populations et des communautés animales (*e.g.* DeAngelis *et al.* 1979, Madenjian et Carpenter 1991, Lepage et Cury 1997, Cowan *et al.* 1999, Paradis *et al.* 1999, Rose *et al.* 1999a-b) comme végétales (*e.g.* Shugart et West 1977, Pacala et Silander 1990, Huston 1992, Liu et Ashton 1998). Ce phénomène est plus marqué depuis la dernière décennie (Grimm 1999), impulsé vraisemblablement par un certain nombre de travaux fondateurs qui ont permis d'identifier l'approche individus-centrée comme une méthode de modélisation à part entière (Huston *et al.* 1988, DeAngelis et Gross 1992).

L'approche individus-centrée se réfère aux modèles de simulation qui traitent les individus comme des entités uniques et discrètes qui possèdent au moins une propriété en plus de leur âge, qui change au cours de leur cycle de vie (Grimm 1999). De manière générale, la formulation d'un modèle individus-centré consiste à attribuer des règles de comportements aux individus sous la forme de fonctions discrètes ou continues, qui déterminent l'activité d'un individu (*e.g.* croissance, reproduction, migration). Ces règles dépendent des variables environnementales, de l'état de l'individu, et de l'état d'autres individus de la population ou de la communauté (DeAngelis *et al.* 1994). L'approche individus-centrée peut donc être considérée comme une approche réductionniste, qui cherche à faire émerger les propriétés d'un système (population, communauté) à partir de la représentation des propriétés des éléments le constituant (les individus) et de leurs interactions (Lomnicki 1992, Grimm 1999). Le postulat de départ d'une telle approche est que la variabilité et les interactions entre les individus influencent de manière significative la dynamique globale des populations ou des communautés (Huston *et al.* 1988, Lomnicki 1988, Persson et Diehl 1990, DeAngelis et Rose 1992, Tyler et Rose 1994, Uchmanski et Grimm 1996, Lomnicki 1999).

Ainsi, l'approche individus-centrée met l'accent sur deux principes fondamentaux de la biologie (DeAngelis et Gross 1992). Le premier principe évoqué est celui de l'unicité de chaque individu (morphologique, physiologique et/ou comportementale) résultant à la fois de son patrimoine génétique (son identité taxonomique) et des influences de son environnement, *i.e.* de "l'histoire" vécue par chaque individu (DeAngelis *et al.* 1994). En revanche, la modélisation plus classique à variables d'état suppose implicitement, par souci d'économie de formulation, que tous les individus d'une population ou d'une certaine classe, peuvent être considérés identiques, autrement dit qu'il n'y a pas de

perte d'information majeure, au regard des objectifs de modélisation, à considérer des processus moyennés sur la population ou sur une subdivision de celle-ci. Le second principe mentionné par DeAngelis et Gross (*op.cit.*) est celui de la localisation des individus qui signifie que l'état et le comportement d'un individu sont affectés uniquement par son environnement abiotique local et par les organismes qui sont situés dans son voisinage spatio-temporel: les interactions sont locales (Caswell et John 1992). Dans les modèles à variables d'état non spatialisés, chaque individu est supposé avoir la même influence sur les autres individus de la population.

Par souci de clarification de la position des IBMs parmi les nombreux autres types de modèles utilisés en écologie des populations, Uchmanski et Grimm (1996) proposent quatre critères permettant de caractériser les modèles individus-centrés stricts ("narrowly defined individual-based models"): la prise en compte de la variabilité des individus de même âge, l'utilisation de nombres entiers pour représenter la taille de la population, la prise en compte de la complexité du cycle de vie des individus, la modélisation explicite de la dynamique des ressources (nourriture, espace). Mais ces critères restrictifs ne reflètent pas nécessairement l'ensemble des modèles individus-centrés existants, et en particulier, les deux derniers critères dépendent avant tout des objectifs de modélisation. Bolker *et al.* (1997) font remarquer en outre que cette classification des modèles individus-centrés a le désavantage de les isoler des autres tendances de modélisation et qu'il est au contraire possible de placer les modèles individus-centrés dans un continuum de modèles plus ou moins complexes et plus ou moins structurés (Caswell et John 1992). C'est que nous tentons de faire dans le chapitre suivant, afin de mieux justifier ensuite nos choix de modélisation.

IV.2- Les IBMs ou la discrétisation ultime des processus écologiques

Pour modéliser les populations et les communautés, une approche classique consiste à formuler des équations à variables d'état, chacune décrivant la dynamique d'une population (DeAngelis *et al.* 1994). Les populations étant par essence constituées d'individus, il n'est pas surprenant que ce type de modèles (*e.g.* modèle de Lotka-Volterra, modèle logistique de Verhulst) conduise à des interprétations au niveau individuel (Metz et De Roos 1992). En fait, la plupart de ces modèles sont dérivés de considérations fondées sur l'individu. Pour reprendre la terminologie proposée par Metz et Dieckmann (1986, cités par Metz et de Roos 1992), ces modèles des états populationnels ("p-state models") sont implicitement une somme ou une moyenne de tous les états individuels ("i-state"). Un point de vue extrême serait de considérer les modèles d'état populationnel, décrivant l'effectif d'une population, comme étant fondés sur les individus puisqu'ils les comptent et décrivent leurs changements en nombre au cours du temps (Caswell et John 1992). Mais dans ce cas, les états individuels ne sont pas explicitement pris en compte. C'est ce qui différencie les modèles des états

populationnels des modèles des états individuels, ces derniers permettant de représenter la distribution (modèles structurés en âge par exemple) ou la configuration des états individuels (modèles individus-centrés). Les modèles des états populationnels supposent en outre un cycle de vie très simplifié des individus (Haefner 1996). Dans les modèles de type Lotka-Volterra, les dynamiques des populations reflètent des phénomènes de croissance somatique, de reproduction, de mortalité qui se situent au niveau individuel mais lorsqu'une population croît en biomasse par exemple, il n'est pas possible de distinguer la part due à la reproduction et celle due à la croissance corporelle.

Par définition, l'approche à variables d'états populationnelles néglige donc le fait que les individus diffèrent dans beaucoup de leurs caractéristiques tout au long de leur cycle de vie. Les dimensions dans lesquelles ces différences s'expriment permettent de caractériser les états individuels ("i-state"), typiquement l'âge, la taille, ou la fécondité, qui conditionnent la réponse d'un individu à son environnement (Caswell et John 1992, DeAngelis et Rose 1992). Deux approches alternatives existent dans les situations où il s'avère nécessaire de prendre en compte explicitement la structure interne des populations, *i.e.* d'incorporer explicitement dans les modèles une information sur les états individuels (Tableau 2.1).

Tableau 2.1: Correspondance des terminologies pour les modèles de dynamique des populations et des communautés écologiques, selon le niveau de discrétisation choisi.

Niveau de modélisation	Terminologies	
	Huston et al. (1988)	Metz et Diekmann (1986)
Population	Modèles à variables d'état	"p-state models" ou modèles d'état populationnel
Classe (de taille, âge...)		"i-state distribution models" ou modèles de distribution des états individuels
Individu	Modèles individus-centrés	"i-state configuration models" ou modèles de configuration des états individuels

La première consiste à structurer les populations en un certain nombre de classes, à l'intérieur desquelles la variabilité individuelle est négligée (DeAngelis *et al.* 1994, Haefner 1996). L'hypothèse de mélange parfait ("mixing hypothesis") des individus de chaque classe implique ici que tous les individus de même état (*e.g.* de même âge, ou de même taille) sont soumis au même environnement et exhibent les mêmes dynamiques, ce qui autorise à les traiter collectivement (Caswell et John 1992). Ces modèles sont dits de distribution des états individuels (MDEI), ou "i-state distribution models" dans la terminologie anglo-saxonne, car l'état populationnel est alors une fonction de distribution des

états individuels (Metz et Dieckmann 1986). La deuxième approche alternative est l'approche individus-centrée, au sens de Huston *et al.* (1988) et de DeAngelis et Gross (1992), qui représente les individus comme des entités discrètes et considère que l'hypothèse de mélange parfait des individus est erronée. Le modèle individus-centré formule un ensemble de fonctions déterministes ou stochastiques qui déterminent l'évolution des états individuels au cours du temps (Czaran 1998). De tels systèmes dynamiques sont identifiés comme étant des modèles de configuration des états individuels (MCEI ou "i-state configuration models), les états populationnels étant déduits à partir de toutes les configurations individuelles (Metz et Dieckmann 1986, Caswell et John 1992, Maley et Caswell 1993).

Replacer les IBMs dans ce contexte général pose inévitablement la question de la pertinence du choix de cette méthode au regard des hypothèses que nous avons choisies. Durrett et Levin (1994) soulignent à ce propos qu'une des problématiques fondamentales dans le processus de modélisation est le choix du niveau de détail implémenté. La pertinence de ce choix dépasse le simple aspect pratique mais dépend étroitement de la compréhension souhaitée d'un mécanisme. Quels détails, à quels niveaux, sont nécessaires à la détermination d'un phénomène à d'autres niveaux, et quels autres détails peuvent être ignorés? Nous avons choisi l'hypothèse d'une prédation fondée sur la taille, et non sur l'identité taxonomique, pour modéliser les communautés de poissons marins afin de rendre compte de certains phénomènes observés tels que l'omnivorie, le cannibalisme, la variabilité spatio-temporelle des réseaux trophiques. La prise en compte de l'omnivorie ontogénique est par exemple supposée affecter sensiblement la dynamique des communautés, comme cela a été montré dans le chapitre III.4. Un tel phénomène ne peut être pris en compte dans un modèle d'état populationnel, dans lequel la taille corporelle d'une espèce est représentée par une variable moyenne. Or, il existe une variabilité considérable de la taille des poissons à l'intérieur d'un même taxon (Persson et Diehl 1990). Les populations marines étant nettement structurées en taille, l'utilisation de modèles de distribution (MDEI) ou de configuration (MCEI) des états individuels apparaît nécessaire.

Ceci nous amène à exposer les raisons d'ordre pragmatique et paradigmatique (Grimm 1999) qui nous ont fait choisir un MCEI plutôt qu'un MDEI, *i.e.* une modélisation individus-centrée plutôt qu'une modélisation par variable d'état structurée. Grimm (1999) considère pragmatiques les raisons qui relèvent de la difficulté pratique, voire de l'impossibilité, à représenter certains phénomènes ou caractéristiques des populations par des approches à variables d'état. En revanche le terme paradigmatique désigne plutôt une remise en question de certains paradigmes issus de l'écologie théorique à la lumière de processus fondés sur l'individu. Cette motivation implique que la compréhension de certaines propriétés des populations ne peut se passer de l'analyse et de la

représentation explicite des individus et de leurs interactions. Dans ce cas, une forte influence de la variabilité individuelle sur les dynamiques des populations et des communautés est suspectée.

IV.3- Des choix d'ordre pragmatique

La contrainte de départ, *i.e.* la nécessaire prise en compte d'une structure en taille des populations, ne permet pas *a priori* de pencher plutôt en faveur des IBMs. En effet, l'utilisation de classes de tailles pour modéliser les flux d'énergie dans les écosystèmes a été adoptée entre autres par Kerr (1974), Silvert et Platt (1978) ou Cousins (1985). D'autres contraintes pragmatiques sont imposées par un certain nombre d'hypothèses et d'objectifs de notre travail de modélisation.

En premier lieu, l'hypothèse d'une prédation opportuniste, si elle dépend de la taille corporelle, implique également la prise en compte de l'espace. L'établissement de liens trophiques est en effet conditionné par la co-occurrence spatio-temporelle des entités modélisées (individus ou classes de taille). La conséquence est une augmentation non négligeable de la dimension de l'espace des états individuels qui doit comprendre au moins la taille, la localisation spatiale et l'identité taxonomique dans un contexte multispécifique. L'approche des distributions des états individuels utilise les outils analytiques de représentation tels que les modèles matriciels de Leslie ou les systèmes d'équations aux dérivées partielles qui bénéficient de méthodes d'analyse sophistiquées et éprouvées, incluant des méthodes numériques lorsque la résolution analytique est impossible (DeAngelis et Gross 1992, DeAngelis *et al.* 1994, Caswell *et al.* 1996, Haefner 1996, Tuljapurkar et Caswell 1996, Czaran 1998). Mais lorsque la dimension de l'espace des états pris en compte dans ce type de modèles augmente, la résolution analytique ou numérique des équations peut devenir rapidement très complexe (Caswell et John 1992, Coquillard et Hill 1997, Lomnicki 1999). A l'aide d'un modèle continu de distribution des tailles, De Roos (1996) étudie les dynamiques d'un système bi-spécifique constitué d'une population de Daphnies *Daphnia pulex* et d'algues *Chlamydomonas reinhardtii*, le cycle de vie des Daphnies étant explicitement modélisé (croissance corporelle, reproduction, mortalité). En raison de la prise en compte de la taille des organismes dans les processus vitaux, le modèle qu'ils présentent est extrêmement complexe, alors que le système modélisé contient uniquement deux espèces et repose sur un certain nombre d'hypothèses simplificatrices: 1- la distribution spatiale n'est pas prise en compte, tous les individus sont soumis au même environnement (hypothèse de mélange idéal), 2- les populations sont supposées être suffisamment abondantes pour pouvoir représenter leurs dynamiques de manière déterministe (en application de la loi des grands nombres; Metz et De Roos 1992), 3- les processus individuels sont aussi modélisés de manière déterministe, ainsi deux individus naissant avec les mêmes états, auront toujours des états identiques pendant leur cycle de vie.

En plus de la structure en taille et de la localisation des individus ou classes dans l'espace, il nous faut prendre en compte la possibilité d'étudier des assemblages contenant un grand nombre d'espèces, et un grand nombre d'interactions potentielles en vertu de l'hypothèse d'opportunisme de prédation. L'opportunisme de prédation fondé sur la taille des poissons est important à prendre en compte dans un contexte de forte variabilité des dynamiques des populations de poissons, *i.e.* un contexte dans lequel un prédateur pourra se reporter d'une espèce proie sur une autre selon les variations de leurs niveaux d'abondance respectifs. L'inclusion d'une information sur l'âge des poissons est également souhaitable dans l'optique d'une comparaison du modèle avec d'autres modèles halieutiques utilisés en évaluation des stocks, qui sont souvent structurés en âge.

Dans de telles circonstances, où le nombre d'entités interactives et le nombre d'états individuels à prendre en compte sont élevés, la simulation d'un modèle individus-centré (ou MCEI) est techniquement plus aisée que la résolution numérique d'un MDEI. Cet argument pragmatique essentiel a contribué à motiver le choix d'une telle approche IBM pour représenter nos hypothèses et répondre à nos objectifs de modélisation. Les IBMs sont des outils qui permettent d'intégrer facilement différentes configurations d'états individuels qu'il suffit d'agréger pour obtenir une information sur la distribution des états individuels ou les valeurs des états populationnels (Tyler et Rose 1994, Czaran 1998). La contrepartie est la complexité du modèle, en termes de fonctions et d'événements explicitement formulés au niveau individuel, qui ne permet pas dans la plupart des cas d'identifier une solution analytique du système (Haefner 1996). Les simulations sont donc nécessaires et comme les IBMs sont stochastiques (en effet chaque individu peut avoir un grand nombre d'états différents à chaque pas de temps), soit un grand nombre de pas de temps doivent être simulés, soit un grand nombre de simulations doivent être effectuées pour obtenir une espérance des variables étudiées en sortie.

IV.3- Des choix d'ordre paradigmatique

Les raisons paradigmatiques qui nous ont conduit au choix d'une approche individus-centrée sont liées aux deux principes sur lesquels elle s'appuie, à savoir le principe d'unicité de l'individu, ou l'importance de la variabilité individuelle, et le principe de localisation des individus, ou l'importance des interactions locales entre l'individu et son environnement (DeAngelis et Gross 1992). Il existe en effet des circonstances pour lesquelles les approches à variables d'état ne permettent pas de rendre compte de certaines dynamiques particulières des populations et communautés concernant notamment la dispersion des animaux dans les habitats, les phénomènes de compétition intra- et inter-spécifique ou la stabilité des populations (Lomnicki 1992, DeAngelis *et al.* 1994, Haefner 1996).

IV.3.1- Importance de la variabilité individuelle

La prise en compte de la variabilité individuelle peut être considérée comme nécessaire à la compréhension de dynamiques observées à des niveaux plus agrégés (Grimm 1999), comme cela est mis en évidence par différents travaux. Elle constitue une des raisons essentielles qui motivent l'approche individus-centrée.

DeAngelis et Rose (1992) citent par exemple l'expérimentation réalisée en laboratoire par DeAngelis *et al.* (1979) qui consiste à prélever deux échantillons de 250 individus chacun au sein d'une même population de Black-bass à grande bouche (*Micropterus salmoides*) et de suivre au cours du temps l'évolution de leur distribution des fréquences de taille. Pendant la durée de l'expérimentation, les poissons sont nourris de manière identique dans les deux échantillons, mais les auteurs précisent que le cannibalisme est possible lorsque le ratio de taille entre deux poissons est suffisamment important. Puisque les deux échantillons proviennent d'une même population, leur distribution initiale des fréquences de taille est très similaire. Ainsi, une modélisation par variable d'état de la distribution des états individuels aurait vraisemblablement abouti à des distributions de taille similaires des deux échantillons au cours du temps.

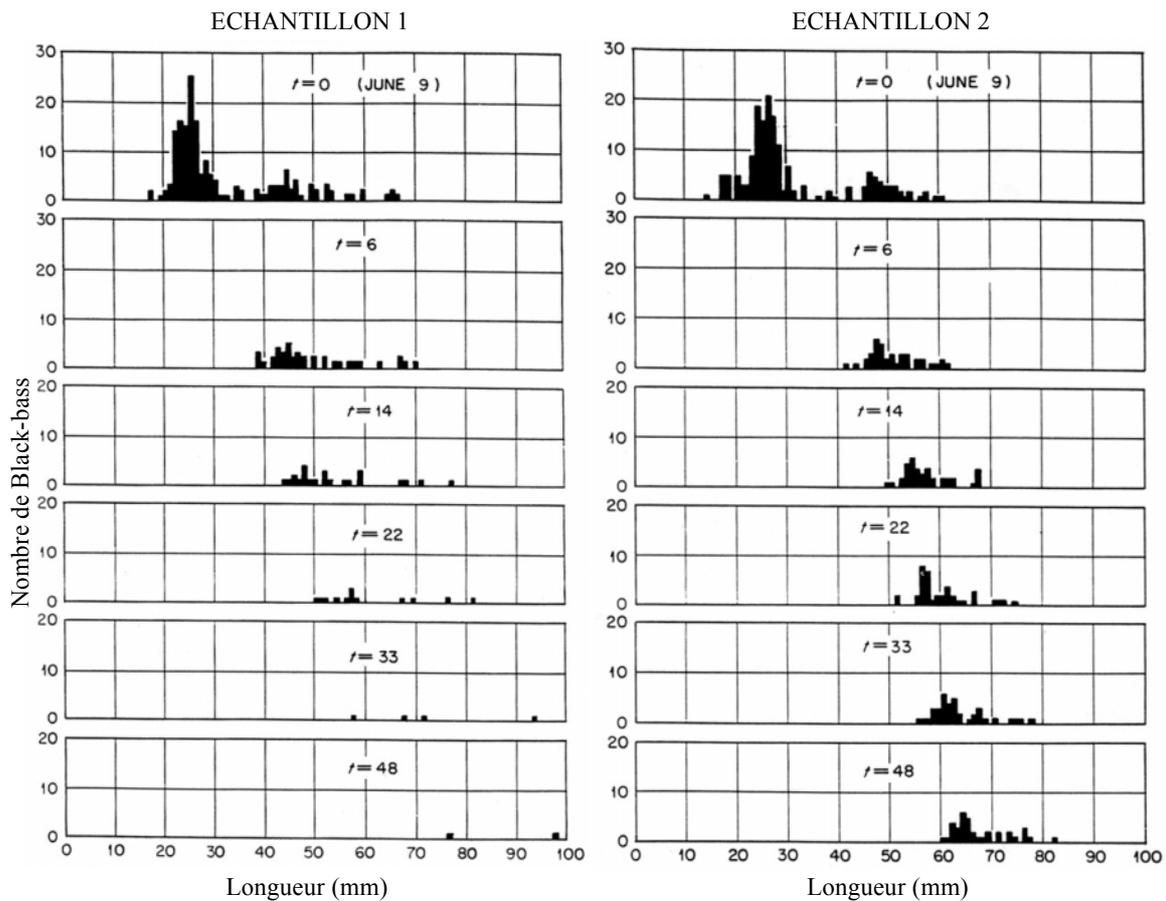


Figure 2.6: Evolution au cours du temps de la distribution en taille de deux échantillons de 250 Black-bass élevés en aquarium dans les mêmes conditions, et issus d'un même bassin d'élevage. Bien que les distributions initiales en taille soient similaires, celles obtenues à l'issue de l'expérimentation ont des allures très différentes. Cet exemple illustre l'effet d'une variabilité individuelle sur la dynamique globale d'une population (repris de DeAngelis et al. 1979).

Or l'expérimentation réalisée montre que, même soumis à des conditions environnementales identiques, les deux échantillons exhibent des fréquences de taille d'allures très différentes (Figure 2.6). L'examen fin des distributions de taille initiales montre en fait que dans un des deux échantillons (échantillon 1), la taille corporelle maximale atteinte par un faible nombre d'individus est supérieure à la taille maximale mesurée dans l'autre échantillon. La taille élevée de ces quelques individus leur permettrait de se nourrir des plus petits poissons de l'échantillon, ce qui explique la quasi-extinction observée à l'issue de l'expérience dans l'échantillon 1. Des simulations effectuées à partir d'un modèle individu-centré permettent en outre aux auteurs de reproduire ce phénomène.

La variabilité individuelle peut également influencer le comportement de systèmes multisécifiques comme cela a été montré par Begon et Wall (1987) qui, en introduisant des différences individuelles dans un modèle de compétition entre deux espèces, obtiennent la coexistence

des espèces dans des situations où l'exclusion d'une espèce serait obtenue avec des modèles à variables d'état.

Concernant la régulation des populations, Uchmanski et Grimm (1996) mènent en parallèle deux analyses différentes des processus qui aboutissent à des dynamiques différentes. La première analyse suppose qu'une population est constituée d'individus identiques, chaque individu a donc accès à la même quantité de nourriture qu'il convertit en un même nombre de descendants. Si la ressource est illimitée dans le milieu, chaque individu est capable de produire plus qu'un descendant et la population croît alors exponentiellement. Lorsque la ressource diminue de telle sorte que les reproducteurs ne produisent plus qu'un descendant chacun, la population se stabilise. Si la ressource devient rare, alors le partage égal de la ressource ne permet pas aux individus de produire un seul descendant: la population décroît alors, de manière exponentielle. Les dynamiques obtenues sont qualitativement différentes si on considère que la population est constituée d'individus qui diffèrent dans leur accès à la nourriture. La phase initiale de croissance de la population est dans ce cas similaire, mais lorsque la ressource devient rare, seuls les individus les plus faibles ne peuvent se reproduire. Si la différenciation des individus a lieu pour chaque génération et que la ressource est capable de se régénérer, cela fournit un mécanisme de survie ou de persistance de la population pendant les périodes de faible ressource. Les auteurs précisent qu'un des moyens d'obtenir une régulation des populations dans les modèles à variables d'état est d'utiliser des nombres réels pour représenter la densité ou la biomasse de la population, permettant ainsi aux individus de produire des descendants, même dans des conditions trophiques défavorables.

L'effet de la variabilité individuelle est encore plus manifeste dans les populations de petites tailles. Or dans le cadre de notre travail, on pourra être amené à étudier des assemblages multisécifiques comprenant des espèces d'abondances très variables et notamment des espèces dites rares, ou des espèces fortement exploitées par la pêche. La condition préliminaire d'utilisation de MDEI déterministes est en effet l'applicabilité de la loi des grands nombres. Celle-ci peut, dans le cas de faibles abondances, être remise en question (Botsford 1992, Caswell et John 1992, DeAngelis et Rose 1992, Metz et de Roos 1992, DeAngelis *et al.* 1994, Haefner 1996, Czaran 1998). En outre, la forte plasticité de croissance observée chez les poissons (Beyer 1989, Crowder *et al.* 1992, Reznick 1993, Winemiller 1995, Rochet 1998, Shin et Rochet 1998) et la forte variabilité individuelle en taille qui en résulte, au sein d'une même classe d'âge, nous confortent dans le choix d'un IBM. Une telle variabilité est d'autant plus importante à prendre en compte que la taille intervient dans différents processus vitaux tels que la prédation, la mortalité ou la reproduction (chapitre III), en particulier chez les poissons (Persson et Diehl 1990). Cette accumulation des effets des différences individuelles en taille peut s'accroître davantage si on considère qu'en ayant accès à une gamme plus large de proies

potentielles, les poissons les plus grands dans une même classe d'âge pourront grandir plus vite. La variabilité individuelle en taille provient donc de la multiplicité des "histoires" individuelles d'interaction avec l'environnement. Dans le cadre d'interactions trophiques, l'hétérogénéité des taux de rencontre des prédateurs et de leurs proies dépend directement de leurs localisations spatiales respectives.

IV.3.2- Importance des interactions locales

Une hypothèse commune aux modèles de distributions des états individuels est l'hypothèse de mélange parfait des individus qui signifie que les individus situés au même point de l'espace des états individuels (*e.g.* même âge, même taille) sont exposés au même environnement, que celui-ci soit abiotique, ou créé par d'autres individus (Botsford 1992, Metz et De Roos 1992, Wissinger 1992, Donalson et Nisbet 1999, Grimm 1999). Si la condition de mélange parfait est remise en cause en raison de l'hétérogénéité spatiale de l'habitat par exemple, les MDEI peuvent remédier à ce problème en incluant l'espace (passage d'un système d'équations différentielles ordinaires à un système d'équations aux dérivées partielles par exemple), même si la procédure complique l'analyse du système. En revanche, si l'hétérogénéité résulte d'interactions locales entre les individus, l'explicitation des configurations individuelles est nécessaire à la prédiction de la dynamique de la population (Caswell et John 1992). L'existence d'interactions locales fortes et leur conséquence sur la variabilité individuelle, sont les raisons principales qui amènent à opter pour un modèle de configuration des états individuels, autrement dit un modèle individus-centré au sens de Huston *et al.* (1988). Chesson (1985) montre par ailleurs que la stochasticité locale d'un phénomène, lorsque que les interactions locales entre individus sont fortes, a un effet systématique sur la densité moyenne des populations et que cet effet ne disparaît pas même pour des populations de très grande taille. Dans une comparaison de modèles utilisés pour la représentation de populations spatialement distribuées, Durrett et Levin (1994) montrent que la manière de modéliser l'espace plus ou moins explicitement, modifie la dynamique globale du système. Concernant l'étude des communautés multispécifiques, la prise en compte d'interactions locales entre individus fournit un nouvel éclairage sur certaines questions écologiques et notamment, de nombreux modèles individus-centrés ont permis de rendre compte de la coexistence d'espèces compétitrices, différant très peu dans leur mode d'utilisation de la ressource (DeAngelis *et al.* 1994, Uchmanski et Grimm 1996). En outre, raisonner au niveau de l'individu nous permet de prendre en compte simultanément les phénomènes de compétition intra- et inter-spécifique sans avoir à les formuler explicitement, "l'objectif" d'un individu étant en quelque sorte de survivre et de se reproduire mieux que tous les autres, que ceux-ci appartiennent à la même population ou non.

IV.3.2- Importance de la variabilité structurelle des réseaux trophiques

En raison des phénomènes d'omnivorie et d'opportunisme trophique, la variabilité spatio-temporelle des populations entraîne vraisemblablement une forte variabilité de la structure des réseaux trophiques. Nous faisons en effet l'hypothèse qu'un prédateur n'a pas d'espèce proie préférentielle *a priori* et que la part d'une espèce donnée dans son régime alimentaire varie sans cesse en fonction de la configuration de l'écosystème à un instant donné, *i.e.* en fonction des abondances relatives des proies potentielles dans son environnement.

Farmer (1990) distingue à ce propos deux types de modèles permettant d'aborder la dynamique des réseaux trophiques: les modèles d'interactions à structure fixe et les modèles d'interactions à structure dynamique. Les modèles classiques d'interactions multispécifiques, de type Lotka-Volterra par exemple, sont des objets fixes dont les dynamiques peuvent être très variées (stationnaires, cycliques, chaotiques) mais dont la structure, aussi complexe soit-elle, est fixée au départ (Allen 1990, Farmer 1990). Dans ce cas, la variabilité émane de celle des forces d'interactions. En revanche, lorsque le modélisateur contrôle uniquement la manière dont les connections entre les entités s'établissent, la structure même du réseau trophique peut changer. C'est ce que nous avons choisi de faire à l'aide de l'approche individus-centrée, en fixant des règles simples d'interaction au niveau individuel, sans établir *a priori* de liens trophiques entre les espèces.

CONCLUSION

Omnivorie, opportunisme, cannibalisme,... autant de traits qui caractérisent le processus de prédation au sein des communautés de poissons pélagiques et démersales, et qui complexifient notre représentation des réseaux trophiques en augmentant le nombre d'interactions possibles et en rendant leur nombre et leur intensité très variables. Une telle variabilité et flexibilité des interactions de prédation est supposée avoir une forte influence sur les dynamiques spécifiques et écosystémiques (Paine 1980, Persson et Diehl 1990). L'enjeu est donc de pouvoir modéliser un tel réseau trophique variable, sans établir *a priori* de relations intra- ou inter-spécifique fixées. Il s'agit de pouvoir observer les configurations qui s'en dégagent pour les confronter aux observations qui ont pu être faites de ces réseaux trophiques marins. Dans ce contexte, l'approche individus-centrée adoptée dans notre travail, en prenant pour règles simples de contrôle de la prédation les seules conditions d'adéquation des tailles individuelles et de co-occurrence spatio-temporelle, offre une alternative aux modèles multispécifiques existants. Ces deux conditions de la prédation que nous avons retenues sont en outre directement liées aux deux principes biologiques énoncés par DeAngelis et Gross (1992) pour justifier l'utilisation des IBMs: les principes d'unicité et de localisation des individus.

Nous faisons donc l'hypothèse qu'une grande part de la complexité des réseaux trophiques marins peut être représentée à l'aide de la taille corporelle, dimension simple et accessible qui permettrait à elle-seule de rendre compte de la plupart des processus vitaux des poissons en interaction (taux de prédation, de reproduction, de croissance, et de mortalité). Les modèles individus-centrés pouvant se révéler rapidement complexes, tant par la quantité et la finesse des informations (biologiques, écologiques, comportementales) requises au niveau individuel que par la difficulté d'interprétation des résultats produits si trop de détails sont incorporés (Persson et Diehl 1990, Metz et De Roos 1992, Murdoch *et al.* 1992, Czaran 1998, Grimm 1999), l'enjeu est de pouvoir représenter des dynamiques globales complexes des écosystèmes à partir des hypothèses les plus simples et évidentes possibles au niveau individuel (Levin *et al.* 1997). Une des difficultés de la modélisation individus-centrée réside en effet dans le choix parcimonieux des détails pris en compte au niveau individuel, pour pouvoir leur attribuer l'émergence des traits observés au niveau des populations et des communautés.

TROISIEME PARTIE: REALISATION

**OSMOSE, un modèle individus-centré
pour l'étude de dynamiques multispécifiques structurées en taille**

INTRODUCTION

Dans cette partie¹ est présenté le modèle individus-centré OSMOSE (Object-oriented Simulator of Marine ecOSystems Exploitation) dont l'objet est la représentation et l'étude des dynamiques spatiales structurées en âge et en taille d'assemblages multispécifiques marins exploités. Chaque étape clé du cycle de vie des poissons y est représentée (croissance, survie, reproduction). Dans ce modèle, conformément à l'argumentaire présenté en deuxième partie, la prédation est un processus opportuniste qui dépend, d'une part de la co-occurrence spatio-temporelle du prédateur piscivore et de sa proie et, d'autre part, de l'adéquation de leurs tailles corporelles respectives. Ainsi, contrairement à la plupart des modèles multispécifiques développés en halieutique, aucune relation interspécifique de prédation ou de compétition n'est supposée *a priori*. L'architecture des réseaux trophiques, et leur variabilité, émergent des règles de comportement établies au niveau individuel. OSMOSE est de fait un modèle de réseaux trophiques dynamiques dans lequel les poissons piscivores peuvent changer d'espèce cible en fonction des abondances relatives de proies potentielles dans leur environnement. Les poissons non piscivores sont également pris en compte dans le modèle de manière explicite, et sont soumis à une contrainte globale de capacité de charge qui détermine leur survie. L'objectif de cette partie est de présenter OSMOSE de manière détaillée, sa structure, les processus écologiques modélisés, ainsi que sa formalisation informatique.

¹ Cette partie a fait l'objet de deux articles:

- Shin Y.-J., P. Cury, 1999. OSMOSE: a multispecies individual-based model to explore the functional role of biodiversity in marine ecosystems. *In: Ecosystem approaches for fisheries management*, University of Alaska Sea Grant, Fairbanks: 593-607.

- Shin Y.-J., P. Cury (accepté). OSMOSE, un modèle individus-centré spatialement explicite des dynamiques halieutiques multispécifiques. *In: Les espaces de l'halieutique*, 4ème Forum Halieumétrique, Rennes 29/06-01/07/99, Edition IRD.

V- LA STRUCTURE DU MODELE

V.1- Les individus informatiques

Un des objectifs du modèle OSMOSE est de pouvoir suivre de nombreuses populations en interaction tout au long de leur cycle de vie. Or, dans la réalité, chaque population contient un très grand nombre de poissons, nombre d'autant plus élevé que l'on prend en compte tous les stades, notamment les stades précoces, oeufs et larves. Ce nombre extrêmement élevé d'individus à prendre en compte implique, à l'évidence, des problèmes techniques insolubles à l'heure actuelle, liés au temps de simulation nécessaire et surtout à la quantité de mémoire informatique requise pour pouvoir représenter tous les individus (Rose *et al.* 1993, DeAngelis *et al.* 1994, Scheffer *et al.* 1995, Rose *et al.* 1996). L'effectif d'une seule population marine de poissons peut en effet atteindre des valeurs de l'ordre de 10^{10} individus, si tous les stades sont inclus. Or, nous avons vu dans les chapitres précédents que les oeufs et larves de poissons constituent une part non négligeable des régimes alimentaires de poissons piscivores. Il nous semble donc nécessaire de les représenter explicitement dans notre modèle trophique. Il nous semble également indispensable que le modèle permette de suivre les dynamiques des populations sur plusieurs générations, afin, d'une part de se réserver la possibilité de le comparer à des modèles multi-cohortes utilisés en évaluation des stocks marins tel que la MSVPA et, d'autre part, de pouvoir aborder les phénomènes dynamiques à long terme, d'un point de vue statistique. Dans une revue récente de 50 modèles individus-centrés publiés en écologie animale, Grimm (1999) remarque que moins de la moitié (40%) des modèles portent sur des dynamiques de populations sur plusieurs générations. Selon lui, c'est la principale raison du manque d'études comparatives entre les IBMs et les modèles à variables d'état et du peu de références qui sont faites à l'écologie théorique générale, qui s'intéresse aux dynamiques de populations sur une plus grande échelle temporelle que la plupart des IBMs. Dans le cadre de notre travail, au contraire, nous nous intéressons, entre autres, à l'étude des phénomènes de stabilité et de variabilité des dynamiques spécifiques et écosystémiques, des effets à moyen et long terme de la pêche sur les communautés marines.

Pour rendre raisonnable l'exigence de mémoire d'un modèle individus-centré, trois types de solutions non exclusives sont utilisés parmi les IBMs publiés en écologie marine, les solutions choisies dépendant bien sûr des objectifs de modélisation.

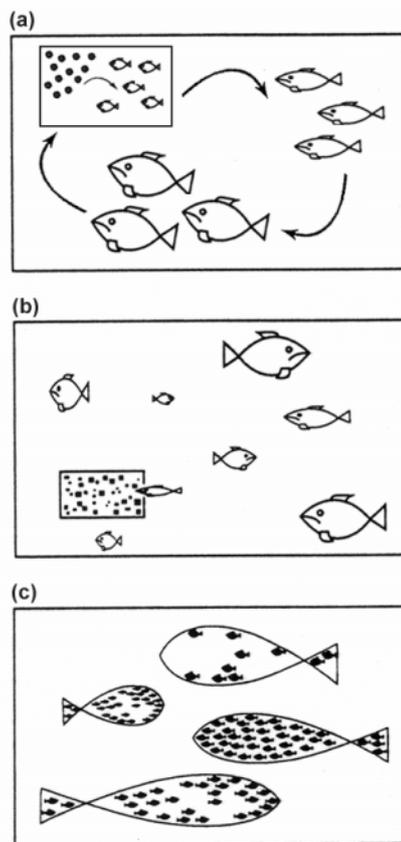


Figure 3.1: Différentes approches permettant de limiter le nombre d'individus représentés dans les modèles individus-centrés. (a) Modélisation d'une portion du cycle de vie des poissons, (b) Modélisation d'un échantillon de la population de poissons, (c) Modélisation de la population entière à l'aide de "super-individus". (Les figures (b) et (c) sont reprises de Scheffer *et al.* 1995).

La première solution consiste à modéliser uniquement une portion limitée du cycle de vie des poissons (Figure 3.1.a; Tyler et Rose 1994, Rose *et al.* 1996). Typiquement, le processus de recrutement ou l'étude de la survie larvaire font partie des sujets les plus fréquemment abordés par les approches individus-centrées en halieutique et en hydrobiologie (*e.g.* Madenjian et Carpenter 1991, Crowder *et al.* 1992, Rice *et al.* 1993, Rose et Cowan 1993, Cowan *et al.* 1996, Hinckley *et al.* 1996, Cowan *et al.* 1999, Paradis *et al.* 1999). Cowan *et al.* (1996), par exemple, proposent un modèle individus-centré d'un assemblage de quatre espèces marines dans lequel seuls les stades larvaires des proies sont explicitement représentés. En outre, une seule cohorte est prise en compte et le suivi des populations se fait sur 20 jours avec un pas de temps journalier.

Ces modèles adoptent également, pour la plupart, la deuxième solution, qui consiste à modéliser uniquement un échantillon supposé représentatif de la population lorsque celle-ci est de grande taille (DeAngelis *et al.* 1994, Scheffer *et al.* 1995; Figure 3.1.b).

Pour modéliser le cycle de vie entier de deux espèces interagissantes (le doré et la perche jaune du lac Oneida) sur plusieurs générations (la durée de simulation est de 200 ans suivant un pas de temps journalier), Rose *et al.* (1996) et Rose *et al.* (1999a) ont été contraints de modéliser un volume d'habitat qui représente moins d'un millionième du volume total du lac. Clairement, le facteur limitant dans ce cas était davantage le nombre d'éléments interagissant pendant un pas de temps que le temps de calcul nécessaire. De nombreux autres IBMs des dynamiques de populations de poissons ont adopté cette solution d'échantillonnage pour rendre les simulations possibles (*e.g.* Breck 1998, Cowan *et al.* 1999, Paradis *et al.* 1999, Rose *et al.* 1999b). Le nombre d'individus à prendre en compte dans les modèles doit donc résulter d'un compromis entre un niveau maximal déterminé par la capacité de mémoire informatique et un niveau minimal qui permet de conserver un nombre suffisant d'individus à

l'issue de chaque pas de temps, même si ceux-ci sont soumis à de forts taux de mortalités (DeAngelis *et al.* 1994, Rose *et al.* 1996). En particulier, lorsque les cycles de vie modélisés comprennent les premiers stades larvaires, la très forte mortalité subie par ces derniers (selon Bailey et Houde (1989), le seuil maximal de survie des pré-recrues est de 1%) contraint le modèle à prendre en compte des effectifs initiaux très élevés.

Comme solution à ces problèmes, Scheffer *et al.* (1995) et Rose *et al.* (1993) proposent 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 (Figure 3.1.c). 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. De tels regroupements d'individus ont été utilisés, entre autres, dans les modèles récents de Bousquet (1994), Rose *et al.* (1996), Breck (1998), Cowan *et al.* (1999), et Rose *et al.* (1999a,b).

En résumé, les contraintes informatiques liées au nombre d'individus biologiques à prendre en compte sont exacerbées dans notre cas puisqu'on souhaite représenter les dynamiques de plusieurs espèces en interaction, leurs cycles de vie complets (notamment expliciter les phases pré-recrues) et effectuer des simulations sur plusieurs générations. Pour notre modèle OSMOSE, nous considérerons donc que l'individu informatique correspond en fait à un "super-individu" (Scheffer *et al.* 1995), *i.e.* un groupe de poissons possédant les mêmes attributs biologiques et les mêmes règles de comportement intervenant dans les processus modélisés. Ainsi, le "super-individu" est 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 "comportement" agrégatif 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). Pitcher (1983) suggère de définir de manière générale un banc de poissons comme un groupe de poissons se déplaçant de manière synchronisée dans la même direction. Les bancs de poissons sont, certes, plus hétérogènes que les groupes de poissons implémentés dans le modèle. Par exemple, la taille des bancs de poissons peut varier dans le temps (Misund 1993) ainsi que leur composition spécifique (Bakun et Cury 1999, Fréon et Misund 1999). Néanmoins, une forte homogénéité en taille corporelle caractérise les bancs de poissons (Fréon 1984, Pitcher *et al.* 1985). L'analogie avec les bancs de poissons est donc faite ici pour montrer que modéliser des super-individus revêt non seulement un aspect pratique mais de plus, est cohérent avec les comportements d'agrégation observés chez les poissons. Par commodité, nous emploierons par la

suite indifféremment les termes super-individu, groupe ou banc de poissons pour désigner l'entité d'interaction de OSMOSE. Concrètement, dans le modèle, chaque nouvelle cohorte née à l'issue d'un cycle de reproduction contiendra le même nombre initial de super-individus. Lorsqu'une source de mortalité affecte le super-individu (prédation, pêche, famine), celui-ci ne disparaît pas nécessairement mais le nombre d'individus biologiques qu'il contient diminue (Scheffer *et al.* 1995).

V.2- La représentation de l'espace

La modélisation des interactions locales entre les poissons, en l'occurrence des interactions de prédation lorsque deux super-individus se trouvent au même endroit, nécessite la représentation explicite de l'espace. Autrement dit, le déplacement des groupes de poissons dans l'espace ainsi que leur position spatiale à un pas de temps donné doivent être respectivement un comportement et un attribut explicitement modélisés. Dans ce contexte, plusieurs représentations de l'espace sont possibles, soit discrète (Figure 3.2.a), soit continues (Figure 3.2.b et c).

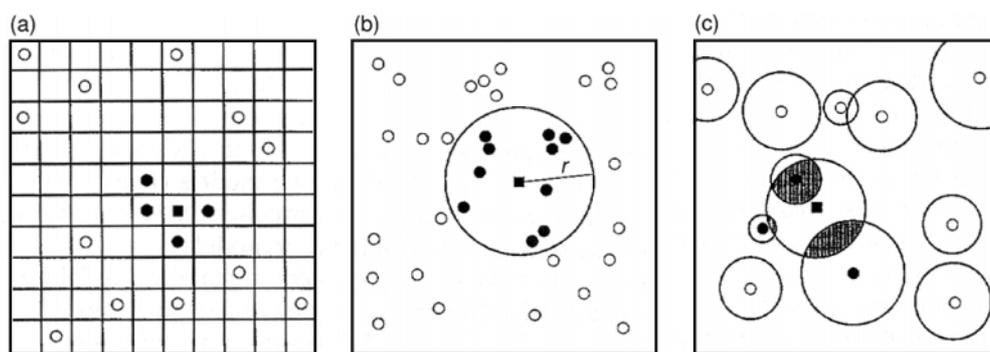


Figure 3.2: Différents types de représentation de l'espace pour les modèles individus-centrés. (a) Discrétisation régulière de l'espace, (b) Espace continu, rayon d'action fixe pour chaque individu, (c) Espace continu, rayon d'action variable selon les individus (repris de Czaran 1998).

Les modèles spatialement continus nécessiteraient dans notre cas une information assez exhaustive, concernant à la fois les aires de répartition des espèces et des classes d'âge, et des règles de comportement fins de déplacement différents selon les espèces, l'âge et la taille des poissons (règles de décision des déplacements, distance de repérage des proies, vitesse de nage). Par souci de simplicité, nous avons choisi d'une part, de considérer un espace plan bi-dimensionnel, et, d'autre part, de discrétiser celui-ci en un certain nombre de cellules régulières. La grille spatiale modélisée est donc un ensemble de $X.Y$ cases $C_{x,y}$: $\{C_{x,y} \mid x \in [0,X], y \in [0,Y]\}$, à bords fermés, dont les côtés X et Y (exprimés en nombre de cellules) sont définis en entrée du modèle. Chaque cellule est caractérisée par ses coordonnées x et y , par différents états ("mer" ou "côte", "zone de pêche" ou "zone protégée") et par le

nombre et l'identité des groupes d'individus l'occupant. Aucune limitation de densité de poissons par case n'est imposée *a priori*. Le déplacement des super-individus, dont nous exposerons les règles dans le chapitre VI, s'effectue de proche en proche, *i.e.* suivant le voisinage de Moore (Czaran 1998) représenté dans la Figure 3.3.

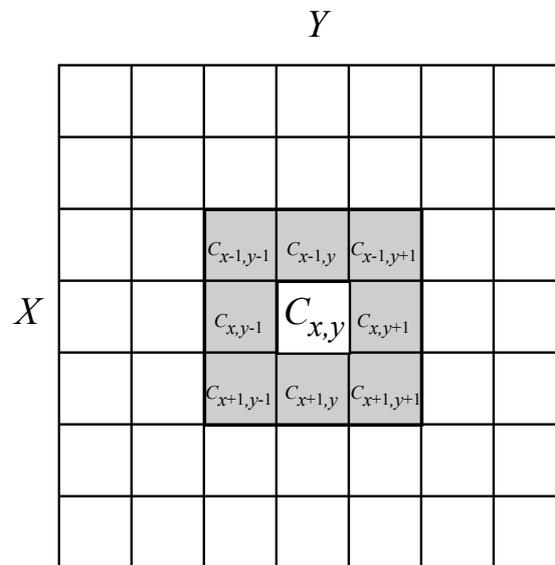


Figure 3.3: La grille de simulation dans OSMOSE est un ensemble de cellules C définies par leurs coordonnées x et y . Les tailles des côtés de la grille X et Y , en nombre de cellules, sont définies pour chaque simulation. Les cellules grisées représentent le voisinage, dit de Moore, de la cellule $C_{x,y}$.

Un groupe de poissons a donc un choix de 9 cases pour chaque déplacement (incluant celle dans laquelle il se situe), au maximum, puisque d'une part, le banc de poissons peut être situé sur une des cellules des bords fermés de la grille et on suppose qu'il n'y a pas de pertes de biomasse en dehors du système, et d'autre part, les cellules avoisinantes peuvent correspondre à un trait de côte.

En outre, la condition de co-occurrence spatio-temporelle pour la prédation signifie dans notre modèle qu'au cours d'un pas de temps, un prédateur est capable de capturer, dans la limite de ses besoins énergétiques, toutes les proies potentielles situées dans la même cellule que lui.

V.3- Synthèse: l'architecture d'OSMOSE

OSMOSE est programmé en Java (Jdk 1.1.3, SunMicrosystems), langage orienté-objet dont les concepts de base peuvent être rapidement rappelés (Booch 1992, Bouzeghoub *et al.* 1998). Dans les langages de programmation linéaire classique (langages C, Fortran, DBase...), un système est constitué de données et de procédures traitant ces données. Dans les langages orientés-objets, il n'existe plus qu'un type d'entité: l'objet. Un objet représente à la fois un savoir déclaratif (les variables ou attributs locaux) et un savoir procédural (les fonctions ou méthodes). Un programme est donc une collection d'objets différents qui communiquent entre eux à l'aide de messages. Les objets ayant la même structure sont issus d'une même classe, celle-ci constituant un moule abstrait à partir duquel on peut créer autant d'exemplaires d'objets ou instances qu'il est souhaité.

Les classes informatiques à la base du modèle OSMOSE sont représentées dans la Figure 3.4. Le niveau d'agrégation le plus élevé est celui de la classe "système" qui possède l'ensemble des informations générales concernant la simulation en cours, à savoir le nombre d'espèces présentes (la richesse spécifique), la capacité de charge du système (type de dynamique), la taille de la grille spatiale, le temps de simulation... OSMOSE permet ainsi de représenter différents niveaux de richesse spécifique en créant autant d'objets "espèce" que souhaité. Ceux-ci possèdent comme attributs un ensemble de paramètres biologiques tels que la longévité, les paramètres de croissance (paramètres de von Bertalanffy et facteur de condition), et de reproduction (longueur à maturité, fécondité relative) qui sont disponibles pour de nombreuses espèces dans la littérature ou dans des bases informatiques de données telle que FishBase (Froese et Pauly 1997). Les taux de mortalité par pêche par âge et la taille de première capture sont également précisés à ce niveau. La classe "classe d'âge" hérite des attributs spécifiques qui sont structurés en âge, telle que son aire de répartition spatiale moyenne ou le taux de mortalité par pêche qu'elle subit. La classe "super-individus" représente quant à elle l'unité d'interaction du modèle. Chaque groupe d'individus instancié est référencé par rapport à un objet "classe d'âge", lui-même référencé par rapport à un objet "espèce". La structure hiérarchisée de OSMOSE permet ainsi d'étudier certaines variables clés à différents niveaux d'agrégation, notamment l'abondance, la biomasse ou la répartition spatiale des poissons 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 (ou moyenne, variance...) des attributs de l'ensemble des super-individus similaires (*e.g.* âge, taille, espèce).

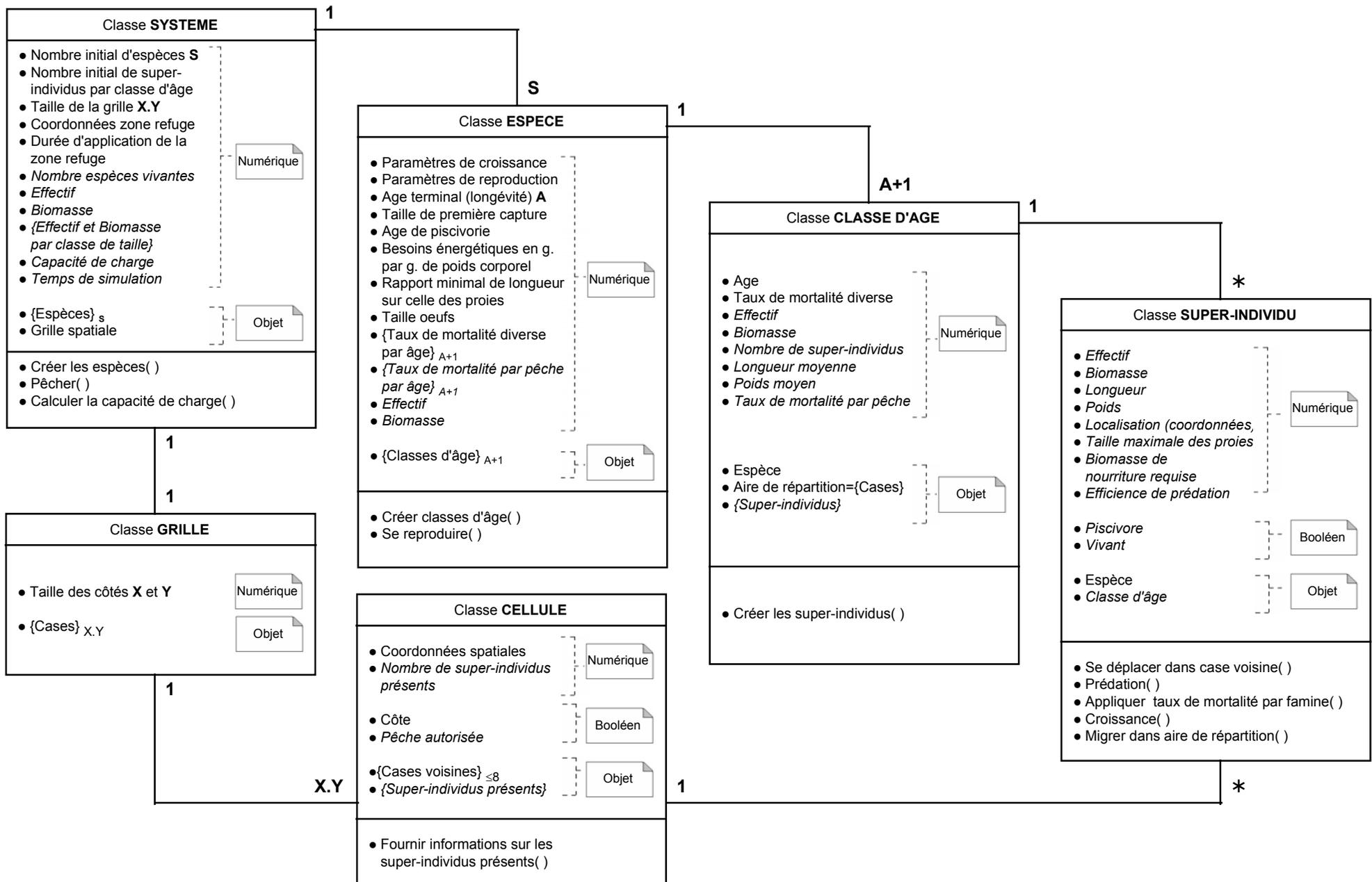


Figure 3.4: Diagramme de classes du modèle OSMOSE en formalisme UML "Unified Modeling Language" (Lai 1997, Muller 1997). Pour chaque classe, les principaux attributs et méthodes sont listés dans les compartiments supérieur et inférieur, respectivement. Les attributs en italique peuvent varier au cours de la simulation. Les traits reliant les différentes classes représentent leurs associations en terme de cardinalités, i.e. de nombre d'instances. Par exemple, la relation 1-S entre les classes "Système" et "Espèce" signifie qu'à une instance de la classe Système correspondent S instances de la classe Espèce.

L'identification taxonomique et l'âge d'un banc de poissons lui confère en outre ses attributs d'ordre génétiques et ontogénétiques. D'autres attributs sont transformés au cours du temps, en fonction de l'histoire propre à chaque groupe d'individus, à savoir la localisation spatiale, la taille individuelle, l'efficacité de prédation. Chaque groupe est situé dans une des cellules de la grille spatiale, qui lui "fournit" les informations concernant les autres groupes d'individus situés dans la même cellule que lui, ou dans les cellules voisines.

VI - LES PROCESSUS MODELISES

Le modèle OSMOSE est accompagné d'une interface graphique interactive qui permet une définition personnalisée du cadre de simulation: paramètres biologiques des populations en interaction, traits de côte, aires de distribution des espèces, diagrammes d'exploitation des espèces... (voir l'annexe 1). 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. En fait, le pas de temps est divisé en deux séries de séquences comme cela sera décrit dans le chapitre VI.7. Toutes les notations utilisées dans ce chapitre sont listées dans le Tableau 3.1.

VI.1 - Initialisation et séquence temporelle des processus

A 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_{Ms} : l'âge de maturité (an)
- ϕ_s : la fécondité relative (nombre d'oeufs par gramme de femelle mature)
- $L_{\infty s}, K_s, t_{0s}$: les paramètres du modèle de croissance de von Bertalanffy (cm, an^{-1} , an)
- c_s : le facteur de condition (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 .
- $\{\mathbf{A}_{s,a} \mid 0 \leq a \leq A\}$: avec $\mathbf{A}_{s,a}$, 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 .

Tableau 3.1: Liste des notations utilisées dans la description des processus du modèle OSMOSE.

Indices	
s	Espèce
a	Age
i	Banc
x, y	Coordonnées spatiales
t	Pas de temps (1 an)
Paramètres	
S	Nombre d'espèces
A	Age 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
\mathbf{A}	Ensemble de cellules formant une aire de répartition
\mathbf{V}	Ensemble de cellules voisines
L_M	Longueur à maturité
ϕ	Fécondité relative
L_∞, K, t_0	Paramètres du modèle de croissance de von Bertalanffy
c	Facteur de condition
F	Taux de mortalité par pêche
τ	Rapport théorique maximal de la longueur corporelle d'un prédateur à sa proie
ρ	Ration alimentaire relative annuelle
ξ_{crit}	Efficacité de prédation correspondant à la ration alimentaire annuelle de maintenance
$M_{\xi_{max}}$	Taux de mortalité nutritionnelle maximal
\overline{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
B'	Biomasse non-piscivore
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

Nous verrons dans le chapitre VII.1 comment sont choisis les paramètres biologiques spécifiques lors de simulations de communautés multispécifiques théoriques.

Successivement sont ensuite créés les objets classes d'âge et groupes de poissons relatifs à chaque espèce, héritant des caractéristiques biologiques spécifiques. Ainsi, la longueur et le poids moyens, $L_{s,a}$ et $W_{s,a}$ respectivement, des poissons d'âge a , de l'espèce s , sont calculés au temps $t=0$ à partir du modèle de croissance de von Bertalanffy (1938):

$$L_{s,a} = L_{\infty_s} (1 - e^{-K_s(a-t_0_s)}) \quad (3.1)$$

$$W_{s,a} = c_s L_{s,a}^3 \quad (3.2)$$

Ces valeurs moyennes initiales sont affectées aux objets super-individus 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 groupe de poissons. Pour la taille des oeufs, *i.e.* la taille initiale des poissons de la classe d'âge 0, nous choisissons une valeur de 1 mm, qui apparaît être une valeur moyenne représentative d'un grand nombre d'espèces de poissons marins, quelque soit la taille des adultes (Cury et Pauly 2000).

En outre, l'abondance de chaque classe d'âge est initialement répartie en n groupes de poissons ou super-individus. L'effectif initial de chaque classe d'âge et consécutivement des groupes 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 (chapitre VII.2).

Enfin, pour chaque classe d'âge a de l'espèce s , les n groupes de poissons sont distribués aléatoirement dans leur aire de répartition $\mathbf{A}_{s,a}$. Pour chaque année simulée t , le cycle de vie des poissons peut alors être modélisé suivant les étapes décrites dans la Figure 3.5, les processus en jeu prenant place successivement à l'intérieur d'un pas de temps.

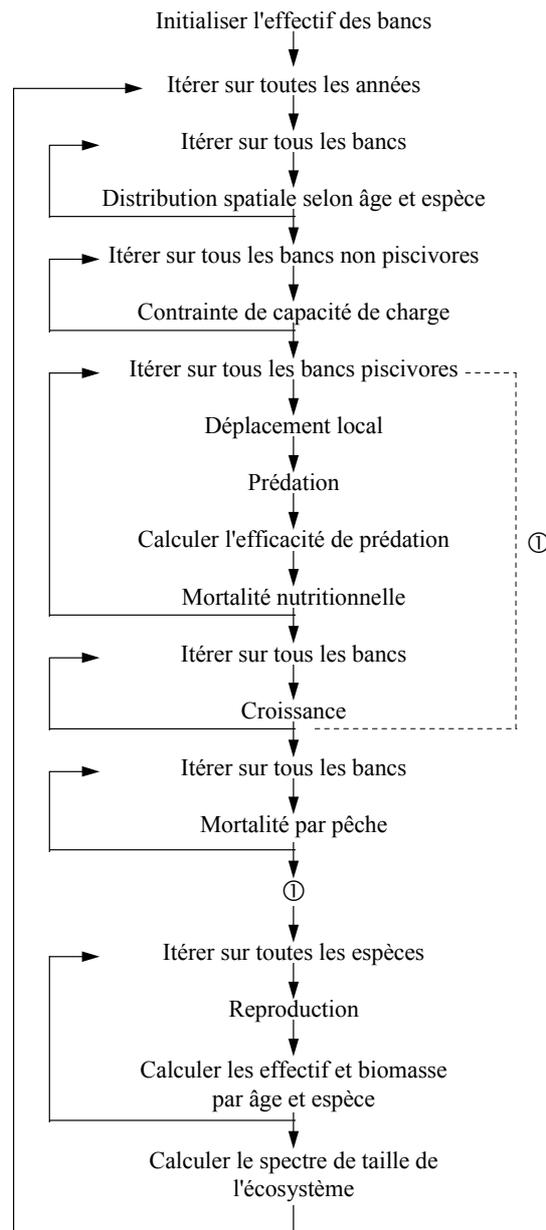


Figure 3.5: Séquence des processus modélisés dans OSMOSE pendant un pas de temps.

VI.2 - Contrainte de capacité de charge

L'hypothèse de l'existence d'une contrainte de capacité de charge émise dès 1838 par Verhulst au niveau monospécifique, a été étendue au niveau de l'écosystème, notamment par Sutcliffe *et al.* (1977) et a été récemment utilisée par Wilson *et al.* (1991a-b) 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 (Figure 3.6) choisi parmi les quatre types suivants:

- Dynamique stationnaire: $\forall t \in \mathbb{N}, CC(t) = \overline{CC}$
- 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: $\{CC(t)\}_{t \in \mathbb{N}}$ 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.

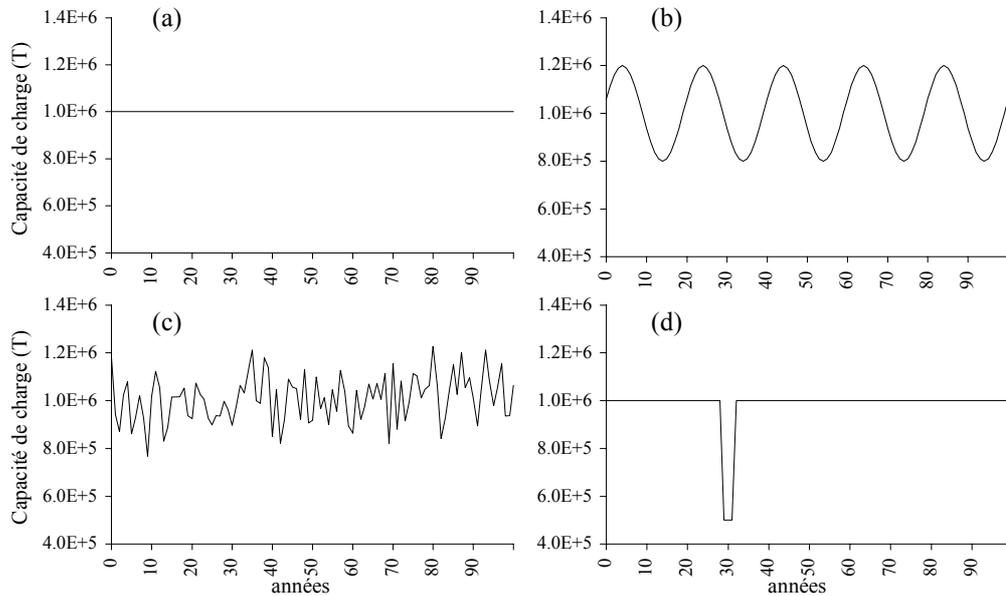


Figure 3.6: Exemples numériques des différentes dynamiques de capacité de charge pouvant être simulées dans OSMOSE: (a) Dynamique stationnaire, (b) Dynamique périodique, (c) Dynamique aléatoire, (d) Dynamique stationnaire avec occurrence d'une anomalie. La capacité de charge correspond ici à la limite maximale de biomasse viable de l'ensemble des poissons non piscivores du système simulé.

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:

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

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.

VI.3 - 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 en fonction duquel les super-individus agissent est tiré aléatoirement à chaque nouveau pas de temps t . Le déplacement local d'un groupe de poissons est déterminé par l'évaluation de la favorabilité trophique de son environnement proche, ce dernier étant représenté par \mathbf{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} , tel que:

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

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 groupes 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 groupe 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 individus-centrés pour la mise en oeuvre des déplacements locaux (*e.g.* Lepage et Cury 1997, 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), parmi d'autres auteurs, 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, Maury *et al.* à paraître). Dans notre modèle, le déplacement des groupes de poissons 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 assez long, de l'ordre du mois à l'année.

VI.4 - Prédation

Après s'être déplacé dans la cellule la plus dense en proies, chaque banc de poissons passe en phase d'alimentation, causant ainsi une mortalité par prédation explicite pour chaque groupe de proies ciblées. Rappelons que deux critères sont supposés être à la base du processus de prédation (Cousins 1991): un individu peut se nourrir d'autres individus, indifféremment de leur identité taxonomique, sous les conditions (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).

A l'issue du processus de prédation, une efficacité de prédation ξ_i est calculée pour chaque groupe 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 (ration alimentaire relative ρ) est supposée d'une part, être identique pour toutes les espèces du système et d'autre part, constituer un seuil maximal d'ingestion. A 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. La sélection d'un groupe de proies, parmi tous les groupes répondant au critère de taille et étant localisés dans la cellule du prédateur, s'effectue de manière aléatoire, et tant que la ration alimentaire annuelle du prédateur n'est pas atteinte, de nouveaux groupes sont sélectionnés. Lorsqu'un groupe d'individus, ou super-individu, subit une pression de prédation, celle-ci n'induit pas nécessairement la mortalité du super-individu mais une diminution de son effectif. La mortalité du super-individu intervient si et seulement si tous les poissons le constituant disparaissent.

VI.5 - 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 (3.1)):

$$\Delta L_{s,a} = L_{\infty_s} (1 - e^{-K_s}) e^{-K_s(a-t_0_s)} \quad (3.3)$$

Ce taux moyen est modifié en fonction 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: $\xi_{crit} = (\text{ration annuelle de maintenance/ration annuelle moyenne}) = 0.57$. Une approximation simple est de considérer que pour un groupe i , si $\xi_i \geq \xi_{crit}$, alors le taux de croissance en longueur varie linéairement avec ξ_i (Jones 1976) de façon que (i) pour $\xi_i = \xi_{crit}$, 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 $\Delta L_{s,a}$ (Figure 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:

$$\begin{cases} \Delta L_{s,a,i,t} = 0 & \text{si } \xi_{i,t} < \xi_{crit} \\ \Delta L_{s,a,i,t} = \frac{2 \Delta L_{s,a}}{1 - \xi_{crit}} (\xi_{i,t} - \xi_{crit}) & \text{si } \xi_{i,t} \geq \xi_{crit} \end{cases} \quad (3.4)$$

Le poids corporel des poissons est ensuite calculé en fonction de la longueur par une relation isométrique (équation (3.2)).

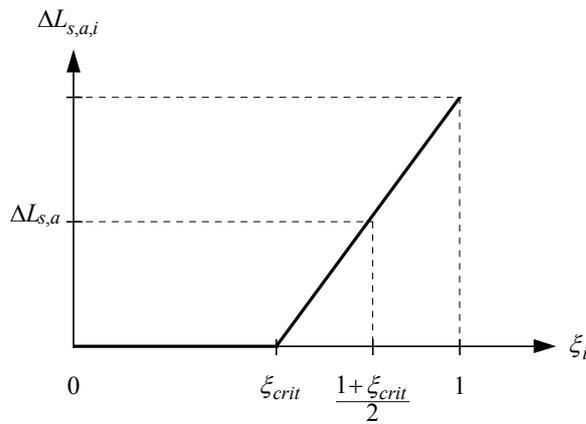


Figure 3.7: Courbe théorique du taux de croissance en longueur $\Delta L_{s,a,i}$ en fonction de l'efficacité de prédation ξ_i du banc de poissons i , d'âge a et de l'espèce s . $\Delta L_{s,a}$ représente le taux de croissance moyen d'un poisson d'âge a , de l'espèce s suivant le modèle de von Bertalanffy. ξ_{crit} représente l'efficacité de prédation critique correspondant à la ration alimentaire de maintenance du poisson.

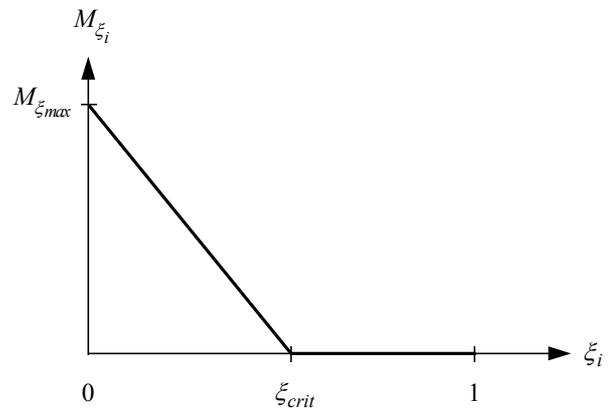


Figure 3.8: Courbe théorique du taux de mortalité nutritionnelle M_{ξ_i} en fonction de l'efficacité de prédation ξ_i du banc de poissons i . $M_{\xi_{max}}$ représente le taux de mortalité nutritionnelle maximal, fixé en début de simulation. ξ_{crit} représente l'efficacité de prédation critique correspondant à la ration alimentaire de maintenance du poisson.

On peut remarquer que cette formulation de la plasticité de la croissance revient à formaliser la variabilité du paramètre de croissance L_{∞} . En effet, d'après l'équation (3.3), l'équation (3.4) peut s'exprimer de la manière suivante:

$$\Delta L_{s,a} = L_{\infty_s} ' (1 - e^{-K_s}) e^{-K_s (a-t_0_s)}$$

où:

$$L_{\infty_s} ' = \frac{2(\xi_{i,t} - \xi_{crit})}{1 - \xi_{crit}} L_{\infty_s}$$

Cette expression est cohérente avec les résultats de l'étude de Shin et Rochet (1998) sur la plasticité de croissance du hareng de la mer du Nord, montrant que des trois paramètres du modèle de croissance de

von Bertalanffy, c'est essentiellement le paramètre L_∞ qui varie en fonction des conditions trophiques annuelles.

VI.6 - Mortalité nutritionnelle

On considère qu'une mortalité nutritionnelle peut affecter les bancs de poissons lorsque la ration alimentaire effectivement prélevée est trop faible pour subvenir aux besoins de maintenance des poissons (sous-nutrition, sensibilité accrue aux variations environnementales, aux maladies..). Ce processus est très peu documenté, la plupart des modèles d'interactions interspécifiques 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 multispécifique MSVPA développé en Mer du Nord, seules les mortalités par pêche et par prédation sont prises en compte (Gislason et Helgason 1985). Les quelques 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 1986, Hewitt *et al.* 1985). Ces études proposent des estimations des 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 l'existence d'une mortalité nutritionnelle des 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 intraspécifique pour la nourriture, cette dernière pouvant se traduire par 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 substituant la ration alimentaire effective des poissons à leur densité qui était utilisée par Beverton et Holt (*op.cit.*). Ainsi, dans OSMOSE, le taux de mortalité nutritionnelle M_{ξ_i} d'un banc de poissons i est exprimé linéairement en fonction de l'efficacité de prédation lorsque $\xi_i \leq \xi_{crit}$ (Figure 5). L'équation suivante est appliquée, avec $M_{\xi_{max}}$ le taux de mortalité nutritionnelle maximal, fixé en début de simulation:

$$M_{\xi_i} = -\frac{M_{\xi_{max}}}{\xi_{crit}} \xi_i + M_{\xi_{max}}$$

En conséquence, le nombre de poissons morts par insuffisance nutritionnelle $N_{M_{\xi_i,t}}$ du banc i pour le pas de temps t , peut s'exprimer sous la forme suivante:

$$N_{M_{\xi_i,t}} = N_{i,t} (1 - e^{-M_{\xi_i,t}})$$

VI.7 - Mortalité par pêche

L'activité de pêche est représentée par le vecteur de taux de mortalité par pêche $\{F_{s,a} \mid 0 \leq a \leq A\}$, précisé en entrée du modèle pour chacune des espèces s du système. Il s'agit alors de déterminer quand doit s'appliquer cette mortalité par pêche, *i.e.* déterminer la position de la pêche dans la séquence des différents processus affectant l'effectif de chaque espèce au cours d'un pas de temps t : la mortalité par prédation, la mortalité nutritionnelle, la mortalité par pêche. Les deux premières sources de mortalité sont appliquées au niveau de chaque groupe de poissons. Durant tout le pas de temps t , chaque groupe de poissons agit et interagit successivement dans un ordre aléatoire, 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 sont donc appliquées tout au long du pas de temps de simulation. A 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 groupe de poissons réalise en fait 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 (Figure 3.5).

VI.8 - Reproduction

Chaque espèce possède comme attribut d'entrée une fécondité relative ϕ_s , *i.e.* le nombre d'oeufs pondus par gramme de femelle mature. Soit BF_s la biomasse féconde de l'espèce s , $B_{s,i,t}$ la biomasse du groupe de poissons i de l'espèce s à la fin du pas de temps t , L_{M_s} la longueur corporelle à maturité de l'espèce s . En faisant l'hypothèse que le sex-ratio est égal à 1:1 pour toutes les espèces, l'équation suivante est appliquée:

$$N_{s,0,t+1} = \phi_s BF_{s,t} \quad \text{avec} \quad BF_{s,t} = \frac{1}{2} \sum_{L_{s,i,t} \geq L_{M_s}}^{A_s} B_{s,i,t}$$

Une variabilité de la croissance en fonction de la ration alimentaire ayant été prise en compte, le processus de reproduction dépend également, de manière implicite, des conditions alimentaires rencontrées localement dans le temps et l'espace par chaque groupe de poissons. En outre, deux raisons

ont présidé au choix d'une relation entre la production d'oeufs 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, conditionnant ainsi en partie la dynamique du système. La deuxième raison est de pouvoir représenter le processus de reproduction de la manière la plus simple possible par une relation linéaire, sans avoir à faire d'hypothèse contraignante sur la forme de la relation stock-recrutement à choisir. Le niveau du recrutement émerge de la survie annuelle des oeufs et des juvéniles au regard du processus de prédation et de la contrainte de capacité de charge du système.

A l'issue de la phase de reproduction, les groupes de poissons de chacune des classes d'âge sont répartis aléatoirement dans l'aire de répartition correspondant à leur espèce et leur âge. Si l'aire de répartition ne change pas selon l'âge des poissons, les poissons gardent la même localisation. Cette procédure permet éventuellement de mimer les changements d'aire de répartition observés chez les poissons tout au long de leur cycle de vie, et qui peuvent être expliqués notamment par l'existence de préférences environnementales différents selon les âges (Cayré 1990, Maury *et al.*, à paraître). Il est fréquent par exemple d'observer que les aires de ponte et de nurseries des juvéniles d'une espèce sont éloignées des aires de répartition des adultes (*e.g.* Hampton 1987, Sinclair 1988, Badenhorst et Smale 1991, Cushing 1992). Deux types de mouvement des poissons sont donc modélisés dans OSMOSE, des mouvements locaux liés à des règles de comportements individuels tendant à maximiser les prises alimentaires (de type "process-based" selon la terminologie proposée par Tyler et Rose, 1994) et des mouvements à plus grande échelle liés à des aires de répartition fixées, sans explicitation des processus sous-jacents (de type "pattern-based"). La combinaison de ces deux échelles de déplacement des individus permet de rendre compte, de manière assez simple, de l'hétérogénéité spatiale des populations.

VII- L'INITIALISATION D'ASSEMBLAGES MULTISPECIFIQUES THEORIQUES

VII.1- Initialisation des paramètres biologiques: utilisation de la base de données Fishbase

Les simulations réalisées dans les chapitres IX et X concernent des communautés marines de poissons théoriques, composées d'espèces dont les paramètres biologiques sont choisis aléatoirement. La constitution de communautés multispécifiques théoriques constitue un champ d'investigation important en écologie théorique (Michalski et Arditi 1999). Tregonning et Roberts (1979) par exemple, construisent des assemblages multispécifiques en tirant aléatoirement les paramètres de dynamiques et d'interactions des populations modélisées à l'aide d'un système dynamique de type Lotka-Volterra, et éliminent successivement les espèces les moins adaptées jusqu'à obtenir un système stable au sens mathématique. Afin d'étudier des communautés dont les caractéristiques soient les plus réalistes possible, nous avons choisi de délimiter au départ les gammes de variation des paramètres biologiques des populations de poissons en les tirant aléatoirement dans des distributions statistiques observées dans différents écosystèmes marins. Puis, sur une telle communauté multispécifique initiale, des simulations seront effectuées avec le modèle OSMOSE, à l'issue desquelles une nouvelle communauté est constituée, composée des espèces qui n'ont pas disparu du système. A l'issue de cette procédure qui peut être reproduite pour différents nombres d'espèces initiales, les communautés obtenues sont considérées à la fois viables et "statistiquement réalistes". Elles sont conservées pour initialiser des simulations exploratoires.

Dans cet objectif, la base de données "FishBase 99" est utilisée (<http://www.fishbase.org>; Froese et Pauly 1998). Celle-ci rassemble un grand nombre d'informations biologiques, écologiques ou halieutiques pour environ 23000 espèces marines ou d'eaux douces. En particulier, les paramètres biologiques nécessaires au modèle OSMOSE sont disponibles pour un grand nombre d'espèces de poissons marins à travers l'ensemble de l'écosystème mondial. L'analyse statistique des données de Fishbase permet, dans un premier temps, d'étudier les lois de distribution statistique des 6 variables aléatoires d'intérêt pour notre étude, *i.e.* des paramètres de croissance (L_∞ , K , t_0 , c) et de reproduction (L_M et ϕ). Les différentes variables aléatoires pouvant suivre des lois de distribution différentes, nous effectuerons une transformation de Box et Cox afin de normaliser les variables, étudier leurs coefficients de corrélation, et déterminer ensuite une loi globale multinormale à 6 dimensions représentant au mieux la distribution de fréquences conjointe des paramètres biologiques des espèces marines de poissons. De cette manière, les écosystèmes théoriques simulés seront composés d'espèces paramétrées de manière réaliste.

VII.1.1- Les données utilisées

Les données biologiques utilisées dans cette analyse concernent près de 1000 espèces de poissons marins, amphihalins et d'eaux saumâtres (cf. liste exhaustive en annexe de cette thèse). Elles constituent un ensemble de 910 observations conjointes des paramètres de croissance L_∞ et K , de 387 observations de t_0 , de 705 observations du facteur de condition c , de 126 observations de la longueur moyenne de maturité L_M et de 53 observations de la fécondité relative ϕ . Pour le paramètre t_0 , nous avons retiré de l'échantillon les valeurs positives. En effet, ce paramètre représente l'âge théorique de longueur nulle dans le modèle de croissance de Von Bertalanffy. Ainsi, les valeurs positives n'ont pas de sens biologique et nous supposons qu'elles sont liées à une erreur importante d'estimation lors de l'ajustement du modèle de Von Bertalanffy. D'autre part, sur les 53 données de fécondité relative utilisées, 30 sont estimées à partir des données de fécondité absolue et de poids moyens des poissons matures disponibles dans Fishbase.

VII.1.2- Transformation de Box et Cox

La Figure 3.9a représente les distributions de fréquence des paramètres biologiques de Fishbase, qui se révèlent toutes fortement asymétriques. On peut remarquer notamment que la distribution des L_∞ est apparemment de type log-normale. Cette allure de la distribution est en accord avec l'observation, pour différents assemblages d'espèces animales terrestres, que le plus grand nombre d'espèces tend à être de taille intermédiaire et plus précisément, que la distribution des fréquences de tailles moyennes spécifiques est fortement asymétrique (Blackburn *et al.* 1990, Blackburn et Gaston 1994, Maurer 1999).

L'objectif étant de pouvoir identifier facilement des lois de distribution et de mettre en évidence des corrélations potentielles entre les variables, une normalisation des variables est réalisée par une transformation de Box et Cox (1964). La transformation de Box et Cox a été choisie car c'est une procédure généraliste qui permet d'estimer parmi toute une famille de fonctions puissance, celle qui maximise la fonction de vraisemblance normale, sans nécessiter d'hypothèses sur les distributions initiales (Sokal et Rohlf 1995). Elle englobe notamment la transformation logarithmique qui, au vu des distributions de fréquences initiales des variables, semblait *a priori* être adaptée.

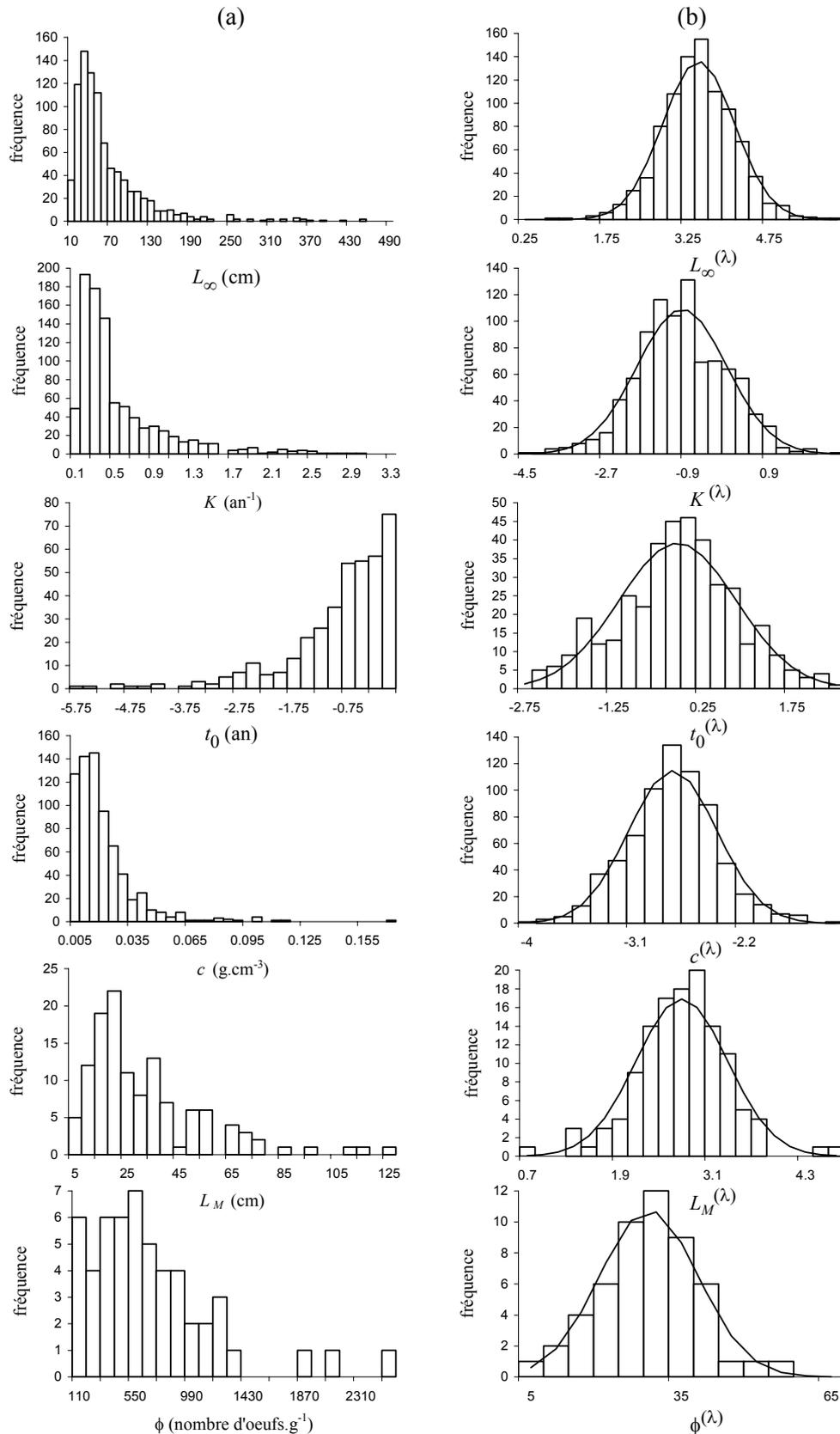


Figure 3.9: (a) Distributions de fréquences des observations des paramètres biologiques de croissance (L_∞ , K , t_0), du facteur de condition c , de la longueur corporelle moyenne à maturité L_M et de la fécondité relative ϕ . Les observations sont issues de la base de données "Fishbase 99". (b) Distributions des variables après une transformation de Box et Cox. En surimposé, la courbe continue représente la loi Normale correspondant aux variables transformées, dont les paramètres sont précisés dans le Tableau 3.2.

Soient (x_1, x_2, \dots, x_n) des observations de la variable aléatoire initiale X (*i.e.* valeurs de L_∞ pour n espèces par exemple) et $X^{(\lambda)}$ la variable aléatoire transformée. Box et Cox considèrent la famille de modèles suivants pour les observations transformées:

$$\begin{aligned} X^{(\lambda)} &= (X^\lambda - 1) / \lambda && \text{pour } \lambda \neq 0 \\ X^{(\lambda)} &= \ln X && \text{pour } \lambda = 0 \end{aligned}$$

Il s'agit alors d'estimer par itérations, la valeur $\hat{\lambda}$ qui maximise la fonction de log-vraisemblance suivante (Sokal et Rohlf 1995):

$$L(\lambda) = -\frac{v}{2} \ln(\sigma_{X^{(\lambda)}}^2) + (\lambda - 1) \frac{v}{n} \sum_{i=1}^n \ln(x_i) \quad (3.5)$$

où v est le nombre de degrés de libertés (soit n dans notre cas en supposant les n réalisations de X indépendantes). Il est à noter que la transformation de Box et Cox s'effectue à partir de valeurs observées x_i positives, et en conséquence, elle a été effectuée sur les valeurs absolues de t_θ .

Les fonctions de log-vraisemblance des variables transformées en fonction du paramètre λ et les estimations de $\hat{\lambda}$, issus de traitements statistiques sous Splus 4.4 (bibliothèque annexe MASS - Venables et Ripley 1999), sont représentés dans la Figure 3.10. Ils montrent notamment que pour les 6 paramètres biologiques, une transformation était nécessaire puisque les intervalles de confiance établis à 95% excluent tous la valeur $\lambda=1$. En outre, on peut remarquer que la transformation logarithmique aurait pu être appliquée aux paramètres L_∞ et L_M , autrement dit leurs distributions initiales sont proches d'une distribution log-normale ($\hat{\lambda}_{L_\infty} = -0.066$ et l'intervalle de confiance de $\hat{\lambda}_{L_M}$ comprend la valeur nulle). Les distributions obtenues après transformation sont représentées dans la Figure 3.9b. L'hypothèse de normalité des variables transformées doit être maintenant vérifiée pour accepter les transformations effectuées.

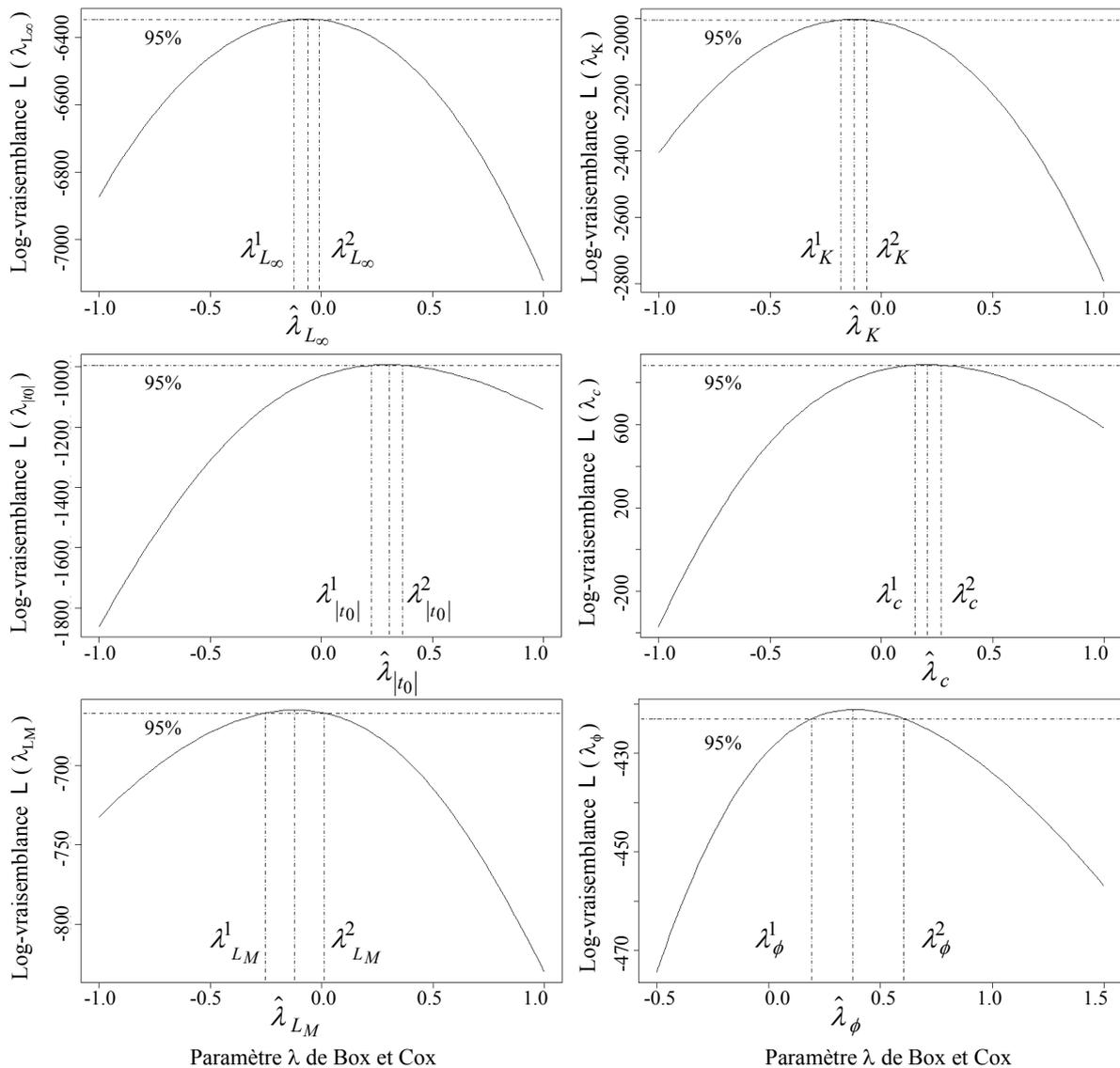


Figure 3.10: Fonctions de log-vraisemblance issues d'une transformation de Box et Cox des observations des paramètres biologiques de Fishbase (L_∞ , K , t_0 , c , L_M , ϕ) en fonction de λ (équation (3.5)). λ^1 et λ^2 correspondent aux limites de l'intervalle de confiance à 95% de $\hat{\lambda}$.

VII.1.3- Vérification de l'hypothèse de normalité

L'hypothèse d'indépendance des observations étant supposée vérifiée (une observation correspondant à la mesure d'un paramètre biologique pour une espèce donnée), nous nous intéressons uniquement à l'hypothèse de normalité des variables transformées. Pour cela, une technique graphique peut être utilisée, le "quantile-quantile plot" (Chambers *et al.* 1983) des réalisations standardisées des variables transformées $\{x_i^{(\lambda)}/\sigma_X^{(\lambda)}\}$ en fonction des scores d'une distribution normale centrée réduite.

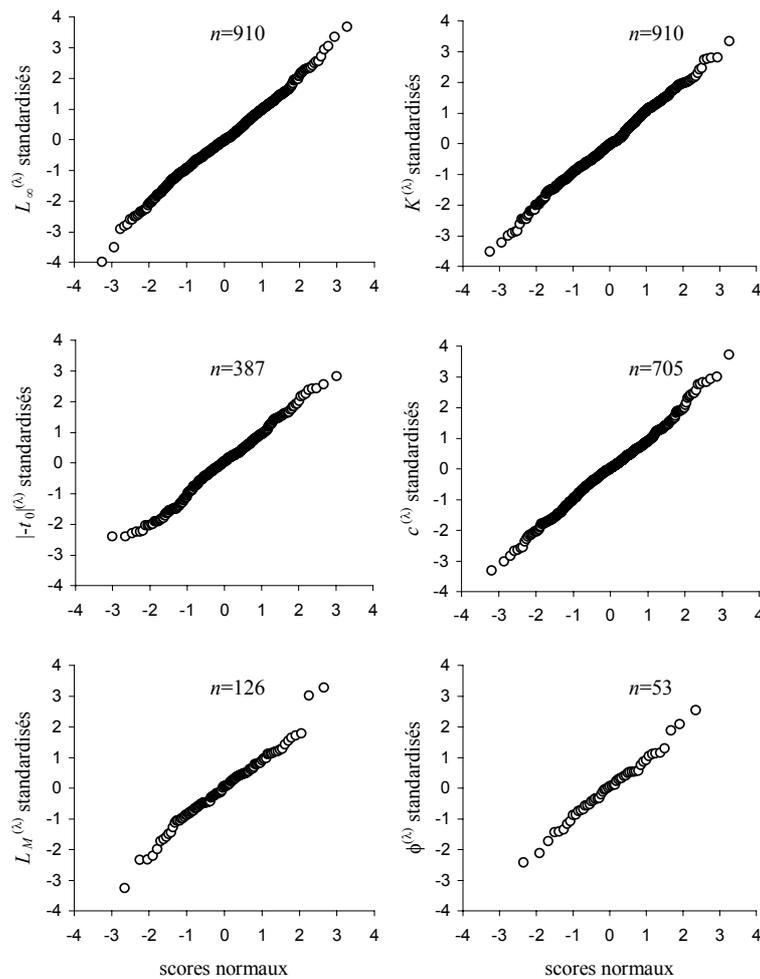


Figure 3.11: Quantile-Quantile Plot des variables transformées et standardisées.

Pour les variables transformées de L_∞ , K , c , et ϕ , le quantile-quantile plot est bien aligné avec la première bissectrice et confirme donc l'hypothèse de normalité (Figure 3.11). Quelques doutes peuvent en revanche être émis pour les variables transformées des paramètres t_0 et L_M . Afin de compléter l'analyse de normalité, la statistique W de Shapiro et Wilk (1965) est utilisée. Celle-ci peut être présentée comme analogue au carré du coefficient de corrélation entre les points du quantile-quantile plot (Tassi 1985). Les résultats montrent que pour toutes les variables transformées, exceptée $t_0^{(\lambda)}$, l'hypothèse nulle de normalité ne peut être rejetée. Les risques α de rejeter H_0 à tort pour ces variables sont en effet très élevés (Tableau 3.2). Pour $t_0^{(\lambda)}$, un test supplémentaire plus souple est effectué, le test non paramétrique de conformité de Kolmogorov-Smirnov, qui fournit un risque $\alpha=0.17$ de rejeter l'hypothèse de normalité à tort. A défaut de l'accepter, nous choisissons donc de ne pas rejeter l'hypothèse de normalité pour ce paramètre. Le Tableau 3.2 présente les valeurs des paramètres de transformation de Box et Cox ainsi que les deux paramètres (moyenne et écart-type) de la loi normale obtenue pour chaque variable biologique transformée.

Tableau 3.2: Récapitulatif des transformations effectuées sur les variables biologiques de croissance (L_∞ , K , t_0 , c) et de reproduction (L_M , ϕ). $\hat{\lambda}$ est le paramètre estimé d'une transformation de Box et Cox pour normaliser les variables. W est la statistique de Shapiro et Wilk permettant de vérifier l'hypothèse de normalité des variables transformées, dont les moyennes $\mu^{(\lambda)}$ et écart-types $\sigma^{(\lambda)}$ sont également reportés.

	L_∞	K	t_0	c	L_M	ϕ
Paramètre $\hat{\lambda}$ de Box et Cox	-0.066	-0.124	0.296	0.209	-0.119	0.387
$P\{W < w(n, \alpha) \mid H_0\}$	0.91	0.68	0.03	0.66	0.46	0.96
Moyenne $\mu^{(\lambda)}$	3.321	-1.180	-0.307	-2.867	2.599	26.032
Ecart-type $\sigma^{(\lambda)}$	0.664	0.993	0.986	0.367	0.594	9.819

VII.1.4- Retour sur l'objectif de l'analyse: reconstituer des communautés marines théoriques

Pour reconstituer des assemblages multispécifiques théoriques, l'objectif est de pouvoir effectuer des tirages aléatoires de chaque variable biologique pour chaque espèce, selon les distributions de fréquence observées dans Fishbase et en tenant compte des corrélations entre les différents paramètres. Les distributions initiales n'étant pas *a priori* homogènes, nous avons transformé ces variables afin de pouvoir travailler sur des distributions normales bien identifiées, et étudier leurs coefficients de corrélation. En effet, la condition d'indépendance des paramètres biologiques pour une même espèce est supposée non vérifiée (nous avons évoqué dans le chapitre III.1, l'existence de relations allométriques entre la taille corporelle et de nombreux autres traits de vie; plus spécifiquement pour les espèces de poissons, on pourra se reporter également à Jensen 1997, Rochet 1998, Froese et Binohlan 2000). La matrice de corrélation des variables transformées est reportée dans le Tableau 3.3.

Tableau 3.3: Matrice de corrélation des variables biologiques transformées

	$L_\infty^{(\lambda)}$	$K^{(\lambda)}$	$t_0^{(\lambda)}$	$c^{(\lambda)}$	$L_M^{(\lambda)}$	$\phi^{(\lambda)}$
$L_\infty^{(\lambda)}$	1					
$K^{(\lambda)}$	-0.695	1				
$t_0^{(\lambda)}$	0.360	-0.521	1			
$c^{(\lambda)}$	0.036	0.005	-0.042	1		
$L_M^{(\lambda)}$	1.007	-0.881	0.458	0.004	1	
$\phi^{(\lambda)}$	-0.251	0.248	-0.344	0.016	-0.340	1

On peut remarquer que les paramètres les plus fortement corrélés sont les transformées de L_∞ , K , t_0 et L_M , *i.e.* les paramètres du modèle de croissance de von Bertalanffy et la longueur de maturité des poissons. En particulier, la transformée du paramètre K , qui peut être assimilé au taux de croissance corporelle, est corrélé négativement à la transformée de la longueur asymptotique du poisson. D'autre part, plus les poissons ont une longueur asymptotique élevée, plus leur longueur de maturité est également élevée. En outre, le facteur de condition c est très faiblement corrélé aux autres, il peut être considéré comme étant indépendant.

Nous avons dès lors toutes les informations requises pour pouvoir établir une loi de distribution conjointe des paramètres biologiques chez les espèces de poissons marins. Nous supposons que les transformées des 6 paramètres biologiques suivent une loi de distribution conjointe multivariée à 6 dimensions, toute combinaison linéaire de ses composantes suivant une loi normale à une dimension (Scherrer 1984, Saporta 1990). Un tirage aléatoire dans cette loi de distribution définie par son espérance $(\mu_{L_\infty(\lambda)}, \mu_{K(\lambda)}, \mu_{t_0(\lambda)}, \mu_{c(\lambda)}, \mu_{L_M(\lambda)}, \mu_{\phi(\lambda)})$ et par la matrice de variance-covariance des 6 variables normales la composant, correspond, dans le cadre de notre travail, au tirage aléatoire des paramètres biologiques caractéristiques d'une espèce. Ainsi, n tirages aléatoires indépendants dans cette loi multidimensionnelle, permettent de reconstituer un assemblage multispécifique à n espèces, utilisé pour paramétrer de manière plus réaliste les simulations théoriques de OSMOSE.

VII.2- Initialisation des abondances

Dans OSMOSE, l'initialisation des effectifs des classes d'âge et groupes de poissons simulés peut être effectuée de deux manières: soit à partir des abondances spécifiques (correspondant à des données disponibles pour un écosystème particulier ou à des tirages aléatoires) soit à partir du spectre de taille de l'écosystème.

1 - Dans le cas où les effectifs de chaque espèce N_s sont en entrée du modèle, une pseudo-cohorte peut être constituée 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 utilisée pour initialiser les simulations:

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

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 spécifiques. La relative uniformité des spectres de taille observés dans différents écosystèmes marins (cf parties I et II) justifie le choix d'un tel indice pour pouvoir initialiser des assemblages multispécifiques théoriques plus réalistes que ceux obtenus par simple répartition aléatoire des biomasses spécifiques. Différentes mesures du spectre de taille exprimé en Ln(effectif) versus Ln(classes de taille corporelle), montrent que cet indice écosystémique est une fonction uniforme décroissante de la taille des organismes (*e.g.* ICES 1996, Rice et Gislason 1996, Bianchi *et al.* 2000). 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 formalisées 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 des 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 (Figure 3.12).

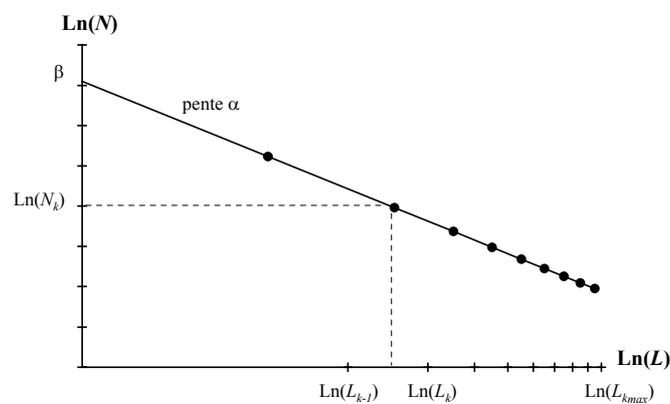


Figure 3.12: Spectre de taille théorique de l'écosystème

L'algorithme d'initialisation consiste à répartir l'effectif total $\sum_{k=1 \dots k_{\max}} N_k$ en $\sum_{s=1 \dots S} (A_s + 1)$ 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 $N_{s,a}/n_k$.

CONCLUSION

Le modèle proposé OSMOSE permet la simulation de dynamiques spécifiques et écosystémiques à partir de comportements modélisés au niveau individuel. En cela, il concilie différents niveaux d'étude des dynamiques d'assemblages multispécifiques marins: le niveau individuel, le niveau spécifique stratifié en classes d'âge et de taille, et le niveau global des communautés stratifiées en classes de taille. La taille corporelle des poissons est à la base du modèle. Elle intervient en effet au niveau de son initialisation (initialisation des abondances spécifiques à partir du spectre de taille de l'écosystème étudié), au niveau des processus biologiques et écologiques modélisés et des hypothèses sous-jacentes, et en aval du modèle puisque la structure en taille des espèces et des écosystèmes peut être étudiée au cours du temps. Le choix de l'hypothèse d'une prédation fondée sur la taille des poissons couplé à celui d'une modélisation individus-centrée permet de représenter de manière assez simple des réseaux trophiques dont la structure est variable, potentiellement riches en espèces, et soumis à des scénarios de pêche variés (répartition de l'effort de pêche sur les différentes composantes de la ressource, tailles de première capture, instauration de zones protégées). En outre, différentes caractéristiques peuvent être étudiées à l'aide du modèle OSMOSE à différents niveaux d'agrégation: les effectifs, biomasses et captures des espèces, structurés en âge, en taille, et dans l'espace ainsi que le niveau de recrutement et différents indices de biodiversité.

D'autre part, plusieurs aspects contribuent à l'originalité du modèle OSMOSE dans le domaine de la modélisation individus-centrée:

- les effectifs complets des populations sont modélisés, et non un échantillon;
- le cycle de vie entier des espèces sur plusieurs générations est modélisé;
- un grand nombre d'espèces peut être pris en compte dans le modèle;
- ces trois premiers points sont liés au choix de l'unité d'interaction qui est un groupe d'individus et non un individu isolé;
- beaucoup de paramètres en entrée du modèle sont des données macroscopiques, couramment estimées pour de nombreuses espèces marines et qui présentent donc l'avantage d'être disponibles dans la littérature ou dans les bases de données comme Fishbase;
- l'opportunisme de prédation est complet, sans référence à des préférences alimentaires spécifiques.

Une des limites du modèle réside dans le type d'assemblages multisécifiques étudié: en effet, le modèle s'attache essentiellement à représenter les dynamiques des populations de poissons piscivores, démersaux et pélagiques. 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. Toutefois, comme le montre Bax (1998), "fish are a major predator of other fish [...] in marine ecosystems". Ainsi, la représentation explicite des seules dynamiques des poissons piscivores est supposée capturer l'essentiel des propriétés et dynamiques des communautés de poissons exploitées.

En outre, en vue de simplifier le modèle, certains aspects et détails de l'écologie de la prédation chez les poissons n'ont pas été pris en compte dans le modèle. Par exemple, nous référons aux travaux de Andersen et Ursin (1977) et de Froese et Pauly (1997), le même seuil maximal du rapport de la taille du prédateur sur celle de sa proie est attribué aux espèces. Or Meyer et Smale (1991) et Lévêque (1997) soulignent par exemple que les différentes formes des mâchoires peuvent influencer ce ratio et également déterminer des préférences alimentaires. De la même manière, Bundgaard et Sparholt (1992) ont estimé sur plusieurs stocks de la mer Baltique, que ce rapport de tailles était susceptible d'augmenter avec la taille des prédateurs. En outre, les différences des vitesses de déplacement des prédateurs, souvent corrélées à leur taille corporelle (Froese et Pauly, 1997), ne sont pas prises en compte dans le modèle car le pas de temps élevé du modèle est supposé uniformiser les rayons d'action des individus. Nous n'avons pas non plus tenu compte de l'évitement des prédateurs

dans les décisions de déplacements des poissons. Par ailleurs, l'espace est pris en compte de manière bi-dimensionnelle dans le modèle. Or certains auteurs font remarquer que les comportements de migration verticale dans la colonne d'eau à un rythme journalier permettraient à certains poissons de limiter les taux de rencontre avec leurs prédateurs (*e.g.* Nelson et Perry 1990). L'omission de ces caractéristiques et comportements individuels dans l'élaboration du modèle est liée à notre effort de parcimonie. Il s'agit en effet d'échapper, autant que possible, à deux problèmes inhérents à l'approche individus-centrée (Murdoch *et al.*, 1992). Le premier problème tient à la complexité des IBMs, due à la multitude de détails incorporés sur les processus écologiques et caractéristiques des individus, qui rend difficile l'analyse des résultats du modèle et la détermination des mécanismes responsables des dynamiques simulées. Le deuxième problème est que, pour pouvoir envisager l'application du modèle à un cas réel, le niveau de détail des processus modélisés requiert une quantité importante de données qu'il n'est pas toujours possible de collecter. Ce problème se manifeste non seulement en amont du modèle, mais également lors de la confrontation des résultats à la réalité. Il s'agit alors de trouver les niveaux adéquats de comparaison qui sont en général plus agrégés que les unités d'interaction du modèle.

En réponse à ces contraintes, OSMOSE est un compromis entre l'exigence de parcimonie et la nécessité de représenter de nombreux processus dont l'importance fonctionnelle est supposée déterminante au niveau de l'écosystème.

Enfin, il convient de souligner quelques améliorations possibles du modèle. En particulier, la manière de prendre en compte les deux dimensions temps et espace peut être discutée dans une optique de généralité du modèle. Dans l'état actuel du modèle, le temps est discrétisé en un certain nombre de pas de temps de simulation. En l'occurrence, le pas de temps utilisé par défaut pour toutes les simulations de la quatrième partie est de l'année, sachant que pendant un pas de temps, les super-individus effectuent deux séries d'actions et les paramètres écologiques sont remis à jour deux fois également (*e.g.* croissance corporelle, aire de répartition moyenne). Le pas de temps est en effet divisé en deux pour pouvoir appliquer le taux de mortalité par pêche au milieu de pas de temps, comme préconisé par Pope (1972). Le pas de temps réel en termes de processus modélisés, est donc le semestre. La structure informatique du modèle permet d'affiner le pas de temps de simulation mais dès lors, la limitation du modèle tient non seulement à la quantité d'informations plus fines requises en amont du modèle mais également à la modélisation même des processus. Un exemple de problèmes potentiels est lié à la répartition spatiale moyenne des poissons selon leur âge. Il est rappelé que les poissons effectuent deux types de déplacement: un déplacement de type local guidé par la recherche de nourriture et un déplacement à plus grande échelle visant à simuler les changements d'aires de répartition des poissons selon leur âge, en fonction de leurs *preferendii* environnementaux. On peut se permettre, en raisonnant sur un semestre, d'attribuer aux poissons une aire de répartition moyenne

selon leur âge, de manière phénoménologique. En revanche, si le pas de temps considéré est plus fin, la modélisation explicite du processus de déplacement à grande échelle paraît être une nécessité. Un autre processus qui devra également être repensé et reformulé concerne la mortalité par famine. En effet, la probabilité de mourir pour un poisson représente implicitement dans le modèle OSMOSE une cumulation des effets de la famine sur un semestre. Lors du passage à un pas de temps plus fin, de l'ordre du jour par exemple, plusieurs possibilités de modification de la fonction de mortalité sont envisageables: (i) soit choisir une solution générique adaptable à différentes discrétisations temporelles en divisant la probabilité de mourir par an en fonction du pas de temps considéré, (ii) soit redéfinir pour un pas de temps journalier cette probabilité en fonction de la connaissance fine des processus bioénergétiques du poisson, (iii) ou encore déterminer une durée limite de jeûne au-delà de laquelle les poissons meurent. Ces différentes options pourront être implémentées au sein d'une version générique du modèle OSMOSE, et comparées dans le cadre d'une analyse de sensibilité. Du point de vue de l'espace, des améliorations sont également à apporter dans une même optique de généralité du modèle. En effet, une cellule de la grille spatiale de simulation représente dans l'état actuel du modèle, non seulement une unité spatiale mais aussi, implicitement, une unité écologique puisque la cellule gère le critère de co-occurrence spatio-temporelle du processus de prédation: un prédateur a potentiellement accès à toutes les proies de taille adéquate, situées dans la même cellule que lui. Chaque super-individu effectue deux déplacements locaux pendant une année, quelle que soit sa taille ou son identité taxonomique. Dans le cas d'une application à un écosystème réel, il sera envisagé d'attribuer des rayons d'action et de déplacement différentiels à chaque groupe d'individus suivant les informations disponibles concernant, notamment, leur vitesse de nage.

QUATRIEME PARTIE: EXPLOITATION

**Tester les effets de différents scénarios de pêche
sur la dynamique de l'écosystème**

INTRODUCTION

Le modèle OSMOSE peut être considéré comme un laboratoire virtuel dans lequel une large gamme de configurations d'assemblages multispécifiques et d'exploitation peut être expérimentée afin de tester des hypothèses écologiques ou d'évaluer les conséquences de mesures de gestion de pêche particulières. Dans cette optique, cette partie¹ regroupe différentes "expériences" réalisées à l'aide du modèle OSMOSE.

Les deux premières expérimentations "virtuelles", qui constituent les deux premiers chapitres de cette partie, s'attachent à étudier les comportements des dynamiques simulées au niveau des espèces et des communautés. La comparaison des résultats obtenus avec les comportements observés dans les écosystèmes marins exploités permet de discuter les hypothèses et processus en jeu dans le modèle. Il s'agit de tester la capacité du modèle OSMOSE à reproduire des phénomènes observés, telle que la relative stabilité de certains traits écosystémiques, mesurés en termes de biomasse (chapitre VIII) ou de distribution des fréquences de tailles (chapitre IX). En cela, cette première étape permettra de juger de la cohérence du modèle proposé et d'en constituer une forme de validation qualitative.

Dans un second temps, les potentialités du modèle en terme d'évaluation des effets de la pêche sont abordés dans les deux derniers chapitres. En particulier, OSMOSE est un modèle multispécifique dont la structure en taille et la spatialisation des processus permettent de fournir un point de vue théorique sur deux sujets d'intérêt majeur en gestion des pêches: l'utilisation du spectre de taille comme indice écosystémique des effets de la pêche (chapitre IX), et l'instauration de zones protégées comme moyen de gestion des pêches (chapitre X).

¹ Cette partie fait l'objet des articles suivants:

- Shin Y.-J., P. Cury, accepté. Exploring fish community dynamics through size-dependent trophic interactions using a spatialized individual-based model. *Aquatic Living Resources*.
- Shin Y.-J., P. Cury, en préparation. Do size spectra matter for ecosystems functioning and exploitation? An individual-based modelling approach. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*.
- Shin Y.-J., P. Cury, accepté. Simulation of the effects of Marine Protected Areas on yield and diversity using a multispecies, spatially explicit, individual-based model. *In: Spatial processes in marine fisheries*, University of Alaska Sea Grant, Fairbanks.
- Shin Y.-J., P. Cury, accepté. Etude de l'impact des refuges marins pour la gestion des pêcheries multispécifiques. Simulations avec le modèle OSMOSE. *In: Les espaces de l'halieutique*, 4ème Forum Halieumétrique, Rennes 29/06 au 01/07/99, Edition IRD.

VIII- OSMOSE EST UN MODELE D'INTERACTIONS TROPHIQUES: EXPLORATION DE LA STABILITE DES DYNAMIQUES MULTISPECIFIQUES

VIII.1- Introduction

Les simulations présentées dans ce chapitre donnent un premier aperçu des possibilités d'exploration des dynamiques multispécifiques à l'aide du modèle OSMOSE. Leur objectif est d'étudier les grands traits dynamiques qui émergent au niveau des populations et des communautés à partir des règles de comportement individuel présentées dans le chapitre précédent. Nous nous intéressons plus particulièrement à l'étude de la stabilité de l'écosystème simulé, en la définissant par opposition à la variabilité temporelle. La stabilité temporelle peut en effet être définie et mesurée à l'aide du coefficient de variation des variables d'état clés du système (Pimm 1991, Tilman 1996, Tilman 1999).

Une dynamique de référence concernant une communauté multispécifique sans redondance spécifique est tout d'abord proposée (cf. § VIII.2). Celle-ci est examinée en s'attachant particulièrement aux niveaux des biomasses spécifiques et de la biomasse totale ainsi qu'à leur variabilité. Dans un deuxième temps, l'effet de la force des interactions entre espèces sur les caractéristiques de l'écosystème est analysé (§ VIII.3). L'effet d'une forte pression de pêche sur la structure de la communauté simulée est ensuite examiné dans le cas de l'assemblage multispécifique de référence sans redondance spécifique (§ VIII.4) puis dans le cas où une espèce analogue (redondante) de l'espèce exploitée est présente (§ VIII.5).

VIII.2 - Simulations de référence: une communauté multispécifique sans redondance spécifique

Une communauté multispécifique composée de sept espèces en interaction est simulée. Les espèces modélisées sont choisies pour couvrir une large gamme de tailles: le paramètre de croissance L_{∞} varie de 25 cm à 235 cm. Les autres paramètres biologiques utilisés sont fournis dans le Tableau 4.1. La durée de vie des espèces est fixée à 7 ans, le nombre de groupes de poissons par âge à 50. Ainsi, un maximum de 2800 groupes (7 espèces \times 8 classes d'âge \times 50 groupes) interagissent dans une grille spatiale de 15 \times 15 cellules. L'aire de répartition de chaque espèce couvre une surface égale à 80% (180 cellules) de la surface totale de la grille et leur localisation est choisie aléatoirement. La capacité de charge du système est fixée à 10⁶ tonnes, et reste stationnaire pendant toute la durée des simulations (200 ans). L'abondance de chaque espèce est initialisée à l'aide d'un algorithme qui permet de reproduire le spectre de taille de l'écosystème de la Mer du Nord tel qu'il a été décrit par Rice et Gislason (1996) pour la période 1977-1993 (cf. chapitre VII.1). Notons que pour chaque configuration des paramètres du modèle, 10 simulations identiques de 200 ans chacune sont réalisées.

Tableau 4.1: Paramètres biologiques utilisés dans la simulation de référence (écosystème non exploité par la pêche, pas de redondance spécifique)

PROCESSUS	Croissance				Reproduction		Prédation		
PARAMETRES	L_∞	K	t_0	c	a_{mat}	ϕ	Age de piscivorie	Taux de prédation	Rapport des tailles préd./proie
	(cm)		(an)	(g.cm ⁻³)	(an)	(g ⁻¹)	(an)		
Espèce 1	15	0.74	-1.03	0.01	1	1000	1	3.5	3.5
Espèce 2	45	0.32	-	-	2	500	-	-	-
Espèce 3	65	0.25	-	-	2	200	-	-	-
Espèce 4	105	0.18	-	-	2	100	-	-	-
Espèce 5	165	0.14	-	-	3	30	-	-	-
Espèce 6	205	0.12	-	-	3	30	-	-	-
Espèce 7	235	0.11	-	-	3	20	-	-	-

Les résultats des simulations en termes de dynamique de la biomasse de chacune des espèces et de biomasse de l'ensemble de l'écosystème sont présentés dans la Figure 4.1. Ils montrent l'émergence d'une stabilité relative de la biomasse au niveau de l'assemblage multisécifique contrastant avec la variabilité observée au niveau de la biomasse de chacune des populations.

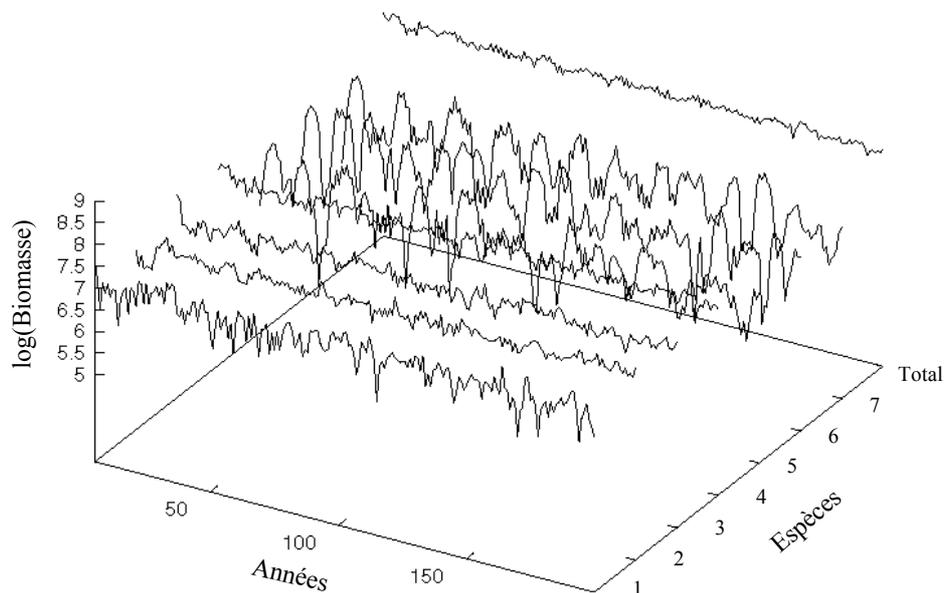


Figure 4.1: Biomasses spécifiques et biomasse totale du système en log (tonnes) en fonction du temps pour la simulation de référence: pas de pêche, ni de redondance spécifique. Le déroulement d'une seule simulation parmi les 10 réalisées, est représenté ici.

Ainsi, le coefficient de variation \overline{CV} de la biomasse totale, moyenne des CVs de 10 séries de simulations, est relativement faible ($\overline{CV}=0.348$). Ce résultat n'est pas dû à l'existence d'une espèce dominante dont la dynamique serait plus stable que celle des autres (cf. les valeurs moyennes de biomasse présentées dans le Tableau 4.2). En outre, la biomasse de l'espèce située à la base du réseau trophique (l'espèce n°1 dont le $L_\infty=15$ cm) présente une très forte variabilité ($\overline{CV}_1=2.086$).

Tableau 4.2: Biomasses (en tonnes) et coefficients de variation moyens (\overline{CV}) pour le système de référence (7 espèces, pas de pêche, pas de redondance spécifique). Les biomasses correspondent aux moyennes des biomasses moyennes des 10 séries de simulations, de 200 années chacune. Les \overline{CV} s correspondent aux moyennes des CVs des 10 séries de simulations.

	Biomasses moyennes	\overline{CV} s des biomasses
Espèce 1	1.868 10 ⁷	2.086
Espèce 2	1.812 10 ⁷	0.326
Espèce 3	1.327 10 ⁷	0.382
Espèce 4	2.036 10 ⁷	0.339
Espèce 5	7.239 10 ⁶	1.061
Espèce 6	1.096 10 ⁷	1.085
Espèce 7	8.891 10 ⁶	1.058
Total	9.753 10 ⁷	0.348

Si les dynamiques des espèces étaient indépendantes, le coefficient de variation moyen de la biomasse totale \overline{CV}_e pourrait être calculé de la manière suivante :

$$\overline{CV}_e = \left[\sum_{n=1}^{10} \frac{\sqrt{\sum_{s=1}^S \frac{\sum_{t=0}^T (B_{n,s,t} - \overline{B}_{n,s})^2}{T}}}{\sum_{s=1}^S \overline{B}_{n,s}} \right] / 10 = 0.439$$

avec n le numéro de série de simulation, S le nombre d'espèces, T le nombre de pas de temps de chaque simulation, $B_{s,t}$ la biomasse de l'espèce s au temps t , et \overline{B}_s la biomasse moyenne de l'espèce s pendant la période T .

Le test non paramétrique de Wilcoxon permet de rejeter l'hypothèse $H_0: P(CV < CV_e) \leq 0.5$ avec un risque d'erreur inférieur à un pour mille ($U_{\text{obs}} (=3) < U_{10,10,0.001} (=10)$). Ainsi, le coefficient de variation de la biomasse totale de l'assemblage multispécifique simulé est inférieur au coefficient de variation qui serait obtenu si les biomasses spécifiques variaient de manière indépendante.

Les simulations permettent donc de montrer que les interactions entre les espèces tendent à stabiliser la biomasse totale du système. Cette caractéristique importante ne provient pas de la contrainte liée à la capacité de charge puisque : (i) celle-ci ne s'applique qu'aux poissons non piscivores (ii) elle ne s'applique qu'au début de chaque pas de temps et précède les processus de prédation, croissance et reproduction. Ce n'est qu'après ces différentes étapes que les biomasses spécifiques et totales sont calculées. La capacité de charge contraindrait donc le niveau moyen de la biomasse du système mais pas son coefficient de variation.

Concernant le recrutement, la Figure 4.2 met clairement en évidence que, bien que le nombre d'œufs produits annuellement soit linéairement dépendant de la biomasse féconde, aucune relation n'émerge entre la biomasse féconde et le recrutement. Cette très grande variabilité du recrutement est observée pour toutes les espèces simulées. Ceci montre le rôle potentiel des interactions spécifiques dans la variabilité du recrutement et, en conséquence, dans la variabilité des biomasses spécifiques. Dans le modèle, le recrutement dépend donc plus de la capacité de charge du système et de l'intensité de la prédation que de l'état de la population.

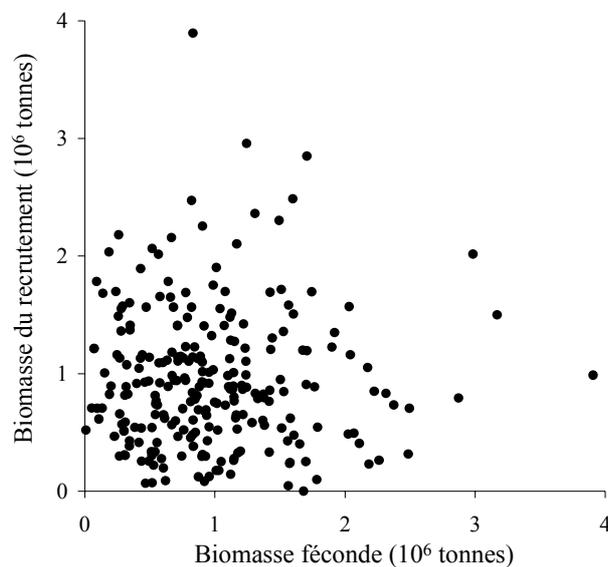


Figure 4.2: Biomasse du recrutement en fonction de la biomasse féconde pour l'espèce 1 dans le système de référence : pas de pêche, pas de redondance. Une seule simulation de 200 années est représentée ici.

VIII.3 – EFFETS DE LA FORCE DES INTERACTIONS ENTRE ESPECES

Les simulations présentées dans ce chapitre ont pour objectif d'explorer comment la force des interactions entre les espèces influence la stabilité de la communauté précédemment étudiée (les 7 espèces présentées dans le Tableau 4.1). Cette question peut être étudiée simplement en faisant varier le nombre de cellules de la grille de simulation. En effet, une cellule correspond à l'unité spatiale à l'intérieur de laquelle tous les poissons sont susceptibles d'interagir par prédation ou compétition. En augmentant le nombre de cellules, nous réduisons leur surface, *i.e.* la surface théorique explorée par chacun des poissons pour rechercher ses proies. Ainsi, l'intensité de prédation peut être considérée comme étant négativement corrélée au nombre de cellules.

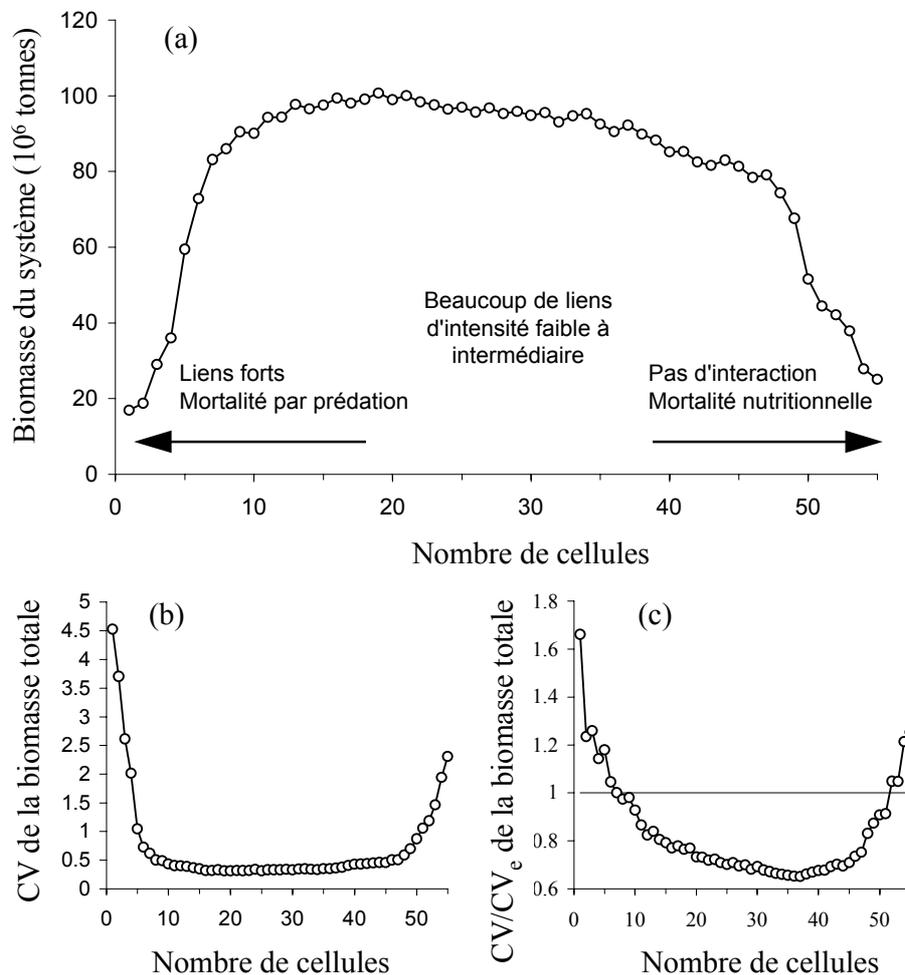


Figure 4.3: Influence de la force des interactions spécifiques (nombre de cellules de la grille de simulation) pour le système de référence (ni pêche ni redondance) sur la biomasse moyenne du système (a), sur son CV (b) et sur le rapport du coefficient de variation observé au coefficient de variation calculé à partir des biomasses spécifiques considérées indépendantes CV/CV_e (c). Chaque point représente une moyenne calculée sur 10 séries de simulations de 200 années chacune.

La relation entre la biomasse totale de l'écosystème et l'intensité des interactions (le nombre de cellules) est non linéaire (Figure 4.3a). Lorsque chaque poisson est potentiellement accessible à tous les autres (les interactions sont maximales : la grille est composée d'une unique cellule), certaines biomasses spécifiques sont réduites à des niveaux très faibles, dûs aux forts taux de prédation. Au contraire, lorsque les groupes de poissons sont isolés (interactions minimales: la grille est composée d'un grand nombre de cellules), la mortalité par famine entraîne de faibles niveaux de biomasse des prédateurs et, en conséquence, de biomasse totale. La biomasse totale de l'écosystème est maximale pour des niveaux d'interaction faibles à intermédiaires. D'autre part, ces niveaux de biomasse maximale sont caractérisés par une faible variabilité (leurs CV sont minimum : cf. Figure 4.3b) et par une plus grande stabilité de l'écosystème relativement à la variabilité spécifique (Figure 4.3c). La figure 4.3c montre également que lorsque les interactions sont trop fortes ou trop faibles, celles-ci se traduisent par une déstabilisation du système ($CV/CV_e > 1$).

VIII.4 – Impact de la pêche sur un écosystème sans redondance

Pour mettre en évidence l'effet de la pêche, la simulation d'une très forte pression de pêche sur une espèce ($F=5$ pour les groupes d'âge 1^+ de l'espèce 1) est réalisée. Le diagramme d'exploitation simulé n'a pas pour objectif d'être réaliste, mais celui d'examiner les effets, sur l'assemblage multispecific simulé précédemment, de l'exploitation d'une espèce à un niveau extrêmement élevé. Dans ce cas, la biomasse totale moyenne du système et son coefficient de variation moyen conservent sensiblement les mêmes niveaux que ceux obtenus sans exploitation ($\bar{B}=9.887 \cdot 10^7$ tonnes et $\bar{CV}=0.313$). Malgré le très fort niveau d'exploitation qu'elle subit, l'espèce 1 ne disparaît pas du système. Ses paramètres démographiques particuliers (maturité précoce et forte fécondité relative, cf. Tableau 4.1) la rendent résistante à la pêche. De façon plus surprenante, sa biomasse moyenne et son CV moyen restent du même ordre de grandeur que lorsqu'elle n'est pas exploitée. En revanche, sa structure d'âge est très modifiée au point que les poissons d'âge 4^+ sont virtuellement absents du système. Une conséquence imprédictible de l'exploitation de l'espèce 1 et de la modification de sa structure d'âge est la disparition des espèces 5 et 7 (Figure 4.4). Si, quantitativement, le système semble résister à la pression de pêche sur une espèce, sa structure a en réalité été modifiée.

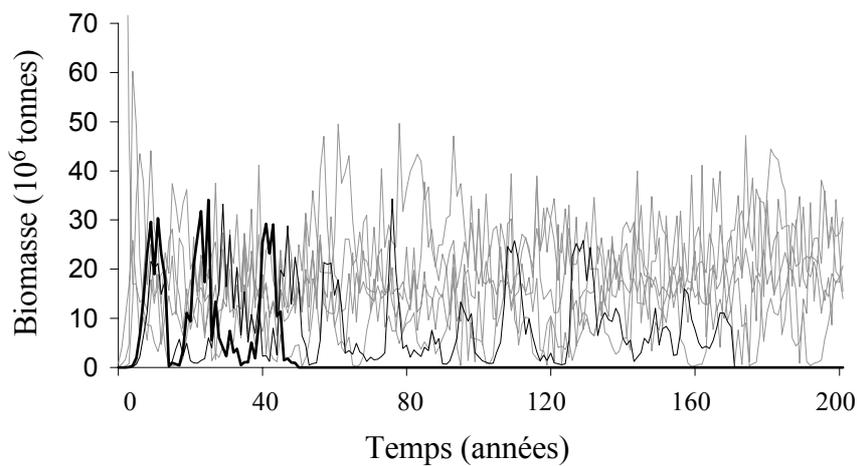


Figure 4.4: Simulation d'une très forte mortalité par pêche exercée sur l'espèce 1 ($F=5$) sans redondance spécifique dans le système. Les espèces 5 (trait noir épais) et 7 (trait noir fin) disparaissent. Les lignes grises représentent la biomasse des autres espèces du système. Le déroulement d'une seule simulation sur les 10 réalisées est représenté ici. L'espèce 5 est non viable dans les 10 simulations réalisées, l'espèce 7 dans 8 simulations sur 10.

VIII.5 - Effet de la redondance spécifique sur la stabilité des communautés

Dans ces simulations, une espèce redondante 1* est ajoutée au système de référence. Celle-ci est caractérisée par les mêmes paramètres biologiques que l'espèce 1. Son aire de distribution a la même taille mais pas la même localisation puisque celle-ci, comme pour toutes les autres espèces présentes, est définie aléatoirement.

Tableau 4.3: Biomasses moyennes (en tonnes) et coefficients de variation moyens dans le cas redondant, sans pêche. Les espèces 1 et 1* sont redondantes (mêmes paramètres biologiques). Les biomasses sont les moyennes des biomasses moyennes des 10 séries de simulations, de 200 années chacune. Les \overline{CVs} correspondent aux moyennes des CVs des 10 séries de simulations.

	Biomasses moyennes	\overline{CVs} des biomasses
Espèce 1	$1.545 \cdot 10^7$	1.403
Espèce 1*	$1.510 \cdot 10^7$	1.273
Espèce 2	$2.722 \cdot 10^7$	0.304
Espèce 3	$1.311 \cdot 10^7$	0.411
Espèce 4	$2.282 \cdot 10^7$	0.380
Espèce 5	$6.370 \cdot 10^6$	0.789
Espèce 6	$1.003 \cdot 10^7$	0.720
Espèce 7	$7.659 \cdot 10^6$	0.774
Total	$1.178 \cdot 10^8$	0.292

Sans exploitation, les biomasses des espèces 1 et 1* ont quasiment les mêmes caractéristiques en termes de moyenne et de coefficient de variation (cf. Tableau 4.3) mais leurs dynamiques ne sont pas synchrones. D'autre part, aussi bien la biomasse totale de l'écosystème simulé que les biomasses spécifiques semblent plus stables que dans le système non redondant de référence (Tableau 4.2). Enfin, le niveau moyen de la biomasse totale est plus élevé que pour la simulation de référence. Ce dernier résultat est inattendu puisque la capacité de charge du système n'a pas été modifiée dans ces simulations. Quand deux espèces sont redondantes, la biomasse moyenne de chacune d'entre elles est plus faible que s'il n'y avait pas de redondance. Mais, puisque les contraintes de capacité de charge sont localement densité-dépendantes, et que l'aire de répartition totale des deux espèces est plus importante que dans le cas d'une seule espèce, les taux de mortalité larvaire subis par ces deux espèces, dûs au dépassement de la capacité de charge du système, sont vraisemblablement plus faibles. Ainsi, la biomasse cumulée des deux espèces redondantes est plus élevée que celle obtenue dans la simulation sans redondance. La biomasse larvaire plus élevée des deux espèces redondantes peut également entraîner des taux de mortalité plus élevés chez les larves des autres espèces avec lesquelles elles sont potentiellement en compétition pour la capacité de charge. Comme, dans notre simulation, les deux espèces redondantes sont à la base de la chaîne trophique, leur niveau élevé et plus stable de biomasse cumulée entraîne une diminution de la mortalité par famine pour les adultes des autres espèces et ainsi, des niveaux plus élevés de la biomasse totale du système.

Au contraire du système de référence non redondant, lorsque l'espèce 1 est exploitée ($F=5$), sa biomasse moyenne est réduite d'approximativement un tiers ($\bar{B}_1 = 1.028 \cdot 10^7$ T). Ceci peut s'expliquer par la compétition qui existe entre l'espèce 1 et son analogue 1*. En effet, la biomasse de l'espèce redondante augmente simultanément ($\bar{B}_1^* = 1.681 \cdot 10^7$ T) en réponse à la baisse d'abondance de l'espèce 1. Ce résultat n'est pas trivial puisque la place de chaque espèce dans le réseau trophique du système ne peut pas être directement déduit des règles de prédation opportunistes implémentées dans OSMOSE : les gammes de tailles occupées par chaque espèce se chevauchent de telle manière qu'il n'est pas possible de déterminer clairement où se situent les relations de compétition dans le système.

Enfin, la biomasse totale moyenne du système ne change pas quand l'espèce 1 est exploitée et, contrairement au cas non redondant, la structure de l'écosystème est préservée (au moins qualitativement) puisqu'aucune espèce ne disparaît.

VIII.5 - Discussion

Les simulations exploratoires présentées dans ce chapitre permettent de mettre en évidence certaines des propriétés émergentes des écosystèmes marins. En particulier, la dynamique de la biomasse totale paraît plus stable que celle des biomasses spécifiques. Ce résultat est particulièrement marqué lorsque les interactions entre les espèces ne sont pas trop fortes. McCann *et al.* (1998) ont montré à l'aide de modèles non linéaires que des liens faibles à intermédiaires entre les espèces favorisaient la persistance et la stabilité des communautés. Dans nos simulations, des liens faibles (grand nombre de cellules dans la grille de simulation) ont tendance à préserver les populations de l'extinction car dans ce cas, la probabilité qu'une fraction de chaque population échappe aux prédateurs est plus grande. Au contraire, puisqu'une absence d'interaction revient à une absence de prédation et donc à une mortalité nutritionnelle forte, il y a une limite à la fragmentation fonctionnelle des habitats en-dessous de laquelle les populations sont trop isolées pour trouver la quantité minimale de nourriture nécessaire à leur survie.

La relative stabilité de la biomasse totale obtenue dans nos simulations est cohérente avec différentes observations réalisées sur les écosystèmes marins (*e.g.* Sutcliffe *et al.*, 1977; Murawski *et al.*, 1991). A titre d'exemple, May *et al.* (1979) ont montré qu'en Mer du Nord, les pêcheries ont connu d'importantes variations dans la composition spécifique des prises : dans les années 70, les captures de hareng et de maquereau se sont effondrées alors qu'augmentaient celles de certains gadidés. Contrairement à cette forte variabilité des captures spécifiques, les captures totales sont restées relativement stables. Les auteurs font l'hypothèse que la chute des captures de hareng et de maquereau correspond à une chute des biomasses imputable à des niveaux excessifs de mortalité par pêche. Cette baisse des niveaux de biomasse de hareng et de maquereau aurait entraîné une baisse de la prédation sur les larves des autres espèces et aurait ainsi conduit à de meilleurs recrutements. Cette interprétation met en évidence les capacités de régulation intrinsèque des systèmes multispécifiques. De la même manière, dans OSMOSE, la stabilité de la biomasse totale est vraisemblablement due à des dynamiques compensatoires entre les différentes populations. Si l'abondance d'une population décroît en raison de la pêche ou d'un autre facteur exogène, de l'énergie devient potentiellement disponible pour les autres espèces. Ce phénomène de densité-dépendance à l'échelle de l'ensemble du système est rendu possible si toutes les espèces présentes sont, à des degrés divers, potentiellement compétitrices (Lawton et Brown 1994). Dans notre modèle, où la taille des poissons est la condition essentielle de prédation, toutes les espèces sont effectivement des compétiteurs trophiques potentiels. Les deux hypothèses sous-jacentes de OSMOSE, l'opportunisme de prédation et l'omnivorie ontogénique, permettent l'établissement d'une multitude de liens entre les classes d'âge des différentes espèces. De manière cohérente avec différentes études empiriques (Gislason et Helgason 1985,

Gulland 1987, Rice 1995), les poissons ont de nombreux prédateurs et ils consomment une grande variété d'espèces différentes (Gislason et Helgason, 1985 ; Gulland, 1987 ; Rice, 1995). D'autre part, l'omnivorie ontogénétique, en augmentant le nombre de liens de compétition potentiels entre les espèces, diminue leur intensité puisque la compétition est alors répartie sur un grand nombre d'espèces et de classes d'âge : la compétition est diffuse. D'un point de vue théorique, de multiples relations compétitives tamponnent la production du système (McCann, 2000), et les espèces compétitrices peuvent coexister car leurs interactions sont faibles. Ces caractéristiques trophiques sont supposées être particulières aux communautés de poissons piscivores. Dans d'autres communautés, terrestres par exemple, une plus grande spécificité peut exister dans le choix de la nourriture, *i.e.* ces communautés peuvent contenir moins de liens de compétition, mais ceux-ci sont alors plus intenses (Kerr, 1974 ; Gulland, 1982 ; Blumenshine *et al.*, 2000).

Ainsi, dans les communautés de poissons, les flux d'énergie peuvent utiliser des chemins très variés et, grâce à cette flexibilité, peuvent être utilisés de manière optimale : l'écosystème modélisé est dit efficient énergétiquement (« energy efficient »). La contrepartie de cette efficacité énergétique au niveau de l'écosystème est une forte variabilité des biomasses spécifiques. A l'aide d'un modèle multispécifique non linéaire, discrétisé dans le temps, Ives *et al.* (1999) montrent que les covariances négatives des dynamiques spécifiques, dues à l'existence d'interactions de compétition, n'ont pas d'effet significatif sur le coefficient de variation agrégé sur la communauté. En revanche, la compétition génère une variabilité plus importante des dynamiques spécifiques. En d'autres termes, par analogie avec les simulations effectuées à l'aide de OSMOSE, le CV de la communauté resterait constant, le CV_e augmenterait, et donc le rapport CV/CV_e diminuerait. Ce résultat, s'il n'est pas contradictoire avec notre étude, permet d'en relativiser les conclusions. En effet, les simulations effectuées ne permettent pas de conclure, en toute rigueur, que les interactions interspécifiques agissent dans le sens d'une stabilisation de la biomasse totale de la communauté, ou dans le sens d'une déstabilisation des biomasses spécifiques. Elles permettent uniquement de montrer que la biomasse totale de la communauté simulée est plus stable que les biomasses spécifiques ($CV_{total} < CV_e$) et de fournir en cela une forme de validation du modèle OSMOSE et des mécanismes d'interactions sous-jacents, en générant des résultats cohérents avec les observations effectuées dans les écosystèmes marins.

La compétition interspécifique, qui concerne potentiellement toutes les espèces du système simulé par OSMOSE, est exacerbée quand deux espèces ont des caractéristiques biologiques similaires. Pour illustrer clairement le phénomène de génération de dynamiques compensatoires par les relations de compétition, une simulation simple est réalisée. Celle-ci met en jeu deux espèces redondantes (mêmes paramètres de croissance et de reproduction) en compétition pour les mêmes

ressources trophiques. Dans ce cas, chacune des deux espèces connaît des phases successives de dominance (Figure 4.5). Les dynamiques des deux espèces redondantes ne sont pas synchrones mais en opposition de phase : l'accroissement d'abondance d'une espèce compense la décroissance de l'abondance de l'autre. La biomasse totale du système se maintient ainsi au même niveau moyen. Dans une configuration plus complexe où des niveaux trophiques plus élevés se nourriraient de ces deux espèces, les prédateurs pourraient s'alimenter à un niveau constant en passant d'une proie à une autre en fonction de leurs abondances relatives.

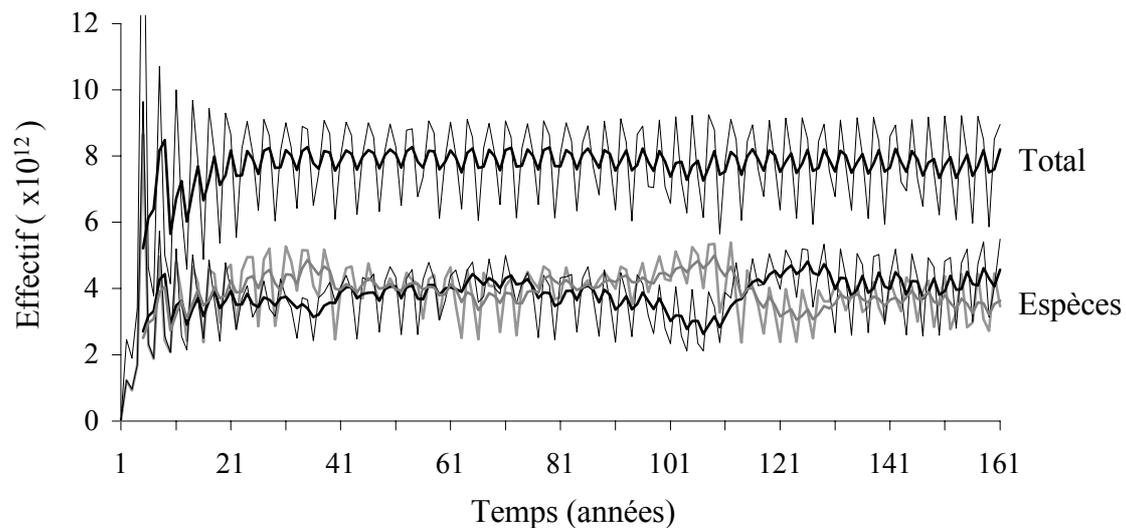


Figure 4.5: Dynamiques simulées de deux espèces redondantes (même paramètres biologiques) en compétition pour les mêmes ressources trophiques. Les traits épais correspondent à une moyenne mobile de chacune des courbes sur 5 années.

Dans ce cas, c'est l'asynchronicité des dynamiques des espèces compétitrices qui permet au système de rester stable. Ainsi, les simulations du chapitre VIII.5 suggèrent que la prédation opportuniste, associée à la présence d'une espèce redondante, ont protégé l'écosystème des modifications structurelles que la pêche aurait pu entraîner. Dans les simulations, une forte pression de pêche sur une espèce redondante conduit à une augmentation de la biomasse de son analogue, sans que le niveau total de la biomasse ne varie. Cet effet compensatoire permet non seulement le maintien de la biomasse de prédateurs mais, en autorisant les prédateurs à concentrer leur effet sur la plus abondante des espèces redondantes, il contribue également à la persistance de l'espèce exploitée. L'asynchronicité des dynamiques spécifiques simulées pourrait s'apparenter à l'effet "tampon" ("buffering effect") étudié par Yachi et Loreau (1999) à l'aide d'un modèle stochastique. Ces auteurs ne font cependant pas intervenir les interactions interspécifiques dans leur étude mais montrent que les différences de réponse des espèces à des fluctuations environnementales permettent de stabiliser le système. Dans leur modèle, l'asynchronicité des populations, ou les différentes réactions des populations aux fluctuations environnementales, est uniquement due à des processus stochastiques

indépendants. Ils montrent ainsi que lorsque le nombre d'espèces augmente, la productivité du système est plus stable. L'hypothèse de redondance qu'ils proposent dans un contexte d'environnement fluctuant ("insurance hypothesis"), est à mettre en relation avec l'effet "portfolio", discuté en détail par Doak *et al.* (1998) et Tilman *et al.* (1998). Cet effet statistique signifie que le coefficient de variation d'un groupe d'espèces est nécessairement inférieur au coefficient de variation moyen des dynamiques spécifiques. En effet, la biomasse d'une communauté étant la somme des biomasses d'un certain nombre d'espèces, chacune variant dans le temps de manière indépendante, une augmentation de la richesse spécifique tendra à "gommer" ("statistical averaging") les fluctuations des dynamiques spécifiques et ainsi à diminuer le coefficient de variation de la biomasse totale (Doak *et al.* 1998). L'existence d'interactions n'est donc pas, *a priori*, une condition indispensable à la stabilité d'une communauté. Dans nos simulations, l'effet portfolio est retrouvé dans le calcul du CV_e (coefficient de variation calculé en considérant les espèces indépendantes) qui est effectivement inférieur à la moyenne des CVs des biomasses spécifiques ($\overline{CV}_{espèces} = 0.905$). Cette comparaison est toutefois biaisée puisque les biomasses spécifiques ne sont pas issues de processus indépendants. En plus de l'effet portfolio, nous supposons que la différence de stabilité des dynamiques écosystémiques et spécifiques simulées est exacerbée par la présence d'interactions trophiques entre les espèces ($\overline{CV}_{total} < \overline{CV}_e$). Tilman *et al.* (1998) font d'ailleurs remarquer que si deux espèces sont compétitrices, leur covariance est négative et donc la variance de cet ensemble bispécifique est inférieur à la somme de leur variabilité individuelle, ce qui a pour conséquence de stabiliser la communauté, *i.e.* à diminuer le coefficient de variation de la biomasse totale.

Les simulations menées dans ce chapitre renforcent d'une certaine façon l'hypothèse de redondance (Walker, 1992 ; Lawton, 1994) qui propose que certaines espèces sont capables d'étendre leurs fonctions dans l'écosystème pour compenser la décroissance d'espèces similaires. Les deux aspects de la redondance sont en effet illustrés par les simulations: "l'assurance" contre les perturbations environnementales au sens large, et l'efficacité du transfert d'énergie (Blondel 1996). L'idée sous-jacente est que les écosystèmes seraient organisés en groupes fonctionnels à l'intérieur desquels les espèces ont des analogues fonctionnels. Dans cette perspective fonctionnelle, tant que tous les groupes fonctionnels restent représentés, des espèces peuvent disparaître sans grands effets sur les propriétés globales de l'écosystème. Dans ce cas, les autres espèces du groupe fonctionnel accroîtront leur production en raison de la baisse de compétition.

En conséquence de l'hypothèse de redondance, des écosystèmes comprenant le même nombre d'espèces peuvent avoir différentes structures fonctionnelles. Ceci entraîne naturellement des difficultés pour comparer différents assemblages multispécifiques et tenter d'établir une relation entre la richesse spécifique et la stabilité des écosystèmes. Dans ce contexte, un enjeu crucial est de

développer des indices qui puissent permettre de déterminer, au sein d'une communauté, quelles espèces sont redondantes. Il semble que la taille corporelle des poissons peut aider à mieux comprendre la position trophique et le rôle fonctionnel des espèces dans le système (Cowan *et al.*, 1996 ; Lundvall *et al.*, 1999). Dans ces conditions, le spectre de taille de l'écosystème pourrait être considéré comme une expression globale de la structure fonctionnelle de l'écosystème (Cousins, 1991 ; Hall, 1999). Dans le chapitre suivant, le modèle OSMOSE est utilisé pour l'étude de cet attribut macroscopique des écosystèmes marins, en fonction de différentes configurations théoriques des écosystèmes et de l'activité de pêche.

IX- OSMOSE EST UN MODELE FONDE SUR LA TAILLE DES POISSONS: LE SPECTRE DE TAILLE, UN INDICATEUR DES EFFETS DE LA PECHE SUR L'ECOSYSTEME?

IX.1- Introduction

Un certain nombre d'indices sont utilisés pour étudier les changements de structure des communautés multispécifiques marines. Nous avons notamment évoqué dans la première partie de cette thèse l'existence d'indices qui permettent d'aborder sous différents aspects la biodiversité des écosystèmes (richesse spécifique, régularité, indice de diversité de Shannon, diagrammes rang-fréquence...). Nous nous intéressons ici au spectre de taille des écosystèmes marins que Cousins (1991) qualifie d'indice de diversité ordinale (cf. chap. II.2). L'hypothèse sous-jacente à l'utilisation de cette métrique est qu'elle permet de rendre compte de certains aspects fonctionnels des interactions multispécifiques. En particulier, dans le milieu marin où le critère de taille corporelle semble être déterminant dans le processus de prédation (cf. chapitre III), le spectre de taille devrait *a priori* présenter des propriétés remarquables. Dans le chapitre I.2.3, nous avons cité un certain nombre d'études empiriques réalisées dans différents écosystèmes marins qui montrent que la forme du spectre de taille est relativement stable et qu'elle est de type linéaire décroissante (Pope et Knights 1982, Pope *et al.* 1988, Gobert 1994, Rice et Gislason 1996, Bianchi *et al.* 2000). La pente et l'intercept de ce spectre de taille linéaire permettraient en outre d'évaluer de manière simple les effets de la pêche sur les communautés marines. En effet, des différences de valeur de ces attributs du spectre de taille sont observées au cours du temps pour un même écosystème ou entre les écosystèmes. Bianchi *et al.* (2000) observent une tendance à la décroissance de la pente du spectre, en particulier dans les écosystèmes de haute latitude, qui serait liée à un niveau d'exploitation croissant, provoquant des changements dans la composition en taille des communautés (augmentation relative de l'abondance dans les classes de petite taille). Le groupe de travail de l'ICES sur les effets écosystémiques des activités de pêche (SCOR/WG105) a noté que pendant la période 1973-1993, la pente du spectre de taille des poissons de la Mer du Nord est devenue de plus en plus forte, attribuant cette tendance à l'augmentation de la pression de pêche (ICES 1996). Pour la même période, la valeur de l'intercept a connu une augmentation que les auteurs mettent également en relation avec la pêche (effet indirect dû à la baisse de la prédation sur les poissons de petite taille et à l'augmentation de leur productivité) et avec l'environnement (conjonction de facteurs favorables au recrutement). Pope et Knights (1982) interprètent les différences de pente de spectre entre les écosystèmes de la mer du Nord et du banc des Faroë comme reflétant des différences d'intensité de pêche et de diagramme d'exploitation. En particulier, les auteurs notent une taille de maille de 110 mm pour le banc des Faroë en 1971 et de 80 mm en 1977-78 en Mer du Nord, où le spectre de taille présente une pente plus importante en valeur absolue. La comparaison de l'écosystème de la mer du Nord avec le banc Georges permet également

de supposer que le régime d'exploitation intense de la mer du Nord accentue la pente du spectre de taille (Pope *et al.* 1988).

La relation entre les attributs pente et intercept du spectre de taille des écosystèmes et l'intensité de pêche a été étudiée théoriquement à l'aide de modèles structurés en taille. Les simulations effectuées à partir de ces modèles permettent en effet de tester les effets de l'intensification de la pêche à diagramme d'exploitation constant (mêmes tailles de maille, répartition constante de l'effort de pêche par espèce...). Dérivé de l'équation de survie des cohortes utilisée dans les méthodes d'évaluation structurées en âge (chapitre I.1.2), un modèle structuré en taille a notamment été développé par Jones (1984) et utilisé par différents auteurs pour étudier théoriquement la structure en taille des écosystèmes marins exploités. A l'aide de ce modèle appliqué aux paramètres biologiques et d'exploitation d'une dizaine de stocks de la mer du Nord et sous différentes hypothèses de dynamiques spécifiques et d'interactions entre les espèces, Gislason et Rice (1996), ICES (1996), Gislason et Rice (1998) montrent qu'il existe une relation linéaire entre la mortalité par pêche globale et les attributs du spectre de taille: une mortalité par pêche croissante entraîne une diminution de la pente et une augmentation de l'intercept du spectre de taille. A partir du modèle de Silvert et Platt (1978) qui formalise, en fonction du temps et du poids individuel, le flux de matière dans une communauté planctonique pélagique, Benoît *et al.* (1998) ont développé un modèle dans le cadre particulier de communautés démersales exploitées, en faisant abstraction des processus ayant lieu au niveau de l'espèce mais en plaçant leur analyse au niveau de la communauté. Les auteurs supposent que les pertes métaboliques (respiration) et les gains de matière sont des processus allométriques et que le taux de mortalité par pêche est fonction de la taille des poissons. Dans ce cadre théorique, Benoît *et al.* (op. cit.) montrent qu'en ajustant un modèle linéaire au spectre de taille simulé, une augmentation de la mortalité par pêche entraîne une diminution de la pente du spectre, et si l'intensification de la pêche porte davantage sur les poissons de grande taille, l'intercept varie également, dans le sens d'une augmentation. Mais Benoît *et al.* (op. cit.) montrent également qu'une fonction quadratique s'ajuste mieux au spectre de taille qu'une fonction linéaire et que dans ce cas, l'augmentation de la pression de pêche entraîne au contraire une augmentation de la pente du spectre, parallèlement à une augmentation en valeur absolue de la courbure.

Il semble alors important, avant d'explorer les effets de la pêche sur le spectre de taille, d'étudier plus précisément la forme générale de ces derniers. Les différentes études empiriques décrivant les spectres de taille des écosystèmes marins n'utilisent pas, en effet, exactement les mêmes métriques, ce qui rend les comparaisons parfois difficiles pour pouvoir conclure sur la forme générale des spectres de taille.

Tableau 4.4: Synthèse des spectres de taille observés dans différents écosystèmes marins, à l'aide de différentes métriques. Les valeurs de pente et d'intercept en italique sont des estimations obtenues à partir des résultats fournis par les différents auteurs.

Référence	Ecosystème	Période	Communauté	Axe ordonnées	Axe abscisses	Classe de taille ou de poids	Gamme de taille, de poids	Forme du spectre	Pente	Intercept
Sheldon <i>et al.</i> (1972)	Océan Pacifique équatorial	–	phyto-, zoo-plancton, micronecton, thons	concentration (ppm) dans une classe de taille	taille des particules, échelle logarithmique	10^n - 10^{n+1} n=num. de classe	$1-10^6$ μ m	légèrement décroissant	–	–
	O. Antarctique	–	phytoplancton, krill, baleines	"	"	"	"	"	–	–
Pope et Knights (1982)	mer du Nord	1977-9	démersale	effectif dans une classe de taille/coup de chalut. Echelle logarithmique	taille inférieure de la classe de taille	1 cm	5-110 cm	linéaire décroissant pour tailles > 10 cm	–	–
	banc des Faroë	1971	"	"	"	"	"	Décroissant. Présence de "bosses"	–	–
Pope <i>et al.</i> (1988)	banc Georges	1963-86	démersale, pélagique	\log_{10} (effectif dans une classe de taille/coup de chalut)	taille médiane de la classe de taille	5 cm	0-105 cm	linéaire décroissant pour tailles > 20 cm	<i>-0.06</i>	–
	mer du Nord	1977-86	"	"	"	"	0-115 cm	"	<i>-0.1</i>	–
Murawski et Idoine (1992)	banc Georges	1963-85	démersale, pélagique	\log_{10} (effectif dans une classe de taille/coup de chalut)	taille médiane de la classe de taille	5 cm	5-105 cm	décroissant, irrégulier	–	–
Gobert (1994)	Martinique	1987	démersale	\log_{10} (effectif dans une classe de taille)	taille médiane de la classe de taille	5 cm	5-105 cm	linéaire décroissant pour tailles > 20 cm	–	–
ICES (1996)	mer du Nord	1973-93	démersale (IBTS survey)	\ln (effectif dans une classe de taille/coup de chalut)	\ln (taille médiane de la classe de taille)	5 cm	20-80 cm	linéaire décroissant	-5.24	17.01
	"	1977-90	démersale (EGFS survey)	"	"	"	"	"	-5.08	18.52
Greenstreet et Hall (1996)	Ecosse (N-E)	1929;1933;1936 1938-9;1946-7 1949;1953	démersale	proportion de l'effectif dans une classe de taille	taille médiane de la classe de taille	10 cm	1-100 cm	en forme de dôme	–	–
	"	1980-1993	"	"	"	"	"	faible effectif dans classe 1-10 cm. De type exponentiel négatif pour tailles supérieures.	–	–
Rice et Gislason (1996)	mer du Nord	1977-93	démersale, pélagique	\ln (effectif dans une classe de taille)	\ln (taille médiane de la classe de taille)	10 cm	10-90 cm	linéaire décroissant	<i>-7.17</i>	<i>59.1</i>
Duplisea <i>et al.</i> (1997)	Ecosse (O. Atlantique N-O)	1970-91	démersale, benthique	\log_2 (biomasse dans une classe de poids/coup de chalut)	\log_2 (poids inférieur de la classe de poids)	2^n - 2^{n+1} g n=num. de classe	2^4 - 2^{14} g: 16-16384 g	non linéaire en forme de dôme	–	–

Rochet <i>et al.</i> (1997)	Golfe de Gascogne	1987-90;1992 1994-5	démersale	ln(effectif dans une classe de taille)	ln(taille médiane de la classe de taille)	5 cm	20-80 cm	linéaire décroissant	-3.38	16.05
	"	"	démersale et pélagique	"	"	"	"	"	-6.70	27.34
Bianchi <i>et al.</i> (2000)	Mer d'Arabie (Oman)	1983-4	démersale, pélagique	ln(effectif dans une classe de taille/hectare)	ln(taille médiane de la classe de taille)	5 cm	5-120 cm	faibles effectifs pour petites tailles. Linéaire décroissant pour tailles>20 cm.	-4.77	18.64
	O. Pacifique (Centre-E)	1987	"	"	"	"	5-150 cm	"	-6.32	23.58
	O. Indien (Kenya-Mozambique)	1982-3	"	"	"	"	5-180 cm	"	-3.76	13.37
	Mer des Antilles	1988	"	"	"	"	5-150 cm	"	-5.40	20.08
	Angola	1989-91	"	"	"	"	5-165 cm	"	-6.53	24.96
	Benguela N. (Namibie)	1990-8	"	"	"	"	5-150 cm	"	-5.92	23.27
	Nouvelle-Ecosse (côte est)	1970-98	démersale	"	"	"	20-80 cm	linéaire décroissant pour tailles>40 cm	-6.72	24.68
	N-Ecosse (côte ouest)	1970-98	"	"	"	"	"	"	-4.65	18.51
	Mer du Nord	1973-88	"	"	"	"	"	-	-5.24	17.01
	Portugal sud (eaux peu profondes)	1990-8	démersale, pélagique	"	"	"	5-60 cm	linéaire décroissant pour tailles>10 cm	-6.45	22.35
	Portugal sud (eaux profondes)	1990-8	"	"	"	"	5-60 cm	"	-5.98	21.55
	Argentine (nord)	1987;1995-7	"	"	"	"	40-70 cm	en forme de dôme	-5.62	26.10
	Argentine (sud)	"	"	"	"	"	"	"	-8.85	38.82
	Chili (eaux peu profondes)	1968;1995	"	"	"	"	25-75 cm	irrégulière	-5.68	24.15
	Chili (eaux profondes)	"	"	"	"	"	"	irrégulière	-8.26	33.06
	Mer de Bohai	1959;1982 1992;1998	"	"	"	"	10-70 cm	irrégulière	-6.90	21.58
	Golfe du Mexique	1978;1980- 2;1997	"	"	"	"	12-48 cm	linéaire décroissant	-5.39	18.83
	Ghana	1964;1980- 2;1988-90	"	"	"	"	15-65 cm	linéaire décroissant	-6.90	26.23
	Mozambique (banc Sofala)	1977;1982 1990	"	"	"	"	20-70 cm	linéaire décroissant pour tailles>15 cm	-5.67	20.34
	Australie (Ulladula)	1976;1996	démersale	"	"	"	30-90 cm	en forme de dôme	-7.98	31.36
	Australie (Sydney)	1977;1997	"	"	"	"	"	"	-8.25	31.87
	Australie (Eden)	"	"	"	"	"	"	"	-7.56	29.16

Le Tableau 4.4 synthétise les observations faites dans différents écosystèmes marins à différentes périodes. Il permet de mettre en évidence la variété des métriques utilisées: le spectre de taille est dans la plupart des études une fonction de l'abondance par classe de taille, mais on trouve également des fonctions de la biomasse par classe de poids (Duplisea *et al.* 1997) ou de la proportion d'effectif par classe de taille (Greenstreet et Hall 1996). En outre, les modes de représentation graphiques diffèrent, l'axe des tailles représentant soit les différentes valeurs médianes des intervalles de taille, soit leur logarithme. Il en résulte une hétérogénéité dans les formes de spectre de tailles observés. Un examen attentif des différentes études permet de constater que le mode de représentation du spectre de taille le plus documenté en nombre d'écosystèmes est la courbe du logarithme de l'effectif dans une classe de taille en fonction du logarithme de la taille médiane de la classe de taille (dans le Tableau 4.4, cette représentation est utilisée par 4 études sur 11 et 27 observations sur 38). Ainsi représenté, le spectre de taille apparaît le plus souvent sous la forme d'une fonction linéaire décroissante de la taille des organismes. Des irrégularités surviennent parfois, notamment l'occurrence de faibles effectifs dans les classes de petites tailles (Bianchi *et al.* 2000).

Dans ce contexte, l'objectif de cette partie est tout d'abord de procéder à une validation qualitative du modèle OSMOSE, *i.e.* d'étudier le spectre obtenu en sortie de ce modèle en le confrontant aux observations faites dans différents écosystèmes (en utilisant notamment le mode de représentation le plus fréquent en logarithme d'effectif) et aux résultats obtenus à partir d'autres modèles structurés en taille qui utilisent des hypothèses différentes de celles d'OSMOSE. Il s'agit d'autre part, d'utiliser le modèle afin de mieux comprendre les observations effectuées, et de proposer une forme générale du spectre de taille, à l'instar des autres modèles développés. On s'attachera notamment à déterminer si les faibles effectifs parfois obtenus pour les classes de petites taille sont dus plus vraisemblablement à des biais d'échantillonnage ou sont inhérents au processus de transfert d'énergie en fonction de la taille. En outre, le modèle est utilisé ici pour étudier théoriquement les effets de la pêche sur le spectre de taille et déterminer si ce dernier peut être considéré comme un bon indicateur du niveau d'exploitation des communautés marines.

IX.2- Méthode

L'étape préliminaire à l'analyse des simulations de spectres de tailles est la construction d'une communauté de poissons théorique à partir des données de FishBase, selon le principe décrit dans le chapitre VII.1. Un tirage aléatoire des paramètres biologiques de 200 espèces est effectué dans une loi multinormale à 6 dimensions (paramètres de croissance L_{∞} , K , t_0 , facteur de condition, longueur à maturité, fécondité relative). Les autres paramètres écologiques sont communs à toutes les espèces, à savoir la longévité A (10 ans), la taille corporelle à partir de laquelle les poissons sont considérés piscivores (20 cm), et la taille de l'aire de répartition des espèces (100 cellules), la localisation de celle-

ci étant tirée aléatoirement pour toutes les espèces, de manière indépendante. Afin d'influencer le moins possible les résultats des simulations, en l'occurrence l'objectif *in fine* est d'analyser l'allure des spectres de taille obtenus à partir du modèle OSMOSE, les abondances des espèces ne sont pas initialisées à partir de spectres de taille prédéfinis (comme cela est le cas dans les chapitres VIII et X, selon l'algorithme décrit en section VII.2) mais sont issues de tirages aléatoires uniformes dans la gamme d'effectifs [10^5 , 10^{10}]. En outre, le nombre maximal de groupes d'individus par classe d'âge n est fixé à 50 pour toutes les espèces; le nombre total de super-individus en interaction est donc au maximum de $200 \times (A+1) \times 50 = 110\,000$. Les groupes de poissons évoluent dans une grille spatiale de dimension 20×20 cellules, dans laquelle la capacité de charge du système (de 10^6 tonnes par an) est répartie de manière uniforme. La reproduction est annuelle et le pas de temps des simulation, de 1 an, est découpé en deux semestres pour les actions de déplacements, de prédation, et de croissance corporelle. Les paramètres de simulation utilisés à la fois pour l'initialisation des communautés et pour les simulations de spectres de taille sont résumés dans le Tableau 4.5. Les valeurs des paramètres relatifs au processus de prédation (τ , ρ , ξ_{crit}) sont fixées selon les informations disponibles dans la littérature, comme cela a été argumenté dans la présentation du modèle (chapitre VI). Ces valeurs de paramètres, ainsi que celle du taux maximal de mortalité nutritionnelle $M_{\xi_{max}}$ (qui, en revanche, a été fixé de manière intuitive à 10) seront testées dans le cadre d'une analyse de sensibilité portant sur le spectre de taille de l'assemblage multispécifique modélisé.

Tableau 4.5: Paramètres de simulation utilisés pour l'ensemble des simulations à partir du modèle OSMOSE.

Paramètres de simulation	
Nombre d'espèces initiales	200
Nombre d'espèces viables	73
Nombre de bancs par classe d'âge n	50
Taille de la grille $X Y$	20×20 cellules
Taille des aires de répartition des espèces	100 cellules
Capacité de charge moyenne \overline{CC} (dynamique stationnaire)	10^6 tonnes
Rapport théorique maximal de la taille d'un prédateur à sa proie	3.5
τ	
Ration alimentaire relative annuelle ρ	3.5 g./g. de poids corporel
Efficacité de prédation correspondant à la maintenance ξ_{crit}	0.57
Taux de mortalité nutritionnelle maximale $M_{\xi_{max}}$	10
Taille de recrutement	30 cm

A partir de l'ensemble initial de 200 espèces, 50 simulations de 200 pas de temps chacune sont réalisées. Les espèces sélectionnées pour établir la communauté finale sont celles qui persistent dans toutes les simulations. Le nombre d'espèces final ainsi obtenu est de 73, soit moins de la moitié du nombre initial d'espèces. Nous étudions alors le spectre de taille d'une telle communauté, dans différentes configurations de pêche. Nous définissons pour cela un diagramme d'exploitation simplifié dans lequel la pêche n'est pas ciblée sur des espèces particulières mais est caractérisée par une taille minimale de captures, *i.e.* la taille de recrutement des poissons est de 30 cm, quelque soit l'espèce considérée. Le taux de mortalité par pêche, appliqué en milieu de pas de temps, est le même pour toutes les classes d'âge recrutées et toutes les espèces.

Pour chaque configuration du système d'exploitation, les résultats de spectres de tailles sont des moyennes obtenues à partir de 20 simulations de 200 années chacune, dont les 100 dernières années uniquement sont incluses dans le calcul des moyennes. Les 100 premières années de simulations sont supposées être transitoires, à l'issue desquelles le système et ses composantes ont atteint, en moyenne, le régime permanent. D'autre part, les spectres de tailles sont dressés pour une gamme de taille comprise entre 10 et 200 cm. La classe de taille [0-10 cm], qui comprend notamment les phases larvaires des poissons, n'apparaît pas dans les résultats. En effet, le spectre de taille étant calculé à la fin de chaque pas de temps juste après le processus de reproduction, l'effectif des oeufs et des larves serait compté dans son intégralité. Il existe alors un risque de surestimer cet effectif si on le prend en compte dans le spectre de taille annuel car, à ce stade de la simulation, aucune mortalité n'a encore été subie par cette classe d'âge. En particulier, la mortalité par famine de ces stades pré-recrues est très importante et se produit essentiellement sur une très courte période de temps (de l'ordre de quelques jours), pendant une phase critique qui survient juste après la phase de résorption du sac vitellin des larves (Hjort 1926, Blaxter et Hempel 1963, Lasker *et al.* 1970, Cury et Roy 1989, Cushing 1990, Bakun 1996). Cette période critique est prise en compte implicitement dans le modèle OSMOSE, au début de chaque pas de temps, en comparant localement la biomasse non piscivore (les classes d'âge 0) à la capacité de charge du système.

IX.3- Résultats

IX.3.1- Allure du spectre de taille théorique d'un écosystème vierge d'exploitation

Les logarithmes népériens des effectifs moyens par classe de taille de 10 cm sont figurés en fonction du logarithme népérien de la taille médiane (en cm) de chaque classe de taille. Le spectre de taille ainsi constitué pour une communauté théorique comprenant 73 espèces est représenté dans la Figure 4.6 pour deux gammes de taille différentes, la première commençant à 10 cm (Figure 4.6a) et la deuxième à 20 cm (Figure 4.6b). L'allure générale des spectres obtenus par simulation est dans les deux cas, assez régulière, et de pente négative. Une différence peut toutefois être notée entre les deux représentations. Dans le cas où le spectre de taille est établi pour des tailles supérieures à 20 cm (Figure 4.6b), le spectre est *a priori* de type linéaire. Dans le cas où le spectre inclut les tailles comprises entre 10 et 20 cm, la distribution en fréquence des logarithmes d'effectifs est légèrement incurvée: les effectifs de la première classe de taille [10-20 cm] sont plus faibles que ceux attendus si une droite était ajustée au spectre (Figure 4.6a).

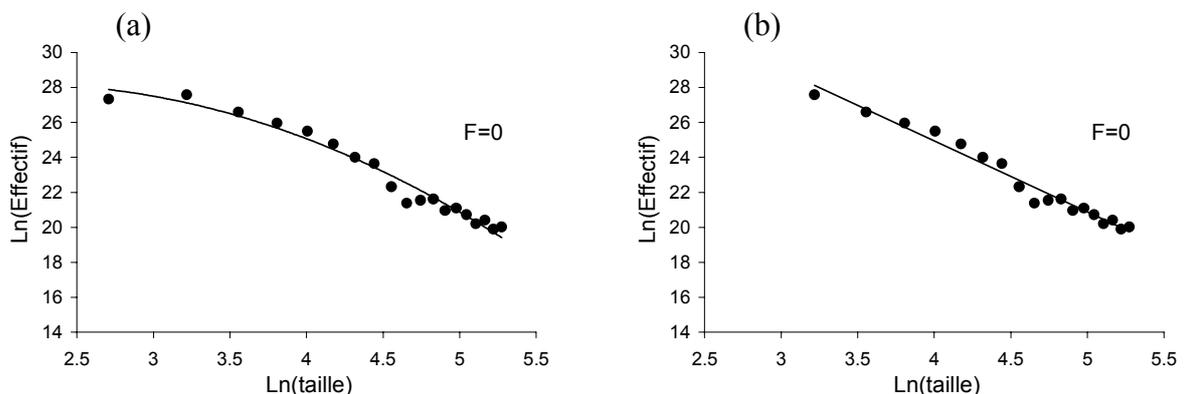


Figure 4.6: Spectres de taille moyens simulés par OSMOSE (points) et modèles ajustés (trait) pour une communauté théorique de 73 espèces (cf. texte).
 (a) Tailles ≥ 10 cm, modèle quadratique, (b) Tailles ≥ 20 cm, modèle linéaire.

Un ajustement par moindres-carrés est effectué sur chacun des deux spectres. Dans le cas du spectre de type courbe, les résultats de la régression portant sur une fonction quadratique, sont reportés dans le Tableau 4.6. Dans le cas du spectre de type linéaire, une régression linéaire est effectuée (Tableau 4.7).

Tableau 4.6: Résultats de l'ajustement par moindres-carrés d'un modèle quadratique au spectre de taille simulé par OSMOSE. Les effectifs de la classe de taille [10-20 cm] sont inclus dans l'analyse. La taille maximale est de 200 cm.

Modèle : $y_i = a + bx_i + cx_i^2 + \varepsilon_i$			Intercept		Terme linéaire		Courbure	
R^2	σ_ε	d.d.l.	\hat{a}	$\hat{\sigma}_a$	\hat{b}	$\hat{\sigma}_b$	\hat{c}	$\hat{\sigma}_c$
0.97	0.49	16	-0.88	0.21	3.73	1.76	24.23	3.55

Tableau 4.7: Résultats de l'ajustement par moindres-carrés d'un modèle linéaire au spectre de taille simulé par OSMOSE. Les effectifs de la classe de taille [10-20 cm] sont exclus de l'analyse. La taille maximale est de 200 cm.

Modèle : $y_i = a + bx_i + \varepsilon_i$			Intercept		Pente	
R^2	σ_ε	d.d.l.	\hat{a}	$\hat{\sigma}_a$	\hat{b}	$\hat{\sigma}_b$
0.97	0.41	16	41.21	0.77	-4.07	0.17

Dans les deux cas, l'ajustement est de bonne qualité; le coefficient de détermination est en effet très élevé ($R^2=0.97$). Par souci de cohérence, on peut chercher à ajuster une même fonction au spectre de taille, quelque soit la gamme de taille considérée. Il s'agit en l'occurrence de choisir entre le modèle quadratique et le modèle le plus simple qui est le modèle linéaire. Dans cette optique, le test de rapport des vraisemblances est utilisé.

Soit y_i , une observation de la variable $\ln(\text{effectif})$ en fonction des observations x_i du logarithme de la taille médiane d'une classe de taille. Deux modèles statistiques sont comparés : le modèle quadratique $y_i = a + bx_i + cx_i^2 + \varepsilon_i$ et le modèle linéaire $y_i = a + bx_i + \varepsilon_i$. Le problème du choix d'un modèle simplifié, *i.e.* contenant moins de paramètres, est formalisé par le test de l'hypothèse $H_0 = \{c=0\}$ contre l'alternative $H_1 = \{c \neq 0\}$. La région d'acceptation de H_0 , de niveau asymptotique α , est définie par $\{(y_1 \dots y_n) \in \mathbf{R}^n : 2 \left[L_{(y_1 \dots y_n)}(\hat{\theta}) - L_{(y_1 \dots y_n)}(\hat{\theta}_0) \right] \leq \chi_{1-\alpha}^q\}$ (Huet *et al.* 1992). $L_{(y_1 \dots y_n)}$ est la log-vraisemblance du modèle pour l'ensemble des observations $(y_1 \dots y_n)$ du spectre de taille, $\hat{\theta} = \{\hat{a}, \hat{b}, \hat{c}\}$, $\hat{\theta}_0 = \{\hat{a}, \hat{b}\}$ et q est la différence des degrés de liberté des modèles comparés.

Tableau 4.8: Test de rapport des vraisemblances des modèles quadratique et linéaire ajustés au spectre de taille simulé, pour deux gammes de tailles différentes.

Statistique du rapport de vraisemblance (Modèle : $y_i = a + bx_i + cx_i^2 + \varepsilon_i$, $H_0 = \{c = 0\}$, $\chi_{0,95}^1 = 3.84$)			
Taille $e^{x_i} \in [10-200 \text{ cm}]$		Taille $e^{x_i} \in [20-200 \text{ cm}]$	
13.74	H_0 rejetée ($\alpha=0.05$)	1.06	H_0 acceptée ($\alpha=0.05$)

Le Tableau 4.1 résume les analyses effectuées. Dans le cas du spectre de taille incluant les tailles comprises entre 10 et 20 cm, le calcul du rapport de vraisemblance conduit au rejet de l'hypothèse nulle au seuil $\alpha=0.05$. En d'autres termes, la courbure du spectre ne peut être négligée, elle est un élément significatif de la distribution des effectifs en fonction de la taille. En revanche, lorsque les tailles considérées sont supérieures à 20 cm, le modèle linéaire semble être le plus adapté à décrire le spectre de taille de la communauté multispécifique.

IX.3.2- Analyse de sensibilité

L'analyse de sensibilité du spectre de taille simulé aux valeurs des différents paramètres du modèle OSMOSE, est effectuée sur la communauté théorique décrite précédemment, vierge d'exploitation par la pêche. Au sens de Majkowski *et al.* (1981), cette analyse peut conduire à rejeter le modèle, ou du moins restreindre son domaine de validité, dans le cas où la variation des valeurs de paramètres induit une trop grande variance des résultats du modèle. En l'occurrence, nous nous intéressons à l'influence de certains paramètres du modèle sur la forme générale de spectre de taille incluant la classe de taille [10-20 cm].

Pour cela, deux types de paramètres sont testés, les paramètres de simulation ou de configuration du modèle (capacité de charge du système \overline{CC} et le nombre de groupes d'individus par classe d'âge n) et les paramètres écologiques liés à l'alimentation des poissons (le taux de mortalité nutritionnelle maximale $M_{\xi_{max}}$, le rapport théorique maximal de la taille d'un prédateur à celle de sa proie τ , la ration alimentaire relative annuelle ρ , et l'efficacité de prédation critique ξ_{crit} correspondant à la ration alimentaire annuelle de maintenance). L'analyse de sensibilité des paramètres écologiques permettra en outre, de déterminer lesquels devront être estimés avec précision dans le cas d'une application future du modèle à des données réelles.

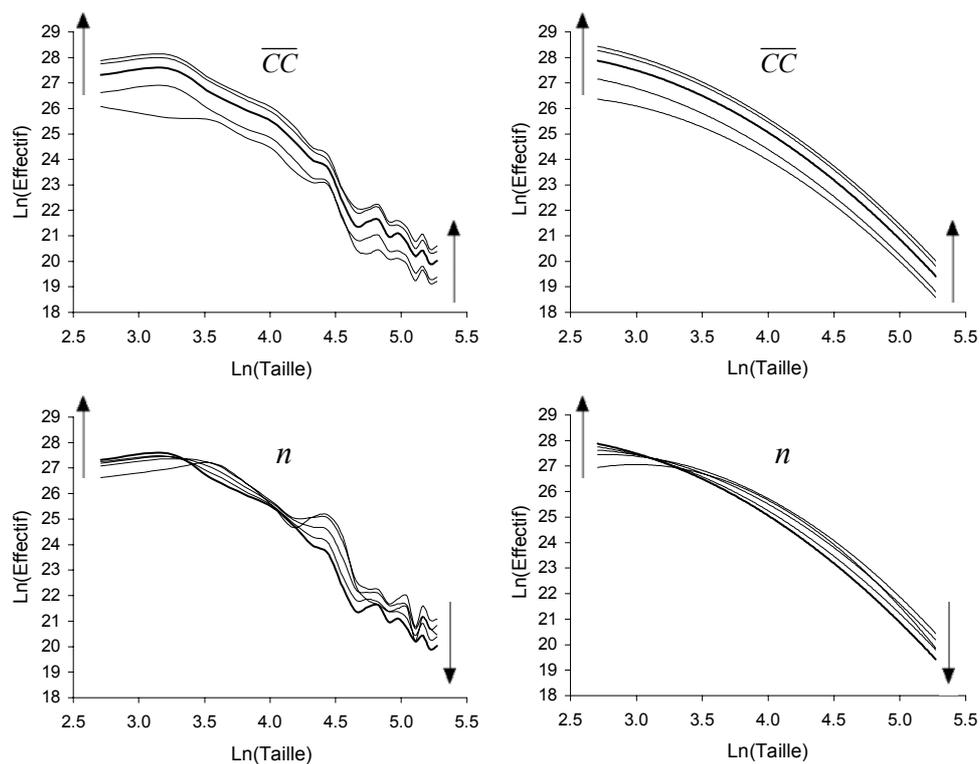


Figure 4.7: Sensibilité des spectres de taille simulés (gauche) et des modèles quadratiques ajustés (droite) à la capacité de charge \overline{CC} (haut) et au nombre de bancs n par classes d'âge (bas). Les coefficients de variation de la capacité de charge par rapport à la valeur de référence sont de -75%, -50%, +50% et +75%. Le nombre de bancs varie de 10 à 40. Dans chaque graphique, les flèches indiquent le sens de l'augmentation de la valeur du paramètre considéré et la courbe en gras correspond à la simulation de référence ($\overline{CC} = 10^6$ tonnes, $n = 50$).

La sensibilité du spectre de taille simulé à la capacité de charge du système est présentée dans la Figure 4.7. La forme des spectres de tailles obtenus pour différentes valeurs de la capacité de charge (de -75% à +75% de la valeur de référence qui est de 10^6 tonnes) est très similaire. Les courbes obtenues sont quasiment parallèles à la courbe de référence, et la variabilité des effectifs observés pour les plus grandes classes de tailles est conservée dans les différentes simulations. Les fonctions quadratiques ajustées aux spectres de taille pourraient presque résulter de la translation de la courbe de référence le long de l'axe des ordonnées. Cette observation traduit le fait que l'efficacité des transferts d'énergie des plus petites tailles vers les plus grandes semble ne pas être altérée par la baisse de capacité de charge du système. Elle implique également que les paramètres estimés des régressions quadratiques varient très peu en fonction de la valeur de la capacité de charge du système (Tableau 4.9).

Tableau 4.9: Sensibilité des paramètres estimés d'un ajustement quadratique du spectre de taille, aux variations de la capacité de charge et du nombre de bancs par classe d'âge.

		Capacité de Charge				Nombre de bancs par classe d'âge			
		-75%	-50%	+50%	+75%	10	20	30	40
Intercept	\hat{a}	21.29	23.48	24.6	25.1	19.13	21.29	23.06	24.23
	CV	-12.1%	-3.1%	+1.5%	+3.6%	-40%	-21%	-12%	-5%
Pente	\hat{b}	4.39	3.73	3.75	3.55	8.33	6.06	5.03	4.22
	CV	+17.8%	-0.12%	+0.46%	-4.8%	+123%	+62%	+35%	+13%
Courbure	\hat{c}	-0.93	-0.87	-0.88	-0.86	-1.39	-1.10	-0.99	-0.92
	CV	-5.7%	+0.7%	-0.24%	+2.74%	-58%	-25%	-13%	-4%

L'effet du nombre de bancs par classe d'âge se traduit en revanche par un changement de courbure des spectres de taille, bien visible sur les modèles ajustés (Figure 4.7), et par des coefficients de variation élevés (Tableau 4.9). Plusieurs hypothèses peuvent être avancées pour expliquer ce phénomène. Lorsque le nombre de "bancs" diminue, l'effectif initial moyen des groupes de poissons d'âge 0 augmente, et donc la concentration locale des bancs de poissons augmente. Or la contrainte de capacité de charge s'appliquant localement, une telle augmentation de concentration locale entraîne une mortalité plus importante des poissons d'âge 0. Ceci expliquerait les plus faibles effectifs de poissons de petites taille lorsque le nombre de groupes de poissons diminue. Ce phénomène est accentué par une plus forte pression de prédation sur les poissons de petites tailles. En effet, lorsque le nombre de groupes de poissons diminue, l'agrégation des poissons est plus importante, et dans le modèle proposé, les prédateurs sont capables de détecter dans leur environnement proche de telles agrégations. Les concentrations locales de proies potentielles détectées étant plus importantes, le prédateur peut théoriquement, s'alimenter davantage. Ceci expliquerait également l'augmentation des effectifs de poissons de plus grande taille lorsque le nombre de bancs diminue: l'efficacité du transfert d'énergie des plus petites tailles de poissons vers les plus grandes est plus importante dans ce cas.

Les résultats de l'analyse de sensibilité portant sur les paramètres des processus liés à la prédation sont représentés dans la Figure 4.8. Ils correspondent à des variations de -30%, -10%, +10% et +30% de tous les paramètres.

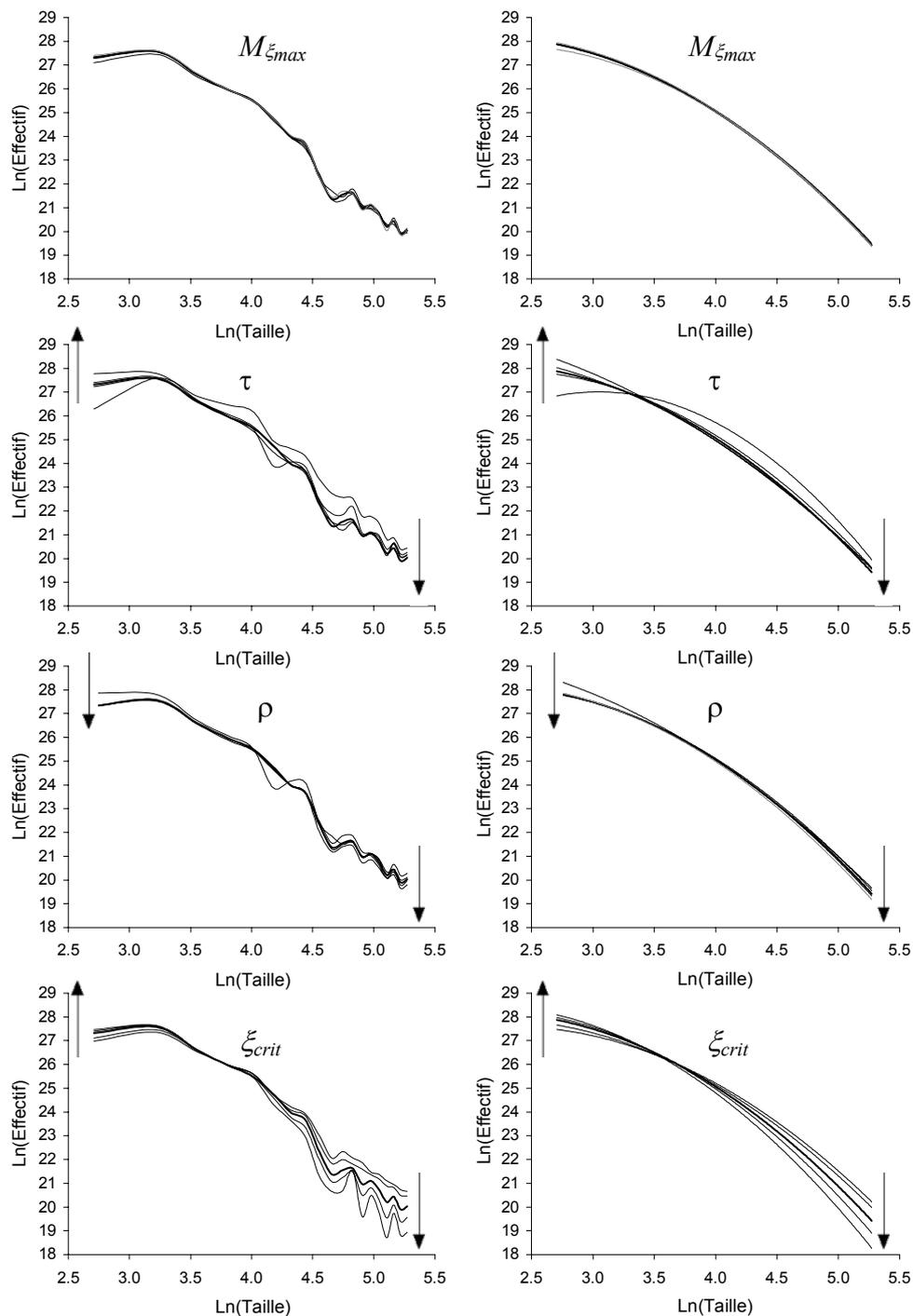


Figure 4.8: Sensibilité des spectres de taille simulés (gauche) et des modèles quadratiques ajustés (droite) aux paramètres biologiques liés au processus de prédation ($M_{\xi_{max}}$, τ , ρ , ξ_{crit}). La gamme de paramètres testée est de -30%, -10%, +10% et +30% par rapport à la simulation de référence (courbe en gris).

La faible sensibilité du modèle à la valeur du taux maximal de mortalité par famine $M_{\xi_{max}}$ révèle que pour les simulations effectuées, peu de mortalité par famine intervient, et donc que les poissons parviennent à satisfaire en moyenne leur ration alimentaire de maintenance corporelle. On

peut supposer que ce phénomène résulte du processus de sélection des 73 espèces de la simulation parmi les 200 espèces initiales, les espèces éliminées ne possédant pas les paramètres biologiques ou les aires de répartition moyennes qui leur auraient permis de se nourrir d'une quantité suffisante de proies pour être viables.

Les courbes de sensibilité du modèle au rapport maximal de la taille d'un prédateur à celle de ses proies τ montrent que lorsque ce rapport est inférieur de -30% à la valeur initiale, les effectifs des poissons de petite taille diminuent et ceux des poissons de grande taille augmente. Ce résultat, plus visible sur les courbes ajustées, peut être expliqué par le fait que plus τ est petit, plus la gamme de proies potentielles des prédateurs s'élargit, donc moins les prédateurs risquent de mourir par famine. Réciproquement, les poissons de taille comprise entre 10 et 20 cm sont accessibles à un plus grand nombre de prédateurs, en particulier aux prédateurs de taille intermédiaire dont les effectifs sont importants.

Lorsque la ration alimentaire relative annuelle ρ est réduite de 10%, l'effet du changement est imperceptible sur le spectre de taille. En revanche, lorsqu'elle est réduite davantage, de -30%, le spectre obtenu paraît moins régulier. Le processus de prédation semble ainsi réguler les transferts d'énergie des petites tailles vers les plus grandes.

Enfin, la sensibilité du spectre de taille à l'efficacité de prédation critique ξ_{crit} est plus marquée pour les effectifs des classes des tailles les plus grandes. Lorsque la valeur de ce paramètre augmente, les effectifs des grands poissons sont réduits, ce qui semble assez logique puisque dans ce cas, la probabilité de mourir par famine est plus importante. L'irrégularité du spectre pour les effectifs des grandes tailles est également accentuée. Les faibles effectifs des poissons de grande taille impliquent également une pression de prédation moins forte sur les plus petits poissons, ce qui est conforme aux résultats des simulations.

Notons que pour l'ensemble de ces simulations, les gammes de variation testées entraînent une modification quantitative plus ou moins importante du spectre de taille, mais n'entraînent pas de modification qualitative. En particulier, son allure générale de type quadratique est conservée ainsi que la variabilité du spectre pour les tailles élevées. Cela indique que la structure de l'écosystème n'est pas perturbée pour les modifications explorées et donc que les résultats obtenus peuvent être considérés robustes.

IX.3.3- Effets de la pêche sur le spectre de taille

Une mortalité par pêche F est appliquée à la communauté de référence, la taille minimale de captures étant de 30 cm. Les spectres de taille obtenus en faisant varier F de 0.2 à 1 sont représentés dans la Figure 4.9a pour la gamme de taille [10-200 cm] et dans la Figure 4.9b pour les tailles supérieures à 20 cm. De la même manière que pour le spectre de taille obtenu sans pêche, les résultats suggèrent que le spectre de taille peut raisonnablement être décrit par une fonction quadratique dans le

premier cas et plutôt par une droite dans le deuxième. En outre, la pêche semble accentuer la courbure du premier spectre, et la pente du spectre linéaire. L'effectif des poissons de grande taille diminue en effet sensiblement avec l'augmentation de la mortalité par pêche.

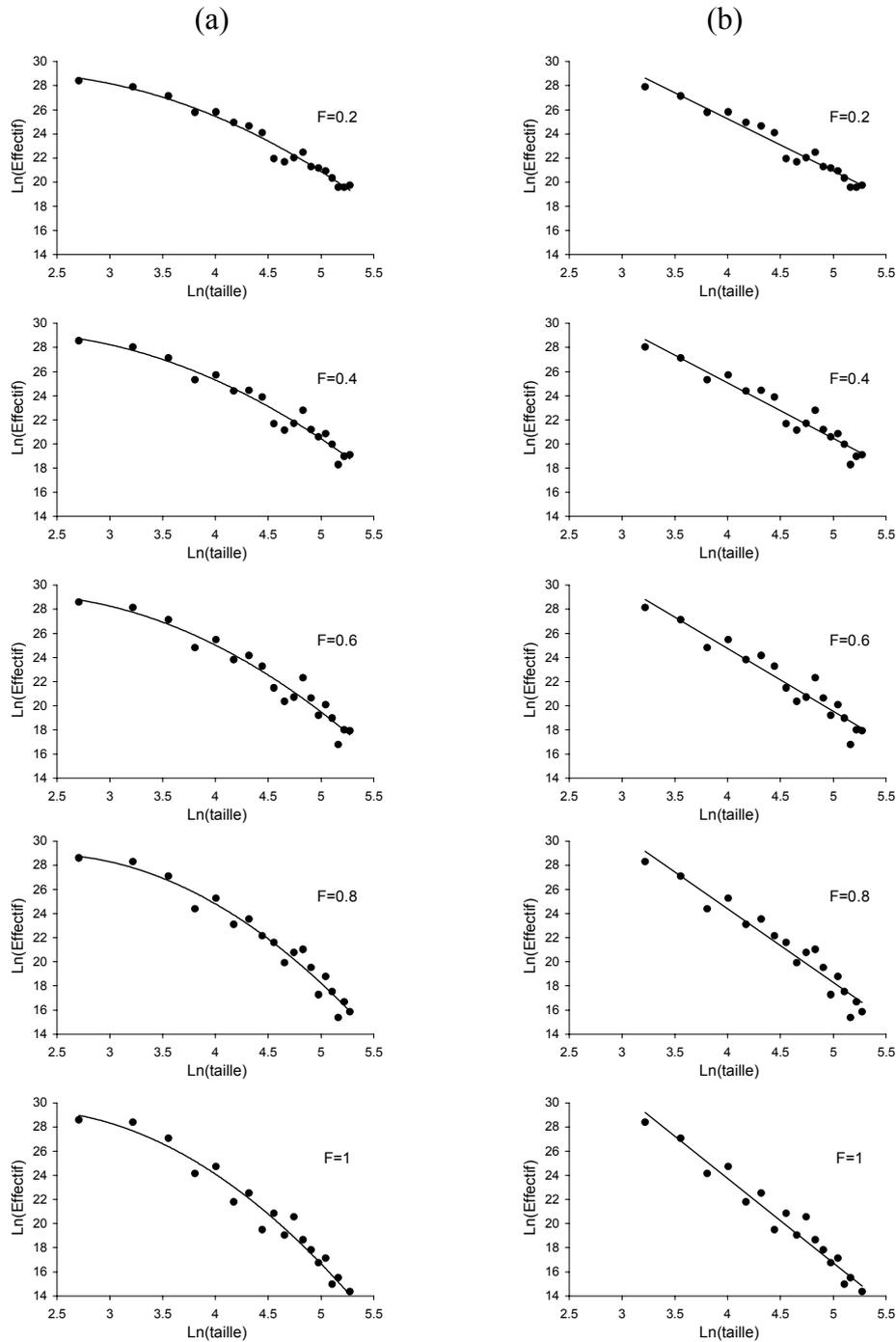


Figure 4.9: Spectre de taille obtenus par simulations de différents niveaux de mortalité par pêche de $F=0.1$ à $F=1$ (points) et courbe ajustée (trait). (a) Tailles ≥ 10 cm, (b) Tailles ≥ 20 cm.

On peut noter également que la régularité du spectre de taille diminue légèrement avec la mortalité par pêche, ce qui est confirmé par les valeurs des écarts-type résiduels issus de l'ajustement des fonctions quadratique et linéaire au spectre de taille. Les Tableau 4.10 et Tableau 4.11 résument les statistiques de ces régressions pour différentes valeurs de F .

Tableau 4.10: Résultats de l'ajustement par moindres-carrés d'un modèle quadratique au spectre de taille simulé par OSMOSE, pour différentes valeurs de F . Les effectifs de la classe de taille [10-20 cm] sont inclus dans l'analyse. La taille maximale est de 200 cm.

F	Modèle : $y_i = a + bx_i + cx_i^2 + \varepsilon_i$			Intercept		Terme linéaire		Courbure	
	R^2	σ_ε	$d.d.l.$	\hat{a}	$\hat{\sigma}_a$	\hat{b}	$\hat{\sigma}_b$	\hat{c}	$\hat{\sigma}_c$
0.1	0.97	0.48	16	-0.90	0.21	3.74	1.75	24.70	3.54
0.2	0.97	0.51	16	-0.92	0.22	3.74	1.85	25.25	3.75
0.3	0.97	0.59	16	-0.95	0.26	3.79	2.14	25.37	4.34
0.4	0.95	0.71	16	-0.96	0.31	3.82	2.57	25.46	5.20
0.5	0.95	0.78	16	-1.00	0.34	3.90	2.81	25.55	5.68
0.6	0.95	0.85	16	-1.15	0.37	4.78	3.07	24.22	6.20
0.7	0.95	0.94	16	-1.44	0.41	6.75	3.38	21.01	6.84
0.8	0.96	0.84	16	-1.54	0.37	7.26	3.03	20.34	6.12
0.9	0.96	0.89	16	-1.60	0.39	7.51	3.20	20.18	6.47
1	0.96	0.94	16	-1.60	0.41	6.94	3.38	21.87	6.83

Tableau 4.11: Résultats de l'ajustement par moindres-carrés d'un modèle linéaire au spectre de taille simulé par OSMOSE, pour différentes valeurs de F . Les effectifs de la classe de taille [10-20 cm] sont exclus de l'analyse. La taille maximale est de 200 cm.

F	Modèle : $y_i = a + bx_i + \varepsilon_i$			Intercept		Pente	
	R^2	σ_ε	$d.d.l.$	\hat{a}	$\hat{\sigma}_a$	\hat{b}	$\hat{\sigma}_b$
0.1	0.97	0.42	16	41.41	0.78	-4.07	0.17
0.2	0.96	0.56	16	42.53	1.04	-4.32	0.23
0.3	0.95	0.64	16	43.08	1.19	-4.48	0.26
0.4	0.93	0.76	16	43.43	1.41	-4.59	0.31
0.5	0.93	0.82	16	44.28	1.52	-4.84	0.33
0.6	0.93	0.91	16	45.55	1.69	-5.20	0.37
0.7	0.92	1.05	16	47.69	1.95	-5.78	0.42
0.8	0.94	0.98	16	48.77	1.81	-6.09	0.39
0.9	0.94	1.02	16	49.90	1.89	-6.43	0.41
1	0.95	1.02	16	51.76	1.88	-7.01	0.41

La qualité des ajustements est bonne dans les différents cas de figures, le coefficient de détermination est très élevé pour les deux types de régression. De même que dans les simulations effectuées avec une mortalité par pêche nulle, le test de rapport de vraisemblance effectué pour comparer les modèles quadratique et linéaire montre qu'une fonction quadratique s'ajuste mieux lorsque les petites tailles sont incluses dans le modèle, et lorsqu'elles ne le sont pas, une fonction linéaire suffit pour représenter le spectre de taille pour des valeurs faibles à intermédiaires de mortalité par pêche (Tableau 4.12). Lorsque le taux de mortalité par pêche est élevé, l'hypothèse de linéarité du spectre est rejetée, même dans le cas où ne sont considérées que les tailles supérieures à 20 cm.

Tableau 4.12: Test de rapport de vraisemblances des modèles quadratique et linéaire ajustés au spectre de taille simulé, pour différents niveaux de mortalité par pêche.

Statistique du rapport de vraisemblance (Modèle : $y_i = a + bx_i + cx_i^2 + \varepsilon_i$, $H_0 = \{c = 0\}$, $\chi_{0.95}^1 = 3.84$)				
F	Taille $e^{x_i} \in [10-200 \text{ cm}]$		Taille $e^{x_i} \in [20-200 \text{ cm}]$	
0.1	9.92	H ₀ rejetée ($\alpha=0.05$)	0.26	H ₀ acceptée ($\alpha=0.05$)
0.2	13.60	–	3.81	–
0.3	11.39	–	3.33	–
0.4	8.82	–	2.61	–
0.5	8.12	–	2.19	–
0.6	8.77	–	2.71	–
0.7	10.80	–	4.23	H ₀ rejetée ($\alpha=0.05$)
0.8	13.96	–	5.75	–
0.9	13.72	–	5.34	–
1	12.60	–	3.65	H ₀ acceptée ($\alpha=0.05$)

Représenter conjointement les courbes ajustées pour différents F permet de mieux apprécier l'effet de la pêche sur le spectre de taille de la communauté (Figure 4.10 et Figure 4.11). On met notamment en évidence que les changements d'effectifs induits sont plus importants pour les poissons de grande taille que pour les poissons de petite taille. Cela signifie que les poissons de grande taille sont les plus affectés par la pêche alors que la taille minimale de capture est bien inférieure (30 cm). Ce phénomène peut être expliqué par le fait que beaucoup des poissons de grande taille appartiennent aux dernières classes d'âge de leur espèce, qui ont cumulé sur plusieurs années les taux de mortalité induits par la pêche. On peut remarquer d'autre part que l'impact de la pêche sur les effectifs des poissons de petite taille est plus net lorsque l'on passe d'un taux de mortalité par pêche nul au taux de mortalité $F=0.2$. L'augmentation des petits poissons ainsi observée peut être expliquée par une pression de prédation moins importante par les plus grands poissons qui sont pêchés. Or, pour des taux

de mortalité par pêche supérieurs, l'effectif de ces classes de taille augmente peu, notamment dans le cas d'une fonction quadratique (Figure 4.10). Ceci est sans doute le résultat de la diminution concomitante de l'effectif des reproducteurs du système, et donc de la quantité de progéniture produite.

La Figure 4.11 présente une autre caractéristique, de manière plus nette que dans le cas quadratique, à savoir que les droites ajustées correspondant aux spectres de taille de communautés exploitées se coupent pratiquement toutes au même point. De manière intéressante, ce point invariant correspond à une taille corporelle d'environ 30 cm, qui est la taille minimale des captures dans nos simulations.

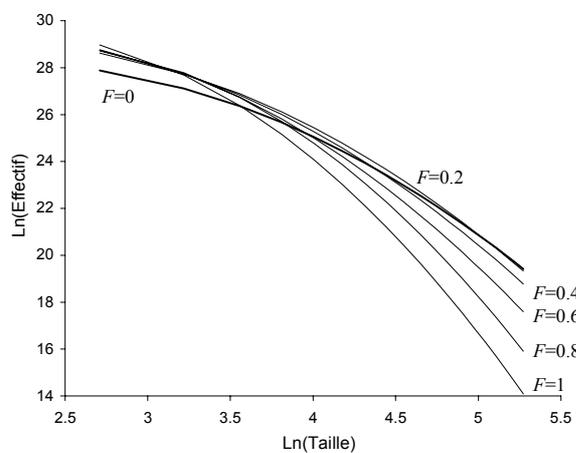


Figure 4.10: Modèles quadratiques ajustés au spectre de taille obtenu pour différentes valeurs du taux de mortalité par pêche F , pour des tailles ≥ 10 cm.

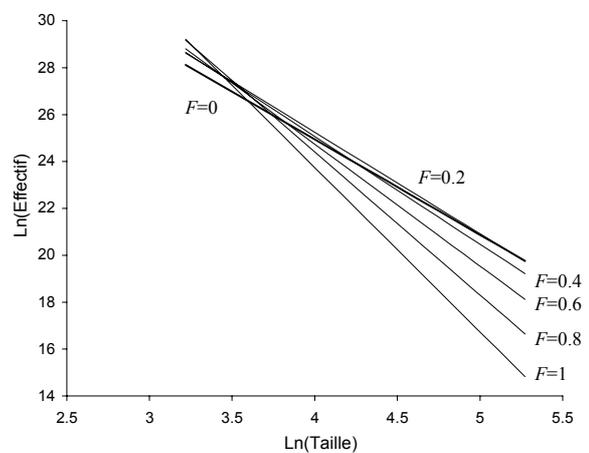


Figure 4.11: Modèles linéaires ajustés au spectre de taille obtenu pour différentes valeurs du taux de mortalité par pêche F , pour des tailles ≥ 20 cm.

L'étude de l'évolution des valeurs des paramètres de régression en fonction du taux de mortalité par pêche, montre des différences marquées entre le modèle quadratique (Figure 4.12) et le modèle linéaire (Figure 4.13) du spectre de taille.

Du point de vue de la tendance très générale des variations, l'augmentation de la pêche se traduit, dans le cas quadratique, par une diminution de la valeur de l'intercept et une augmentation de celle du terme linéaire. Dans le cas du modèle linéaire, *i.e.* lorsque les tailles inférieures à 20 cm sont exclues de la régression, les tendances sont inversées. Les paramètres n'ont en fait pas la même influence sur la forme des courbes ajustées au spectre. Dans la fonction quadratique, le paramètre qui capture le mieux la décroissance des effectifs des poissons de plus grande taille est la courbure du spectre, de même que dans le cas linéaire, c'est la pente qui représente ce phénomène. Lorsque le taux de mortalité par pêche augmente, l'estimation de ces deux paramètres augmente en valeur absolue.

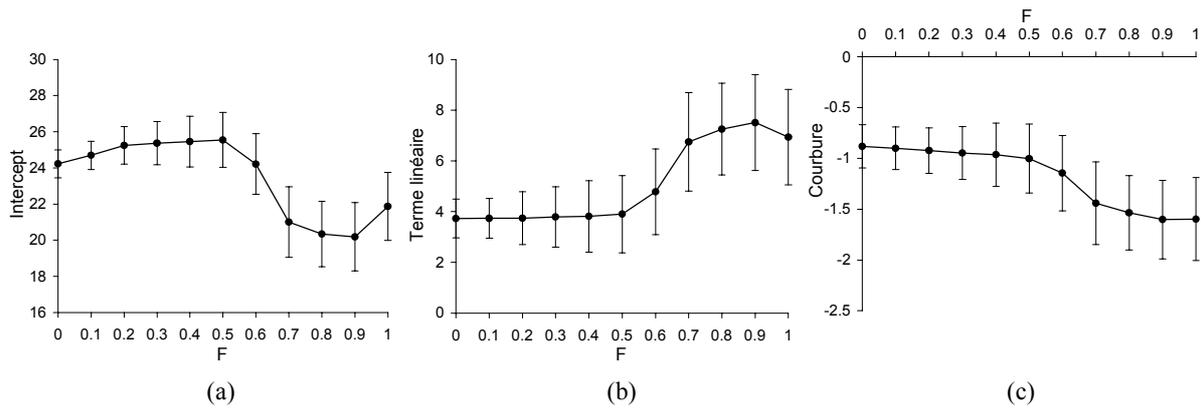


Figure 4.12: Evolution des paramètres estimés du modèle quadratique (tailles ≥ 10 cm), en fonction du taux de mortalité par pêche F . (a) Intercept, (b) terme linéaire, (c) courbure.

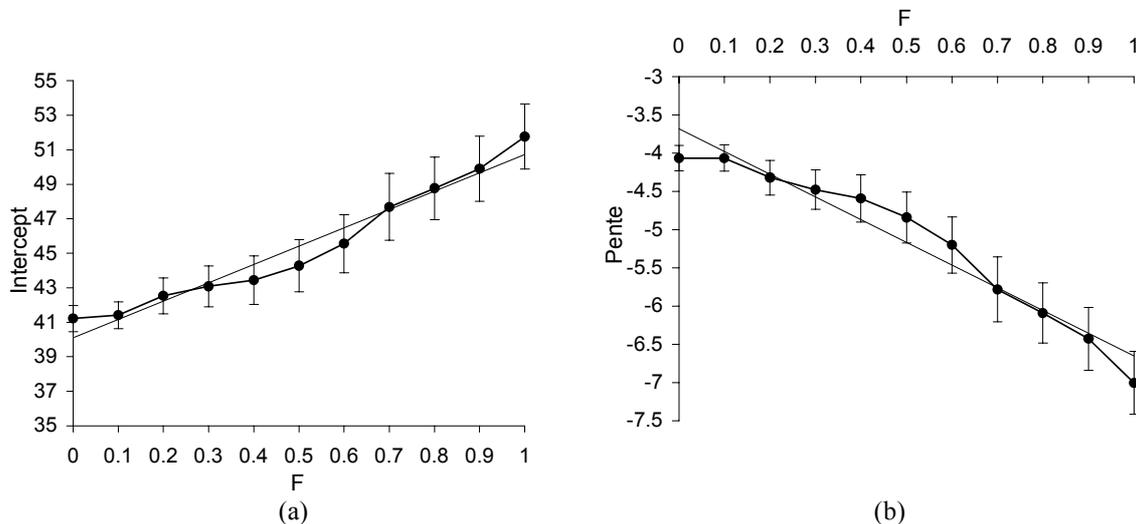


Figure 4.13: Evolution des paramètres estimés du modèle linéaire (tailles ≥ 10 cm), en fonction du taux de mortalité par pêche F . (a) Intercept, (b) pente. La courbe en pointillés représente un ajustement linéaire aux courbes observées.

Du point de vue de la forme de la relation entre les paramètres de régression et le taux de mortalité par pêche, on peut remarquer que l'influence de la pêche sur les trois paramètres du spectre courbe se manifeste de manière non linéaire. En revanche, la pente et l'intercept du spectre linéaire varient de manière quasiment linéaire avec le taux de mortalité par pêche ($R^2=0.95$ et $R^2=0.96$ respectivement). En outre, les Figure 4.12 et Figure 4.13 montrent bien que l'écart type des estimations de paramètres augmente avec la mortalité par pêche.

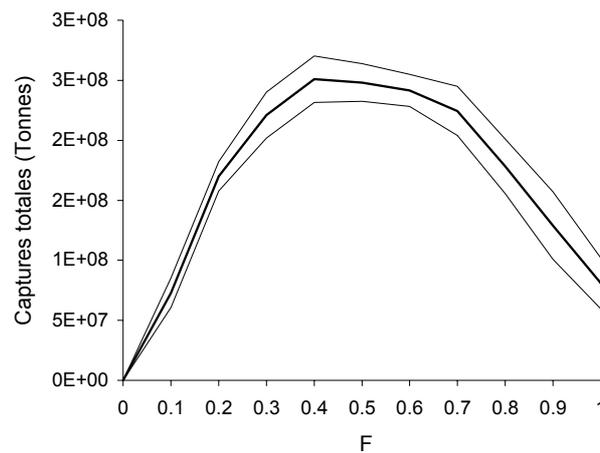


Figure 4.14: Captures totales moyennes et intervalle de confiance à 95% (traits fins) obtenus dans les simulations en fonction du taux de mortalité par pêche.

A ce stade de l'analyse, après avoir caractérisé l'effet de la pêche sur la forme du spectre de taille, nous nous intéressons à l'évolution concomitante des captures totales de l'écosystème. La Figure 4.14 montre que, moyennées sur 20 simulations de 100 pas de temps, les captures totales sont une fonction non linéaire, en forme de dôme, de la mortalité par pêche F . Il existe donc un maximum théorique des captures totales, qu'on pourrait définir, par analogie aux modèles "globaux" d'évaluation des stocks monospécifiques, comme le niveau maximal de captures totales soutenables MSY_{total} (Maximum Sustainable Yield), correspondant à la mortalité par pêche F_{MSY} , dont l'estimation est comprise entre 0.4 et 0.6 dans le cadre particulier de nos simulations. Ainsi, au-delà du F_{MSY} , le stock multispécifique global pourrait être considéré en situation de surexploitation par la pêche. On peut remarquer par ailleurs que le dépassement du F_{MSY} correspond assez nettement à la diminution de la richesse spécifique de la communauté exploitée, comme cela apparaît dans la Figure 4.15.

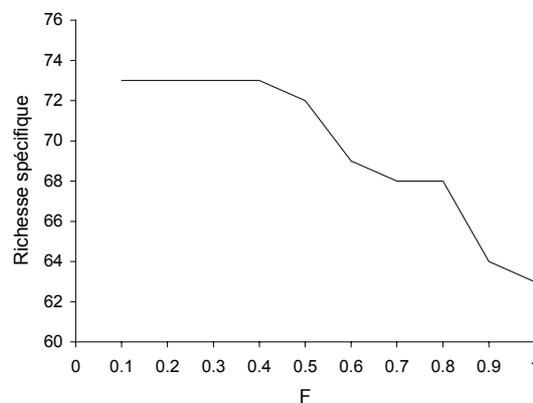


Figure 4.15: Richesse spécifique obtenue par simulations, en fonction du taux de mortalité par pêche F .

Il est également intéressant de noter que le passage de la communauté à la situation de surexploitation correspond aux ruptures de pente observées pour l'évolution des trois paramètres du spectre courbe en fonction du taux de mortalité par pêche. En revanche, le changement de situation d'exploitation est moins perceptible sur les graphes concernant les variations de la pente et de l'intercept du spectre linéaire. La superposition d'une droite ajustée sur ces graphes permet toutefois de mettre en évidence un léger changement de pente aux alentours du F_{MSY} (Figure 4.13).

IX.4- Discussion

Les simulations réalisées à l'aide du modèle OSMOSE permettent de proposer une forme théorique pour les spectres de tailles des écosystèmes marins, représentés par le logarithme des effectifs de poissons dans une classe de taille en fonction du logarithme de la taille médiane de la classe de taille. Le spectre de taille obtenu pour des tailles intermédiaires à élevées (les tailles supérieures à 20 cm dans nos simulations) est linéaire. En revanche, lorsque les petites tailles (comprises entre 10 et 20 cm dans nos simulations) sont incluses dans les analyses, une fonction quadratique s'ajuste mieux au spectre. La plupart des études empiriques utilisant les mêmes métriques de spectre (ICES 1994, ICES 1996, Rice et Gislason 1996, Rochet *et al.* 1997, Bianchi *et al.* 2000 - voir Tableau 4.4) proposent un ajustement linéaire du spectre de taille. Or, il apparaît qu'une fonction quadratique serait plus adaptée dans certains cas. En effet, il est souvent observé que les effectifs des poissons de petites tailles sont plus faibles que l'effectif prédit par un ajustement linéaire (*e.g.* Bianchi *et al.* 2000). La raison invoquée pour le choix d'une régression linéaire est alors la suspicion d'un biais d'échantillonnage des poissons de petite taille, ceux-ci étant supposés avoir une capturabilité plus faible aux engins d'échantillonnage (Rice et Gislason 1996). Les résultats des simulations suggèrent néanmoins que la courbure du spectre pourrait être liée directement au fonctionnement des réseaux trophiques marins. L'hypothèse de prédation opportuniste fondée sur la taille implique que les poissons de plus petites tailles sont ceux qui subissent en moyenne, la plus forte pression de prédation, puisqu'ils sont potentiellement des proies pour un grand nombre de prédateurs (Bax 1998). Une telle hypothèse, à la base du modèle OSMOSE, permet ainsi d'expliquer et de reproduire les observations de spectres de taille faites dans différents écosystèmes marins. En outre, lorsque les tailles considérées dans les analyses sont supérieures à un certain seuil (dans les simulations, ce seuil est de 20 cm), une droite permet de représenter le spectre de taille de manière satisfaisante.

La comparaison des résultats de simulations avec des observations de spectres effectuées dans différents écosystèmes marins (Bianchi *et al.* 2000) permet de juger qualitativement de la validité du modèle OSMOSE (Figure 4.16).

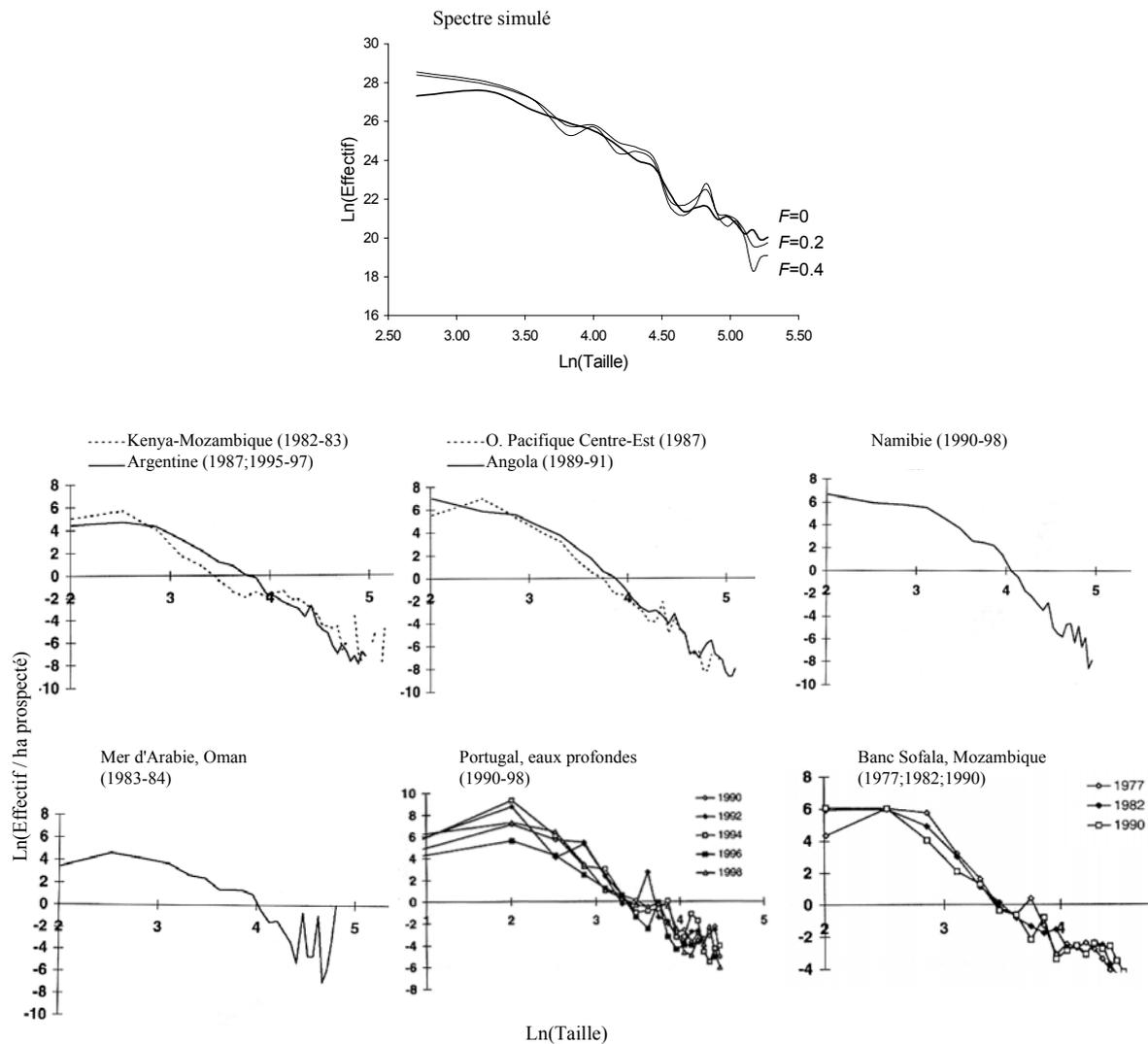


Figure 4.16: Spectres de taille simulés par OSMOSE pour différentes valeurs de F et spectres de taille observés dans différents écosystèmes mondiaux (repris de Bianchi et al. 2000).

Il apparaît clairement que deux caractéristiques essentielles des spectres marins observés sont retrouvées à l'aide du modèle. D'une part, la courbure des spectres vers les petites classes de tailles et d'autre part, la plus faible régularité du spectre vers les tailles les plus élevées. Ceci peut être considéré comme une première validation qualitative du modèle et des hypothèses sur lesquelles il repose. Une analyse de sensibilité du modèle à certains paramètres de simulation et d'écologie de la prédation a, en outre, permis de montrer que le modèle OSMOSE reproduit ces structures dans différentes configurations de simulation. La forme générale du spectre de taille est, en effet, un trait stable qui émerge des hypothèses de fonctionnement des réseaux trophiques modélisés par OSMOSE. Une telle régularité du spectre de taille est par ailleurs soulignée par de nombreux auteurs, et ce malgré les changements de composition spécifique induits par la pêche et par la variabilité environnementale (e.g.

Kerr 1974, Pope et Knights 1982, Pope *et al.* 1988, Murawski et Idoine 1992, Rice et Gislason 1996, Duplisea *et al.* 1997, Hall 1999). En reproduisant ce phénomène, le modèle OSMOSE permet de proposer des mécanismes structurant la distribution en tailles des effectifs de poissons dans les écosystèmes marins. L'hypothèse de prédation opportuniste fondée sur la taille des poissons joue vraisemblablement un rôle important dans la stabilité du spectre de taille, en augmentant le nombre de liens trophiques potentiels entre les différentes composantes du système. Un tel réseau trophique permettrait en effet de tamponner la variabilité des effectifs à différents niveaux d'agrégation (espèce, classe de taille): le flux d'énergie pouvant emprunter de nombreuses voies, le transfert d'énergie à travers les classes de taille est efficient (Murawski et Idoine 1992).

L'existence d'une courbure du spectre de taille des écosystèmes marins vers les classes de petites tailles a été suggérée par les travaux de modélisation de Benoît *et al.* (1998). Néanmoins, ces auteurs suggèrent que c'est la mortalité par pêche qui est responsable de la non-linéarité du spectre. Dans le cas où la mortalité par pêche est nulle, leur modèle de flux de biomasse à travers les classes de taille, fondé sur des processus allométriques, produit un spectre de taille linéaire. A l'aide d'un modèle structuré en taille dérivé de la MSVPA, Gislason et Rice (1996, 1998) obtiennent un spectre de taille théorique de type linéaire mais légèrement incurvé vers les plus grandes classes de taille, *i.e.* les effectifs des poissons de grandes tailles sont plus faibles que ceux prédits par une fonction linéaire. De même, en introduisant un terme de mortalité naturelle dépendant de la taille corporelle dans l'équation de survie des cohortes, Gislason et Lassen (1997) obtiennent un spectre de taille linéaire. Au-delà du type de modélisation adopté par ces auteurs, les hypothèses choisies diffèrent sensiblement de celles qui sont à la base du modèle OSMOSE. Dans le modèle proposé par Benoît *et al.* (1998), le processus de prédation est fondé sur la taille mais n'a pas le caractère opportuniste implémenté dans OSMOSE. En effet, les transferts de biomasse des petites classes de tailles vers les plus grandes s'effectue à intervalles de taille constants, *i.e.* le rapport des tailles des prédateurs à celles de leurs proies est une constante. Or, les auteurs soulignent que cette hypothèse de prédation conditionne la linéarité du spectre de taille. Dans les modèles développés par Gislason et Rice (1996, 1998) et Gislason et Lassen (1997), le processus de prédation n'est pas explicité. Dans le premier modèle, les mortalités par prédation utilisées dans les simulations sont des estimations issues de la MSVPA. Dans le deuxième, le taux de mortalité naturelle est exprimé en fonction de la taille des poissons. Leurs modèles, essentiellement descriptifs, ne modélisent donc pas explicitement les processus en jeu. La comparaison avec le processus de prédation modélisé explicitement dans OSMOSE est alors difficile. En revanche, les auteurs font l'hypothèse explicite que le recrutement des poissons ne dépend pas des interactions trophiques mais de la biomasse reproductive de chaque espèce. Nous faisons au contraire l'hypothèse qu'une importante source de mortalité des oeufs et larves des poissons est la prédation, et que ce processus variable, qui dépend de la biomasse de prédateurs potentiels, toutes espèces confondues,

détermine fortement les effectifs des classes de petite taille. Cette différence de représentation du processus de recrutement des poissons est probablement à l'origine de la différence observée entre les formes de spectres de taille obtenues par leurs modèles et celles obtenues dans notre étude.

La validation qualitative du modèle OSMOSE, par la comparaison du spectre théorique obtenu avec les observations effectuées dans différents écosystèmes, est une étape préliminaire nécessaire qui nous a permis ensuite de tester les effets de la pêche sur cet attribut émergent des écosystèmes marins. Il nous semble nécessaire de préciser à ce niveau que le modèle OSMOSE, par sa construction, permet de telles expériences de simulation. En effet, les dynamiques des espèces et des écosystèmes sont modélisées de manière fonctionnelle et non descriptive, elles émergent d'hypothèses simples. La seule description des phénomènes ne permet pas *a priori* de tester des configurations du système éloignées de celle qui a servi à paramétrer le modèle. Dans le modèle OSMOSE, les interactions entre les espèces ne sont pas figées, mais émergent du contexte environnemental, au sens large, de chaque groupe d'individus. La prédation est opportuniste, les réseaux trophiques modélisés sont variables en structure. Ainsi, le fonctionnement du modèle et les hypothèses sous-jacentes sont supposés être invariants sur une large gamme de configurations différentes du système.

Les résultats des simulations montrent que la mortalité par pêche réduit le nombre de poissons de grande taille. Conformément aux hypothèses avancées dans les études empiriques (*e.g.* ICES 1994, Rice et Gislason 1996, Bianchi *et al.* 2000), ce phénomène se traduit par une augmentation, en valeur absolue, de la pente des droites ajustées aux spectres de taille avec celle des taux de mortalité par pêche, ainsi que par une augmentation de l'intercept. Plus précisément, comme le suggèrent notamment les modèles développés par Gislason et Lassen (1997) et Gislason et Rice (1998), la relation entre les attributs, pente et intercept, du spectre de taille et le taux de mortalité par pêche est quasiment linéaire. Ce résultat a des implications importantes dans l'interprétation des données de spectre de taille. Il est en effet observé dans de nombreux écosystèmes exploités que la pente des spectres de taille s'accroît graduellement avec le temps (*e.g.* Rice et Gislason 1996, Bianchi *et al.* 2000). Cette évolution peut alors raisonnablement être attribuée à une augmentation de la pression de pêche. Nous avons d'autre part suggéré que les variations de la capacité de charge du système pouvaient n'avoir que peu d'effets sur les paramètres estimés du spectre de taille quadratique. L'analyse de sensibilité fournit également des coefficients de variation très faibles de la pente et de l'intercept du spectre de taille linéaire: pour des variations de 75% de la capacité de charge, le coefficient de variation de la pente est de 3.2% et celui de l'intercept de 2.9%. Ainsi, contrairement à ce qui a été suggéré par Boudreau et Dickie (1992) ou Gislason et Lassen (1997), l'estimation de l'intercept des spectres linéaires paraît être plus sensible à la mortalité par pêche qu'à la production primaire du système. Ceci n'est pas incohérent avec l'observation d'une augmentation globale des effectifs des

différentes classes de taille avec l'augmentation de la capacité de charge, comme cela est montré dans l'analyse de sensibilité du modèle OSMOSE.

En matière d'évaluation de l'état d'exploitation d'un écosystème, deux résultats centraux méritent d'être rappelés. Le premier concerne l'analyse du spectre de taille linéaire. Nous avons en effet montré que les droites ajustées aux spectres de tailles supérieures à 20 cm, et correspondant à différentes valeurs de la mortalité par pêche, se coupent toutes approximativement au niveau de la taille minimale de capture des poissons. Ce résultat est intéressant en soi car il permet de montrer clairement que la diminution des effectifs des classes de tailles élevées profite aux poissons de petite taille qui ne sont pas pêchés. Si il est confirmé par des simulations complémentaires, il pourrait avoir également un intérêt potentiel dans l'estimation de la taille minimale réelle de capture de poissons, dans un contexte où les rejets représentent plus d'un quart des captures mondiales (Alverson *et al.* 1994) sans qu'on soit, la plupart du temps, capables d'estimer la part des rejets qui correspond aux poissons de taille inférieure à la taille minimale légale de capture. Néanmoins, l'utilisation éventuelle de ce résultat dans l'analyse de cas réels suppose de disposer d'une série temporelle de données de spectre correspondant à des variations de la mortalité par pêche et surtout à une période pendant laquelle la taille minimale de capture peut être considérée comme constante. Le deuxième résultat concerne l'analyse des effets de la pêche sur le spectre de taille courbe. Nous avons en effet montré que l'évolution des trois paramètres du spectre courbe théorique en fonction du taux de mortalité par pêche permettrait de détecter le niveau maximal des captures totales moyennes. En effet, une rupture de pente est observée pour les trois paramètres lorsque le taux de mortalité par pêche dépasse le F_{MSY} . Un tel phénomène ouvre des perspectives sur l'utilisation du spectre de taille pour la définition de points biologiques de référence à l'échelle des communautés exploitées. Dans cette optique, Gislason et Rice (1998) et Hall (1999) soulignent l'intérêt potentiel de l'étude des spectres de taille des écosystèmes marins pour la gestion des pêches, en particulier dans le cas de certaines pêcheries tropicales. Les auteurs identifient en effet trois types de problèmes émergeant de ces pêcheries: (1) Une large gamme d'espèces à durée de vie courte et de petite taille sont pêchées, (2) les évaluations individuelles des espèces sont souvent impossibles et (3) les séries temporelles de captures et d'effort de pêche ne sont pas toujours disponibles. En réponse concrète à ces problèmes, les simulations réalisées à l'aide de OSMOSE, suggèrent que l'analyse des données de spectre de taille (qui sont collectées de manière courante dans de nombreux écosystèmes) peut théoriquement permettre, d'une part, d'estimer une taille minimale moyenne de captures et d'autre part, de détecter des situations de surexploitation à l'échelle des communautés. Le spectre de taille est un indicateur écosystémique qui contient potentiellement des informations essentielles concernant le fonctionnement des écosystèmes marins (en particulier les mécanismes d'interactions trophiques), les effets de la pêche sur ceux-ci ainsi que leur niveau d'exploitation. Les analyses simultanées d'ajustements linéaire et quadratique du

spectre de taille simulé à l'aide du modèle OSMOSE se sont révélées être complémentaires en permettant de détecter chacune des structures différentes des écosystèmes marins exploités.

X- OSMOSE EST UN MODELE SPATIAL: EFFETS DES ZONES REFUGE SUR LA DYNAMIQUE ECOSYSTEMIQUE ET SON EXPLOITATION.

X.1- Introduction

Dans le contexte actuel d'intensification de l'effort de pêche sur un nombre croissant d'espèces marines, la préservation de la biodiversité marine est devenue une préoccupation majeure de la gestion des pêches (Hammer *et al.* 1993, Carlton et Butman 1995, Boehlert 1996, Eichbaum *et al.* 1996, Richards et Maguire 1998). Une des approches préconisée pour protéger la biodiversité marine et pour promouvoir l'utilisation viable de la ressource est l'instauration de réserves marines (Plan Development Team 1990, Ticco 1995, Bohnsack et Ault 1996, Eichbaum *et al.* 1996, Botsford *et al.* 1997, Hall 1998, Lauck *et al.* 1998, Castilla 1999). Ces zones protégées permettraient de recréer les refuges naturels qui, dans le passé, étaient trop profonds, isolés, difficiles d'accès pour pouvoir être exploités (Dugan et Davis 1993). Parallèlement à cet objectif de conservation des écosystèmes naturels, les zones refuges sont également perçues comme un moyen de gestion pour restaurer des stocks épuisés, et fournir une assurance contre l'effondrement des stocks (Attwood *et al.*, 1997). Des études empiriques et théoriques suggèrent par exemple que les réserves marines pourraient permettre d'augmenter les rendements de pêche, particulièrement lorsque les taux de mortalité par pêche sont élevés (Russ et Alcala 1990, Dugan et Davis 1993, Man *et al.* 1995, Lauck *et al.* 1998, Guénette et Pitcher 1999). Témoinant de l'intérêt croissant porté aux zones refuges pour le maintien des écosystèmes côtiers, l'IUCN (World Conservation Union) s'était donné pour objectif d'interdire à la pêche 20% des eaux côtières mondiales en l'an 2000 (IUCN, 1992). Cependant, il manque encore à l'heure actuelle de critères de détermination des limites spatiales optimales des zones protégées ainsi que d'observations *in situ* pour juger des conséquences sur le long terme de l'application de telles mesures. Les travaux de modélisation des réserves marines prennent alors toute leur importance en permettant de simuler les effets des zones refuges selon des scénarios variés mettant en oeuvre différentes configurations de l'exploitation et de la ressource. En outre, la nécessité de prendre en compte les interactions interspécifiques dans l'étude des zones protégées est soulignée mais est peu prise en compte dans la pratique (Hall, 1998). Dans ce contexte, le modèle multispécifique OSMOSE est utilisé pour mettre en évidence les effets potentiels induits par l'instauration d'une zone refuge sur l'exploitation d'assemblages multispécifiques. L'étude est limitée à l'influence de la taille des zones refuges et du niveau d'exploitation initial sur les captures totales et la diversité de l'écosystème exploité.

X.2- Méthode

X.2.1 - Modélisation des zones refuges

Pour l'ensemble des simulations effectuées, les réserves marines sont considérées permanentes dans le temps et consistent en des zones protégées de tout type d'extraction de biomasse, quelque soit l'espèce considérée (Bohnsack et Ault 1996). Les réserves marines sont représentées explicitement dans l'espace et sont caractérisées par une taille relative TR exprimée en pourcentage de l'aire de répartition totale des espèces exploitées. En l'occurrence, on considère que toutes les espèces du système sont exploitées: la taille de la zone refuge est donc exprimée en pourcentage de la taille de la grille de simulation. La pêche est non ciblée et exerce un taux de mortalité annuel global F toutes espèces et tous âges confondus (on fixe à 1 an l'âge de recrutement des espèces). La décroissance de l'effectif des classes d'âge est répercutée de manière uniforme sur les groupes de poissons de même âge. Ainsi, les hypothèses sous-jacentes sont une capturabilité identique pour toutes les espèces et une répartition spatiale homogène de l'effort de pêche. Cette configuration d'exploitation est en général celle des pêcheries artisanales tropicales (Gulland et Garcia 1984, Sainsbury 1988), fortement opportunistes, pour lesquelles un trait de chalut ou un trait de senne peut contenir un grand nombre d'espèces commercialisables. Le scénario de pêche simulé est une simplification extrême de ces pêcheries, mais le principe est de représenter une pêche suffisamment flexible pour que des reports naturels d'effort de pêche soient effectués lors de l'instauration d'une zone refuge.

On considère alors que lors de l'instauration d'une zone refuge, l'effort de pêche initial générant une mortalité par pêche F , est redistribué sur une zone de pêche réduite accessible à la pêche. Cette redistribution de l'effort de pêche est globale, elle est effectuée indifféremment de l'identité taxonomique des stocks. Ainsi, les poissons situés en dehors de la réserve marine sont soumis à un taux de mortalité par pêche effectif annuel F_e augmentant avec la taille de la réserve (Guénette et Pitcher 1999):

$$F_e = F (1 - TR)^{-1} \quad (4.1)$$

En outre, des transferts de biomasse en dehors des zones refuges sont supposés avoir lieu puisque les populations modélisées effectuent deux actions de déplacement local par pas de temps (chapitre VI.3). De plus, concernant les stades pré-recrues du modèle, on simule chaque année, consécutivement à la phase de reproduction des poissons, une redistribution larvaire sur toute la zone de répartition de l'espèce d'appartenance. Cette hypothèse qui est supposée rendre compte des phénomènes de dispersion et de diffusion larvaire à grande échelle (par les courants physiques

notamment) est souvent adoptée dans les modèles de réserves marines (Quinn *et al.* 1993, Attwood et Bennett 1995, Hastings et Botsford 1999). En revanche, aucune migration à grande échelle n'est prise en compte: toutes les classes d'âge appartenant à la même espèce sont supposées avoir la même aire de répartition.

X.2.2 - Paramètres de simulation

Un ensemble de $S=50$ espèces est simulé, les paramètres biologiques et les aires de répartition des espèces étant tirés aléatoirement. Les espèces simulées sont toutes supposées piscivores à partir de leur deuxième année de vie (âges 1^+). Par souci de simplicité, les aires de répartition, représentées par un ensemble de 150 cellules adjacentes, sont uniquement définies au niveau de l'espèce sans différenciation selon l'âge des poissons. Le nombre n de bancs de poissons par classe d'âge est fixé à 50 et le nombre de classes d'âge par espèce est de (A_s+1) , A_s représentant l'âge terminal de l'espèce s . L'ensemble des bancs, au nombre maximum de $\sum_S n(A_s + 1)$, évolue dans une grille de 15×15 cellules.

Le pas de temps de simulation t correspond à une année. La capacité de charge, telle qu'elle est définie dans OSMOSE, est fixée à 10^6 tonnes et sa dynamique est supposée stationnaire. Pour initialiser les effectifs des espèces, le spectre de taille de l'écosystème de la mer du Nord pendant la période 1977-1993 est utilisé (Rice et Gislason 1996). Des simulations préliminaires ont permis de sélectionner un échantillon d'espèces, les espèces conservées pour l'étude étant celles qui sont restées viables sans exploitation au cours de 100 simulations de 200 années chacune. Un ensemble de 21 espèces parmi les 50 initiales a donc été sélectionné avec lequel ont été simulés différents scénarios de pêche. Pour chaque ensemble de paramètres de mortalités par pêche et de tailles de réserves, 100 simulations de 200 années chacune ont été effectuées, desquelles ont été calculés les résultats moyens exposés dans le paragraphe suivant. Nous faisons varier TR de 0 à 0.8 en supposant que l'équation (4.1) est valable dans cette gamme de taille de réserve, *i.e.* la flottille maintient son activité de pêche intacte jusqu'à une limite de 20% de zone accessible. Chaque valeur de taille relative TR de zone protégée correspond à un ensemble de cellules contigües, *i.e.* à une seule zone refuge, dont la localisation est tirée aléatoirement pour chaque simulation réalisée.

X.3 - Résultats

X.3.1 - Effets de la taille des zones refuges sur les captures

Pour étudier les effets potentiels des zones refuges sur des assemblages multispécifiques, nous nous sommes tout d'abord intéressés aux captures totales du système, toutes espèces confondues. Les résultats qui sont exprimés en termes de captures totales moyennées sur 100 séries de 200 années de simulations sont représentés dans la Figure 4.17. Il est supposé que les séries temporelles de captures produites par les simulations correspondent à des oscillations autour de l'équilibre. Ainsi, les captures moyennes sont supposées fournir une estimation des valeurs à l'équilibre.

Le *MSY* (Maximum Sustainable Yield) de l'assemblage multispécifique sans zone refuge est obtenu pour une valeur de F de 0.3. Pour des valeurs de F inférieures à F_{MSY} , les zones refuges ont un effet négatif sur les rendements de pêche quelque soit leur taille. Pour des valeurs de F supérieures, on observe que plus la taille des zones refuges est importante, plus le *MSY* est obtenu pour de plus fortes valeurs de mortalités par pêche. En outre, à partir d'une certaine taille de la zone refuge, en l'occurrence au-delà d'une taille relative TR de 50%, la forme de la relation change: jusqu'à la valeur maximale de $F=0.8$ implémentée, les captures sur le long terme ne décroissent pas, elles atteignent un plateau.

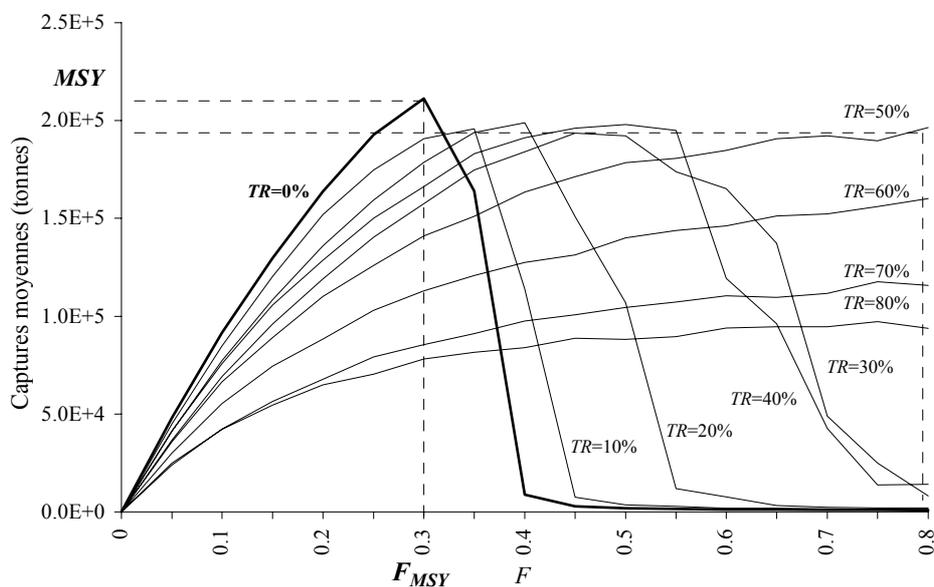


Figure 4.17: Captures moyennes, toutes espèces confondues, en fonction du taux de mortalité par pêche F . Différentes tailles relatives de zone refuge sont implémentées (TR en % de l'aire de répartition totale des espèces). En gras est représentée la courbe des captures moyennes sans zone refuge.

On peut alors comparer deux mesures de gestion, la première consistant à réduire directement la mortalité par pêche, la deuxième consistant à réduire la zone accessible à la pêche. Considérons par exemple la situation extrême où toutes les espèces sont exploitées à un taux de $F=0.8$. A capturabilité constante, la mesure qui consisterait à réduire l'effort de pêche de moitié ($F=0.4$) résulterait en une augmentation négligeable des captures. En revanche, l'instauration d'une zone refuge de $TR=50\%$ résulterait en moyenne en une nette augmentation des captures. Le niveau de captures atteint serait en effet inférieur uniquement de 7% au MSY total obtenu sans zone refuge, *i.e.* le niveau théorique maximal des captures sur le long terme. A ce niveau d'exploitation, la réduction de 50% de la zone de pêche correspondrait à l'optimum de taille de la zone refuge en termes de niveau de captures sur le long terme.

D'une manière générale, on observe que pour des taux d'exploitation donnés supérieurs à F_{MSY} , la relation observée entre les captures sur le long terme et la taille de la zone refuge est non linéaire. Il existe en fait une taille optimale de zone refuge propre à chaque niveau d'exploitation. Pour $F=0.5$ par exemple, la taille relative optimale de la zone refuge est de 40% dans nos simulations (Figure 4.18).

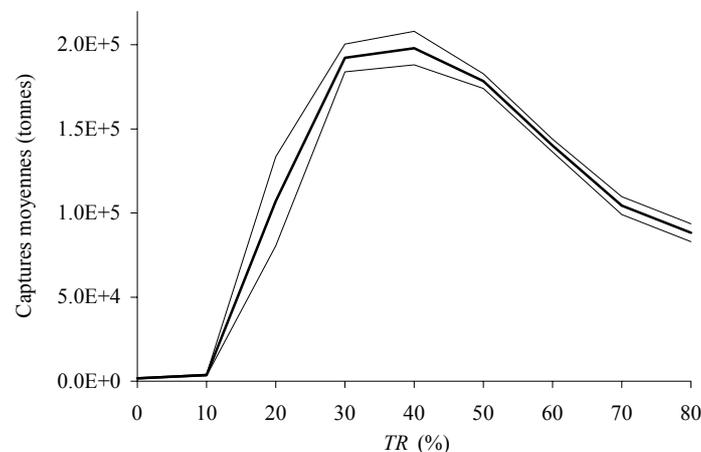


Figure 4.18: Captures moyennes, toutes espèces confondues, en fonction de la taille relative de la zone refuge pour un taux de mortalité par pêche $F=0.5$. Les courbes en traits fins représentent l'intervalle de confiance au niveau de confiance 0.95, calculé à partir de 100 simulations effectuées pour chaque taille de zone refuge.

X.3.2 - Effets de la taille des zones refuges sur la diversité spécifique

Parallèlement à l'analyse des captures totales, l'indice de diversité de Shannon H' a été calculé pour le même ensemble de simulations. Cet indice, qui correspond à une mesure cardinale de la biodiversité (Cousins 1991), permet de rendre compte à la fois de la richesse spécifique et de la

régularité des espèces, *i.e.* de la distribution des abondances relatives des espèces. C'est une mesure courante de la biodiversité des écosystèmes (Begon *et al.* 1996):

$$H' = - \sum_{s=1}^{S=21} \frac{N_s}{N} \log_2\left(\frac{N_s}{N}\right) \quad \text{avec} \quad N = \sum_{s=1}^S N_s$$

N_s représente ici la moyenne sur 100 simulations de l'effectif moyen de l'espèce s calculé sur 200 années, durée de chaque simulation implémentée.

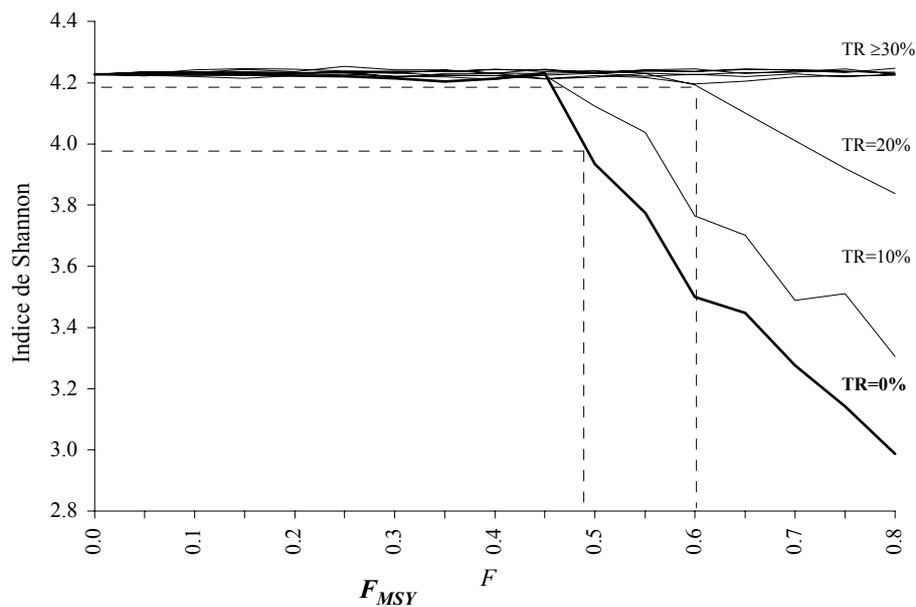


Figure 4.19: Indice de diversité de Shannon en fonction du taux de mortalité par pêche F . Différentes tailles relatives de zone refuge sont simulées (TR varie de 0% à 80%). La courbe en gras représente l'indice de diversité obtenu sans mise en place de zone refuge.

Dans le cas d'un scénario de pêche sans réserve marine, la Figure 4.19 montre que l'indice de Shannon demeure remarquablement constant sur une large gamme de mortalité par pêche, même au-delà du $F_{MSY}=0.3$. La composition spécifique commence brutalement à changer à partir d'un taux de mortalité par pêche de 0.45. Implémenter une zone refuge permet alors d'augmenter sensiblement la diversité de l'assemblage. Pour une situation initiale où la pêche engendre un taux de mortalité de 0.6 par exemple, l'indice de diversité obtenu sur le long terme en fermant 20% de la zone de pêche ($H'=4.19$) serait supérieur à celui obtenu par réduction de l'effort de pêche de 20% ($H'=3.98$). Parallèlement, dans la même configuration de l'exploitation, ces deux mesures de gestion apparaissent équivalentes en terme d'augmentation des captures sur le long terme. Le gain théorique obtenu est en l'occurrence négligeable (Figure 4.17). Pour un taux d'exploitation donné, les formes générales des

courbes de l'indice de diversité de Shannon et des captures en fonction de la taille des zones refuge différent. En effet, il n'existe pas de taille optimale de zones refuges concernant l'indice de diversité de Shannon puisque globalement, plus la taille de la zone refuge est importante, plus la diversité spécifique est importante avec un pallier obtenu pour des tailles relatives supérieures à 30% quelque soit le taux de mortalité par pêche implémenté (Figure 4.19).

X.4 - Discussion

L'originalité du présent travail réside dans l'investigation d'assemblages multispécifiques pour l'étude des zones refuges comme moyen de gestion des pêcheries. Les variables étudiées sont en effet globales (captures totales et indice de biodiversité). Elles concernent le comportement de la communauté multispécifique dans son ensemble, permettant alors d'aborder des aspects particuliers de la gestion écosystémique des pêcheries. Les scénarios de pêche simulés sont simplifiés et permettent tout d'abord de corroborer des résultats déjà obtenus au niveau monospécifique. Un résultat fréquemment obtenu dans les travaux de modélisation des zones refuges est en effet qu'à forts taux d'exploitation, les zones refuges permettent d'éviter la chute des captures sur le long terme (*e.g.* Polacheck 1990, Man *et al.* 1995, Guénette et Pitcher 1999, Hastings et Botsford 1999). Dans le cadre de pêcheries multispécifiques généralistes et pour des taux d'exploitation supérieurs à F_{MSY} , les simulations réalisées à l'aide de OSMOSE montrent que l'instauration de zones refuges pourraient permettre en outre d'augmenter les captures totales à un niveau élevé, souvent supérieur à celui obtenu par une réduction directe équivalente de l'effort de pêche. A chaque niveau d'exploitation (supérieur à F_{MSY}), correspondrait une taille optimale de zone refuge en termes de rendements de pêche sur le long terme. La relation entre le rendement de pêche et la taille de la réserve marine est en effet non linéaire (Figure 4.18) pour les fortes valeurs de taux de mortalité par pêche F . A gauche de la courbe, les rendements augmentent avec la taille des zones refuges. Ce phénomène est vraisemblablement lié à une meilleure survie des poissons à l'intérieur des zones refuges résultant en une structure en âge des populations incluant davantage d'individus matures et âgés. Les surexploitations de croissance et de recrutement peuvent ainsi être évitées tout en permettant l'augmentation des rendements de pêche par la diffusion des adultes en dehors des zones protégées ainsi que la dispersion de la production larvaire (Dugan et Davis 1993, Rowley 1994, Guénette et Pitcher 1999, Maury et Gascuel 1999). A droite de la courbe, les captures diminuent avec la taille de la réserve marine. On suppose qu'alors, le système a atteint son niveau de capacité de charge, celui-ci déterminant indirectement le niveau de recrutement maximal toutes espèces confondues (cf. chapitre VI.8).

La variation de la diversité spécifique avec la taille des réserves marines a également été simulée. Pour ce critère de gestion et dans le cas où le taux de mortalité par pêche $F > 0.45$, plus la taille de la zone protégée est importante, plus l'indice de diversité de Shannon est élevé. Pour de forts taux

d'exploitation, la mise en place d'une zone refuge peut ne pas augmenter de manière significative les captures sur le long terme mais en revanche peut se traduire en une augmentation non négligeable de l'indice de diversité de Shannon. Ce résultat suppose une réversibilité sur le long terme des phénomènes de diminution de biomasse des populations, *i.e.* la condition minimale est qu'aucune espèce disparaisse du système. En effet, l'indice de Shannon quantifie à la fois la richesse spécifique, ou nombre d'espèces, et la régularité de distribution d'abondance des espèces. Dans le cas où aucune zone refuge est implémentée, les résultats des simulations montrent que la richesse spécifique ne diminue pas pour des valeurs de $F < 0.7$. Ainsi, pour des taux de mortalité par pêche compris entre 0.45 et 0.7, ces valeurs étant naturellement théoriques, on peut considérer que la mise en place d'une zone refuge entraîne sur le long terme une augmentation de la diversité de l'assemblage multispécifique exploité.

Les simulations effectuées suggèrent donc que par l'instauration de zones refuges, il peut théoriquement y avoir un compromis entre les objectifs de maximisation de la production et de protection de la biodiversité marine. Pour ces deux critères, les résultats montrent que dans le cas d'une gestion globale de la ressource, la diminution de l'aire accessible à la pêche peut avoir un impact plus important qu'une diminution directe équivalente de l'effort de pêche. En fait, en préservant une zone interdite à la pêche, on ne préserve pas uniquement une fraction de la ressource, comme cela est déjà le cas pour les diverses mesures de diminution de l'effort de pêche (quotas, nombre d'engins de pêche, tailles de mailles...). La différence fondamentale est que par l'instauration de réserves marines, on préserve un réseau trophique, *i.e.* un ensemble d'espèces et d'interactions localisées dans le temps et l'espace. A contrario, la diminution globale de l'effort de pêche ne permet pas toujours d'éviter les phénomènes de surexploitations locales qui peuvent avoir pour conséquence la disparition de liens interspécifiques ayant leur importance dans la dynamique globale du système.

La mise en place de zones refuge demeure toutefois un problème complexe avec la nécessité de déterminer à la fois leur localisation, leur nombre et leur taille, parfois même leur durée ou leur restriction à quelques espèces ou quelques activités d'extraction de biomasse. Nous avons restreint nos simulations à l'étude de l'influence de la taille des zones refuges. Les résultats montrent que ce paramètre est réellement à prendre en compte si l'objectif de gestion est la maximisation des captures sur le long terme. En 1992, l'IUCN (IUCN, 1992) s'était donné pour objectif de fermer 20% des zones côtières mondiales à la pêche d'ici l'an 2000. Cette mesure générale, qui avait essentiellement pour motivation d'éviter l'effondrement de la ressource, peut être considérée comme une application du principe de précaution dans un contexte où 60 à 70% des stocks mondiaux semblent être en situation de pleine exploitation ou de surexploitation (Garcia *et al.* 1999). Les simulations effectuées montrent en effet que pour des stocks surexploités (dans la condition $0.45 < F < 0.7$), la mise en place de zones refuge de tailles arbitraires pourrait permettre d'augmenter la diversité des écosystèmes. L'étude d'écosystèmes au cas par cas permettrait ultérieurement la recherche de tailles optimales de zones

refuges en vue d'augmenter les rendements de pêche, en prenant notamment en considération le niveau d'exploitation initial de la ressource. De nombreuses études montrent en outre que le caractère plus ou moins diffusif ou migratoire de la ressource conditionne l'effet des zones refuges (Beverton et Holt 1957, Polacheck 1990, Attwood et Bennett 1995, Guénette et Pitcher 1999, Maury et Gascuel 1999). L'influence de cet aspect de la dynamique de la ressource n'est pas considérée dans cette étude.

Les résultats sont donc à relativiser dans un contexte de simulation où les déplacements des poissons sont liés aux actions de recherche des densités les plus fortes en proies potentielles (chapitre VI.3). Dans le modèle, les distances parcourues chaque année par les poissons sont théoriques et liées à la taille des cellules de la grille spatiale de simulation. Simuler des tailles de cellules différentes peut faire varier le champ d'action et de déplacement des poissons. Or, nous avons montré dans le chapitre VIII.2 que lorsque la taille de la grille est comprise entre 10×10 à 35×35 cellules (ce qui est le cas ici puisque la taille de la grille est de 15×15 cellules), la variation du nombre de cellules a peu d'effet sur le niveau de biomasse totale moyenne.

D'autre part, l'hypothèse de dispersion larvaire, qui reproduit le fait que les aires de rétention larvaire et les aires de distribution des adultes ne sont pas les mêmes pour beaucoup d'espèces, a vraisemblablement une influence sur l'efficacité des zones refuges puisqu'elle permet de fournir régulièrement de nouvelles recrues dans les zones pêchées (Guénette *et al.* 1998), le refuge jouant alors le rôle de source et la pêche de puits (Roberts 1998).

Dans ce cadre de simulation précis, l'utilisation du modèle OSMOSE a permis de faire émerger des résultats simples par la confrontation de deux critères de gestion de l'exploitation de communautés multispécifiques, avec pour objectif une meilleure compréhension des phénomènes consécutifs à la mise en place de zones refuge. L'étude de cas réel est envisagée dans le futur; les schémas migratoires et de diffusions spécifiques devront alors être pris en compte.

CONCLUSION

L'utilisation du modèle OSMOSE a permis d'étudier le fonctionnement théorique d'assemblages multispécifiques, notamment d'émettre des hypothèses sur les mécanismes responsables de la stabilité de la biomasse des écosystèmes marins et de leur structure en taille. En reproduisant certains traits observés des écosystèmes marins, cette étape de simulation a constitué une forme de validation qualitative du modèle et de ses hypothèses, permettant d'envisager l'utilisation de celui-ci pour l'étude de différents scénarios de pêche. En particulier, nous nous sommes intéressés à l'étude des effets de la pêche sur le spectre de taille des écosystèmes marins, et à l'identification de critères qui font de ce dernier un indicateur potentiel du niveau d'exploitation des écosystèmes. Le modèle OSMOSE a également permis d'explorer par simulations les effets potentiels de l'instauration de zones refuges sur l'exploitation et la diversité d'assemblages multispécifiques théoriques. Les résultats principaux des simulations effectuées seront repris dans la conclusion générale, et replacés dans un contexte où la nécessité croissante d'une gestion écosystémique des pêches requiert une amélioration de la compréhension du fonctionnement des écosystèmes marins. Dans un tel objectif de compréhension, l'apport de la simulation apparaît en filigrane tout au long de cette partie en permettant l'expérimentation d'un modèle théorique et la mise à l'épreuve des hypothèses sous-jacentes. Le modèle OSMOSE propose en outre des mécanismes de fonctionnement des réseaux trophiques marins, plutôt que des descriptions. Ces processus sont supposés valides dans l'étendue des configurations possibles des écosystèmes. En l'occurrence, les réseaux trophiques modélisés sont dynamiques, les interactions trophiques entre les espèces ne sont pas pré-établies mais dépendent des critères d'adéquation de taille et de co-occurrence spatio-temporelle des prédateurs et de leurs proies. La nature mécaniste du modèle autorise ainsi la simulation de scénarios très variés, au contraire de modèles plus descriptifs dont l'utilisation, *a priori*, ne doit pas être trop éloignée des conditions qui ont servi à les paramétrer.

CONCLUSION

Dans les années soixante-dix, la science halieutique commençait juste à apprécier l'importance des interactions interspécifiques dans la dynamique des populations et les incohérences potentielles qu'elles entraînent pour une pratique strictement monospécifique de la gestion des stocks (Larkin 1977). A l'heure actuelle, les modèles halieutiques d'évaluation monospécifique des stocks font pourtant toujours référence et restent utilisés de manière opérationnelle pour beaucoup de pêcheries (Hilborn et Walters 1992). Mais le contexte a sensiblement changé: les captures mondiales semblent maintenant avoir presque atteint leur limite dans un contexte de demande croissante (Garcia et Newton 1994 cités par Garcia *et al.* 1999, Botsford *et al.* 1997), 60 à 70 % des stocks mondiaux sont en situation de pleine exploitation ou de surexploitation (Garcia *et al.* 1999), et le niveau trophique moyen des captures ne cesse de baisser depuis une cinquantaine d'années (Pauly *et al.* 1998). Une telle intensité de la pression de pêche n'est pas sans modifier la structure des réseaux trophiques, avec des conséquences en termes de diversité et de productivité des écosystèmes marins (Boehlert 1996). Même les espèces qui ne sont pas directement exploitées par la pêche sont potentiellement affectées par l'extraction d'une proportion substantielle de biomasse de leurs proies, prédateurs ou compétiteurs. Il existe en effet des indications fortes que les interactions entre les espèces marines sont suffisamment importantes pour que les effets de l'exploitation se fassent ressentir sur tout l'écosystème (*e.g.* Sissenwine 1984, Bax 1991, Hall 1999). Ainsi, dans son code de conduite pour des pêcheries responsables, la FAO souligne la nécessité de mener désormais une gestion écosystémique des pêches, *i.e.* adopter des mesures qui permettent une exploitation soutenable des espèces et des écosystèmes tout en maintenant l'intégrité des processus écologiques essentiels et en préservant la biodiversité des écosystèmes (FAO 1995 cité par Garcia *et al.* 1999, FAO 1996 cité par Hall 1999).

Nous avons tenté au cours de cette thèse, d'identifier les questions qu'une telle gestion écosystémique des pêches pose à la recherche halieutique, et d'y apporter une réponse, par la voie de la modélisation et de la simulation. Il s'agissait ainsi (i) d'améliorer la compréhension du fonctionnement des réseaux trophiques marins, (ii) de développer une approche modélisatrice originale pour représenter les connaissances, pour tester des hypothèses de fonctionnement des réseaux trophiques marins, (iii) pour évaluer les effets de la pêche et proposer des indices écosystémiques, (iv) et pour évaluer les effets de certaines mesures de gestion des pêches.

Améliorer la compréhension du fonctionnement des réseaux trophiques marins

La gestion écosystémique nécessite une compréhension poussée des dynamiques de l'écosystème et de l'organisation de ses composantes (Botsford *et al.* 1997, Hall 1999). Pourtant, le rapport collectif de la Société Américaine d'Ecologie (ESA) constate que "there is much that we do not know or understand about the structure and functioning of ecosystems" (Christensen *et al.* 1996). Plus spécifiquement au domaine halieutique, la FAO et la Banque Mondiale soulignent, dans un rapport commun d'élaboration des stratégies de mise en place du code de conduite pour des pêcheries responsables, que "the new requirement for holistic management of ecosystems has revealed a lack of understanding of their functioning and of an operational paradigm" (Garcia *et al.* 1999). Dans le même esprit, Hall (1999) estime qu'il n'est pas encore possible de déterminer la part de responsabilité des pêcheries dans les changements observés à l'échelle des écosystèmes et qu'une partie de ce problème "lies in the fact that mechanistic theory to explain observed community patterns remains limited... The key to developing the required theory probably lies in the construction and careful analysis of theoretical models".

Dans un tel contexte, à l'instar de Bax (1998), nous pensons qu'une meilleure connaissance du processus de prédation "is one source of information for strategic ecosystem management". Ainsi, après avoir rappelé dans la première partie de cette thèse, les différents modèles multispécifiques et écosystémiques utilisés en halieutique, nous avons tenté, dans la deuxième partie, d'argumenter en faveur de l'hypothèse d'une prédation opportuniste fondée sur la taille corporelle des poissons et sur la co-occurrence spatio-temporelle des prédateurs et de leurs proies. Une telle hypothèse apporte un nouvel éclairage sur le processus de prédation en milieu marin, en permettant de comprendre les interactions interspécifiques moyennes, ou les préférences alimentaires spécifiques, comme émergeant en fait des conditions locales rencontrées par chaque individu au cours de son cycle de vie. Lorsque ces conditions varient, les interactions entre les espèces peuvent être amenées à varier également. Ainsi, plutôt que d'appréhender les réseaux trophiques à partir de relations interspécifiques pré-établies, comme cela est souvent le cas, nous sommes partis du principe que les réseaux trophiques marins sont fondamentalement dynamiques. Des exemples d'observations ont été fournis dans cette thèse, montrant l'importance de la variabilité spatio-temporelle des régimes alimentaires des poissons. En outre, l'hypothèse d'une prédation opportuniste, fondée sur une adéquation des tailles des proies, est cohérente avec deux autres caractéristiques des réseaux trophiques marins: le phénomène d'omnivorie au cours du cycle de vie (omnivorie ontogénique) ou pour un stade donné, et l'occurrence non négligeable du cannibalisme chez de nombreuses espèces de poissons.

Développer des approches modélisatrices pour représenter les connaissances et pour tester des hypothèses de fonctionnement des réseaux trophiques marins, ...

L'hypothèse d'une prédation opportuniste, fondée sur la taille des poissons et sur leur co-occurrence spatio-temporelle, est à la base du modèle multispécifique OSMOSE et en a déterminé le formalisme de représentation des processus. OSMOSE est en effet un modèle individus-centré dont le développement s'appuie sur les concepts de variabilité individuelle et d'interactions locales (DeAngelis et Gross 1992). Des objectifs pratiques ont en outre guidé l'élaboration du modèle et orienté le choix de la méthode. Ainsi, nous avons cherché à rendre OSMOSE complémentaire des approches multispécifiques existant en halieutique, en tentant de combiner:

- la possibilité d'étudier des assemblages multispécifiques potentiellement riches en espèces,
- la possibilité d'étudier des réseaux trophiques de structure variable dans le temps et l'espace,
- la possibilité d'étudier les dynamiques spatiales de populations structurées en âge et en taille,
- la possibilité de simuler différents scénarios de pêche d'une manière compatible avec les méthodes courantes d'évaluation des stocks,
- et enfin l'utilisation de règles simples d'interactions, nécessitant des données biologiques largement disponibles dans la littérature, pour conserver la possibilité d'appliquer le modèle à différents écosystèmes.

Au-delà des simples objectifs pratiques, le modèle est utilisé pour tester l'hypothèse de prédation fondée sur la taille corporelle, en comparant les dynamiques spécifiques et écosystémiques simulées à différentes observations faites dans les écosystèmes marins. En particulier, des simulations effectuées sur des assemblages multispécifiques théoriques permettent de retrouver certaines des propriétés émergentes des écosystèmes marins (Dickie et Kerr 1982), en l'occurrence la relative stabilité de leur biomasse (chapitre VIII) et de l'allure de leur spectre de taille (chapitre IX), contrastant avec l'observation de dynamiques variables au niveau des espèces. L'allure du spectre de taille écosystémique simulé est, en outre, cohérent avec les observations effectuées dans différents écosystèmes marins, qui suggèrent une relation linéaire décroissante de la distribution en log/log des fréquences de tailles, lorsque la gamme de taille considérée exclut les plus petites tailles de poissons. Lorsque les petites tailles sont incluses dans l'analyse, une fonction quadratique s'ajuste mieux au spectre de taille, suggérant que les faibles effectifs parfois observés dans les données de spectres de taille ne reflètent pas nécessairement un biais d'échantillonnage. Au contraire, ce phénomène pourrait être expliqué par le processus de prédation fondé sur la taille, qui implique que les plus petits poissons sont ceux qui subissent la plus forte pression de prédation.

.... pour évaluer les effets de la pêche et proposer des indices écosytémiques,

"Many efforts have been made to assess the extent to which changes in marine ecosystems have occurred in association with fishing activities but the evidence is often equivocal" (Goñi 1998). Pour répondre à ce besoin d'identification des effets de la pêche sur les écosystèmes, nous avons choisi la voie de la simulation théorique. OSMOSE peut être considéré comme un laboratoire virtuel dans lequel différentes configurations d'assemblages multispécifiques et d'exploitation peuvent être expérimentées afin d'évaluer les effets de la pêche sur l'écosystème. En effet, les hypothèses du modèle concernant le processus de prédation sont supposées valides sur une large gamme de conditions: le modèle propose un mode de fonctionnement des réseaux trophiques en termes de processus plutôt qu'une description qui dépendrait davantage d'observations figées de l'écosystème. Ainsi, les réseaux trophiques simulés à l'aide de OSMOSE sont potentiellement variables en structure en fonction de l'évolution du système (en particulier de la variabilité des abondances relatives des espèces due à la pression de pêche). Pour évaluer les mécanismes et l'intensité des modifications induites par la pêche sur la structure des communautés marines, différents descripteurs ont été proposés. Parmi ceux-ci, nous nous sommes attachés à étudier l'effet de la pêche sur trois attributs du spectre de taille: sa pente, son intercept et sa courbure (chapitre IX). Si une droite est ajustée au spectre de taille, l'effet d'une augmentation de la mortalité par pêche induit une augmentation de la pente en valeur absolue et une augmentation de l'intercept, conformément aux études empiriques et théoriques existantes. Un résultat plus prometteur concerne l'évolution du spectre de taille quadratique en relation avec les captures globales. En effet, une rupture de pente est obtenue dans l'évolution des attributs du spectre de taille, en fonction de la mortalité par pêche. Cette rupture de pente correspondrait approximativement à la valeur du F_{MSY} global, offrant ainsi un indice potentiel du niveau d'exploitation global de l'écosystème.

.... et pour évaluer les effets de certaines mesures de gestion des pêches

En 1996, Larkin suggèrait que le maintien des rendements de pêche à un niveau soutenable, et la préservation de la biodiversité des écosystèmes marins sont les deux composantes essentielles de la gestion écosystémique. Dans cette optique, le chapitre X est consacré à la simulation des effets de l'instauration de zones refuges sur ces deux objectifs de gestion des pêches. Cette mesure de gestion est en effet de plus en plus préconisée (*e.g.* Roberts et Polunin 1993, Bohnsack et Ault 1996, Roberts 1997), mais l'étude réalisée à l'aide d'OSMOSE est, à notre connaissance, la première tentative de modélisation des effets d'une telle mesure dans un cadre multispécifique. Les résultats montrent qu'à un niveau d'exploitation donné, il existe une taille optimale de zone refuge en termes de captures globales. Il est également montré que l'instauration de zones refuges permet, théoriquement, un

compromis entre les objectifs de maximisation des captures totales et de protection de la biodiversité marine.

Perspectives

L'application du modèle OSMOSE à un écosystème marin réel s'inscrit dans la suite logique du travail de thèse et devrait faire l'objet d'une étude en Afrique du sud, en collaboration avec le MCM (Marine and Coastal Management) et l'UCT (University of Cape Town). Une telle application, en permettant de confronter les résultats du modèle aux dynamiques observées dans un cas particulier réel, constituera une étape importante de validation du modèle. Au-delà des aspects théoriques généraux du fonctionnement des écosystèmes abordés dans cette thèse, cette étape apportera une compréhension plus fine des dynamiques observées au niveau des espèces et de l'écosystème. Elle nécessitera vraisemblablement des améliorations et développements du modèle, ainsi qu'une réflexion sur le choix de la discrétisation spatio-temporelle et ses conséquences sur la modélisation des processus (*cf.* conclusion de la Partie 3). Le terrain d'étude choisi est l'écosystème d'upwelling côtier de l'Afrique du sud (courant du Benguela). Cet écosystème, à l'instar des trois autres grandes régions d'upwelling mondiales (upwellings de Californie, de Humboldt et des Canaries) est caractérisé par une très forte production primaire, et par la présence de petits poissons pélagiques dont le faible nombre d'espèces contraste avec le niveau élevé de leur biomasse et l'importance de leur rôle fonctionnel dans l'écosystème (Cury *et al.* 2000). Dans l'upwelling du Benguela, les deux espèces principales de petits pélagiques sont la sardine *Sardinops sagax* et l'anchois *Engraulis capensis*. De façon marquante, les dynamiques de ces deux espèces sont très variables (Crawford 1987) et bien souvent, varient de manière opposée (Figure I.3 de l'introduction générale) comme dans le cas de redondance étudié chapitre VIII. De nombreuses études se sont attachées à expliquer la variabilité des dynamiques des petits pélagiques dans les zones d'upwelling par le succès du recrutement des poissons en relation avec l'environnement physique (*e.g.* Cury et Roy 1989, Cury *et al.* 1995, Bakun 1996). Relativement peu d'études ont en revanche été consacrées au rôle des interactions trophiques dans de tels écosystèmes (Cury *et al.* 2000).

En appliquant le modèle OSMOSE à l'écosystème côtier de l'Afrique du sud, l'objectif sera dans un premier temps de tester la capacité du modèle à reproduire certains traits observés de la dynamique des populations de poissons (*e.g.* alternance d'abondance des populations de sardine et d'anchois, niveaux d'abondance relative des différentes espèces, allure du spectre de taille) et de proposer des hypothèses de fonctionnement de cet écosystème. Du point de vue de la validation du modèle OSMOSE, l'intérêt de l'étude d'un tel écosystème est l'existence de structures fortes dans la dynamique des espèces. Du point de vue pratique, les différentes composantes (biologique, environnementale, halieutique) de l'écosystème d'upwelling de l'Afrique du sud sont très bien documentées dans la littérature. Les résultats des campagnes scientifiques annuelles d'échantillonnage sont

remarquablement synthétisés dans de nombreux articles scientifiques (publiés pour la plupart dans la revue scientifique "South African Journal of Marine Sciences").

Dans un deuxième temps, différentes configurations de l'écosystème et de la pêche seront simulés. Le premier ensemble de simulations s'attachera à explorer le rôle fonctionnel des différentes espèces dans l'écosystème, en retirant artificiellement chaque espèce de l'écosystème et en mesurant l'impact de cette action sur l'écosystème. Shannon et Cury (MS) proposent différents indicateurs de mesure de ces impacts et les ont quantifié à l'aide du modèle ECOSIM. Pour une meilleure compréhension du fonctionnement trophique de l'écosystème d'upwelling sud-africain, les résultats du modèle OSMOSE seront comparés à ceux obtenus avec les modèles ECOPATH et ECOSIM appliqués à ce même écosystème d'upwelling (Jarre-Teichmann *et al.* 1998, Shannon et Jarre-Teichmann 1999, Shannon *et al.* 2000) et qui, nous l'avons vu en première partie de cette thèse, reposent sur des hypothèses fondamentalement différentes. Le deuxième ensemble de simulations concernera l'étude de l'instauration de refuges marins comme moyen de gestion des pêches et de préservation de la biodiversité marine. Comparativement à d'autres écosystèmes, une telle mesure est une priorité de gestion forte dans l'écosystème côtier sud-africain (Attwood *et al.* 1997b). Elle a ainsi fait l'objet de nombreuses études empiriques et théoriques de son impact et des conditions de sa mise en place dans cet écosystème (*e.g.* Bennett et Attwood 1991, Emanuel *et al.* 1992, Attwood et Bennett 1995, Attwood *et al.* 1997 a-b, Hockey et Branch 1997). Dans un tel contexte, les simulations de zones refuge à l'aide du modèle OSMOSE pourraient permettre d'apporter un éclairage complémentaire des connaissances acquises dans cet écosystème, en s'intéressant aux dynamiques de populations et de pêche induites dans un cadre multispécifique. Pour la réalisation d'un tel objectif, il sera nécessaire de prendre en compte dans le modèle des comportements de déplacements des poissons plus réalistes que dans les simulations conduites dans le chapitre X, *i.e.* propres aux espèces qui seront étudiées. Les résultats d'expériences de marquage-recapture qui ont été conduites pour certaines espèces de l'écosystème seront d'une aide précieuse pour aller dans ce sens (Attwood et Bennett 1995). Les simulations permettront alors l'expérimentation théorique de différentes caractéristiques des zones refuges : leur taille (chapitre X), leur emplacement, et leur nombre. Ce dernier point fait référence au débat portant sur le choix de l'instauration d'une grande réserve unique ou de plusieurs réserves de taille plus réduite (« SLOSS debate » dans la terminologie anglo-saxonne : Single Large Or Several Small) dont les fondements sont issus de l'écologie terrestre et théorique (Simberloff 1988, Burkey 1989, Etienne et Heesterbeek 2000). Une telle question a été abordée de manière théorique dans l'écosystème côtier sud-africain par Attwood et Bennett (1995) pour trois espèces étudiées de manière indépendante et ayant des caractéristiques biologiques et migratoires différentes.

Une ébauche d'application du modèle OSMOSE à l'écosystème côtier d'Afrique du sud a été entreprise au cours de cette thèse, en collaboration avec Lynne Shannon (Marine and Coastal Management, Cape Town). Sans parvenir encore à la phase d'obtention de résultats, la phase de collecte des données dans la littérature et la prise en compte précise de l'écologie des espèces a permis une réflexion sur les modalités d'adaptation du modèle au cas particulier de l'Afrique du sud. Quelques éléments de discussion peuvent être cités. Tout d'abord, le choix des espèces à prendre en compte dans le modèle a été dirigé vers les espèces d'intérêt commercial ou fortement exploitées, ainsi que sur les espèces à forte biomasse de l'écosystème. Un ensemble de 12 espèces pélagiques et démersales a ainsi été sélectionné: *Engraulis capensis* (Anchovy), *Sardinops sagax* (Sardine), *Scomber japonicus* (Chub mackerel), *Merluccius capensis* (Shallow-water hake), *Merluccius paradoxus* (Deep-water hake), *Trachurus trachurus* (Horse mackerel), *Genypterus capensis* (Kingklip), *Lampanyctodes hectoris* (Lanternfish), *Maurollicus muelleri* (Lightfish), *Etrumeus whiteheadi* (Round herring, ou Redeye), *Argyrosomus inodorus* (Silver kob), *Thyrstites atun* (Snoek). En résumé, de tous les paramètres biologiques en entrée du modèle OSMOSE, l'information la plus difficile à obtenir et à intégrer au modèle concerne les aires de répartition des espèces par classe d'âge. La manière de coder ces aires de répartition nécessite le choix préalable de la discrétisation spatio-temporelle du modèle. En outre, le paramètre "âge de piscivorie" de chaque espèce, ne semble pas suffisant pour rendre compte des différents régimes alimentaires observés. En effet, les compositions spécifiques moyennes des contenus stomacaux des espèces étudiées sont parfois mixtes, pouvant comprendre pour les poissons d'une même classe d'âge, à la fois des poissons, du plancton ou des invertébrés (*e.g.* Shannon et Jarre-Teichmann 1999). Il apparaît alors nécessaire d'ajouter au modèle OSMOSE un autre paramètre biologique permettant de spécifier pour chaque classe d'âge de poissons, la fraction du régime alimentaire composée uniquement de poissons. Que cette fraction soit une fonction de l'environnement au sens large, ou soit une constante est une question qui sera étudiée en détail dans le cas particulier de l'écosystème d'upwelling sud-africain, puis étendue de manière plus générique à d'autres types d'écosystèmes. La modélisation de la capacité de charge du système (dynamique stationnaire pour les simulations théoriques effectuées dans cette thèse) est également une question importante dans un tel écosystème d'upwelling caractérisé par une dynamique environnementale très variable (Walker *et al.* 1984, Armstrong *et al.* 1987, Branch *et al.* 1987). Une analyse des séries temporelles de variables physiques (indice d'upwelling, température de surface, turbulence...) et d'indices de production primaire et secondaire, devrait permettre d'établir une typologie de la dynamique de la capacité de charge de l'écosystème, dans une optique d'exploration et de compréhension des dynamiques des espèces et de l'écosystème.

L'application du modèle OSMOSE à l'écosystème d'upwelling sud-africain constitue une première étape dans le processus d'évaluation du caractère opérationnel du modèle. En identifiant les

lacunes actuelles du modèle OSMOSE et en déterminant son degré de réalisme sur un écosystème particulier, l'objectif est d'améliorer la généricité du modèle pour pouvoir l'appliquer ultérieurement à d'autres écosystèmes marins.

ANNEXES

Plateforme de simulations du modèle OSMOSE

Le modèle OSMOSE est accompagné d'une interface graphique interactive qui permet (i) une définition précise du cadre de simulation (espèces en interaction, diagramme d'exploitation par la pêche, discrétisation de l'espace, traits de côte, capacité de charge du système...), (ii) un contrôle visuel du déroulement des simulations et (iii) une sauvegarde des résultats des simulations.

Cette interface de simulations s'est avérée très utile lors de la phase de mise au point du modèle. L'affichage graphique et numérique des différentes variables et indicateurs en sortie du modèle a, en effet, permis de tester pas à pas la cohérence des résultats obtenus avec les hypothèses du modèle, et de détecter les erreurs potentielles de programmation.

Lors de la phase d'exploration du modèle, l'interface graphique a permis de spécifier aisément différentes configurations des écosystèmes, et d'obtenir une compréhension intuitive des dynamiques obtenues en visualisant, pas à pas, à l'aide de différentes représentations, les résultats des simulations.

L'ensemble des programmes du modèle OSMOSE a été développé à la fois sur station de travail SUN et sur PC. Cet aller-retour entre deux environnements informatiques différents (contraint par la disponibilité des machines) a été rendu possible par l'utilisation du langage de programmation orienté-objet JAVA ("Java Development Kit" JDK 1.1.3, SunMicrosystems, <http://www.javasoft.com>), dont une des caractéristiques est la portabilité. Certains graphismes ont nécessité l'utilisation de la bibliothèque Swing 1.0 qui était, au début de cette thèse, externe à la version JDK 1.1.3 (<http://java.sun.com/products/jfc/tsc/index.html>), mais qui est désormais intégrée dans la version courante "Java 2 Standard Edition" J2SE 1.3 (<http://java.sun.com/j2se/>).

L'interface de simulation est constituée d'une fenêtre principale "OSMOSE" disposant de plusieurs menus déroulants. L'activation de la commande "Initialization" permet l'initialisation des paramètres biologiques, des paramètres d'exploitation par la pêche, et des effectifs des espèces constituant la communauté multispécifique étudiée (Figure A.1). L'initialisation des paramètres biologiques peut s'effectuer par tirage aléatoire (*cf.* chapitre VII.1), par la saisie manuelle des paramètres espèce par espèce, ou par la lecture de fichiers de données. Les effectifs sont initialisés à partir d'un spectre de taille écosystémique dont la pente et l'intercept sont saisis (chapitre VII.2), ou à partir d'un fichier contenant les effectifs par espèce.

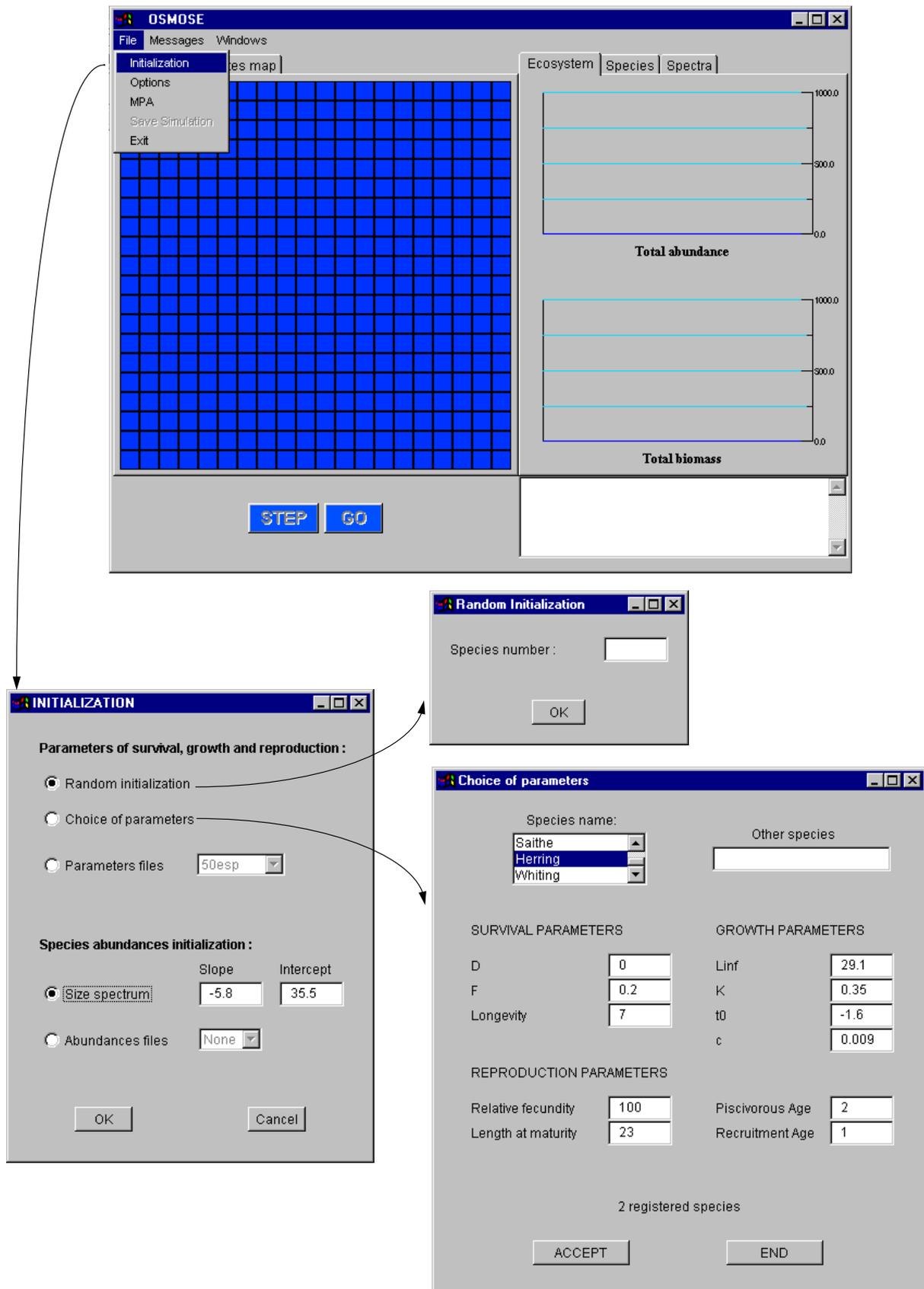


Figure A.1: Fenêtre principale de l'interface de simulations du modèle OSMOSE (en haut de la figure) et fenêtres d'initialisation des communautés multispécifiques marines.

Toujours dans la phase d'initialisation, certaines options de simulation peuvent être spécifiées (Figure A.2), telles que la taille de la grille de simulation, le temps de simulation, l'ordre dans lequel les bancs proies vont être sélectionnés par un banc prédateur situé dans la même cellule (aléatoire, par biomasse décroissante, par taille corporelle décroissante), le type de déplacement local des bancs de poissons (aléatoire, recherche de nourriture), les aires de répartition spatiale des espèces, les traits de côte éventuels et la dynamique de la capacité de charge du système (stationnaire, périodique, stochastique, occurrence d'anomalie).

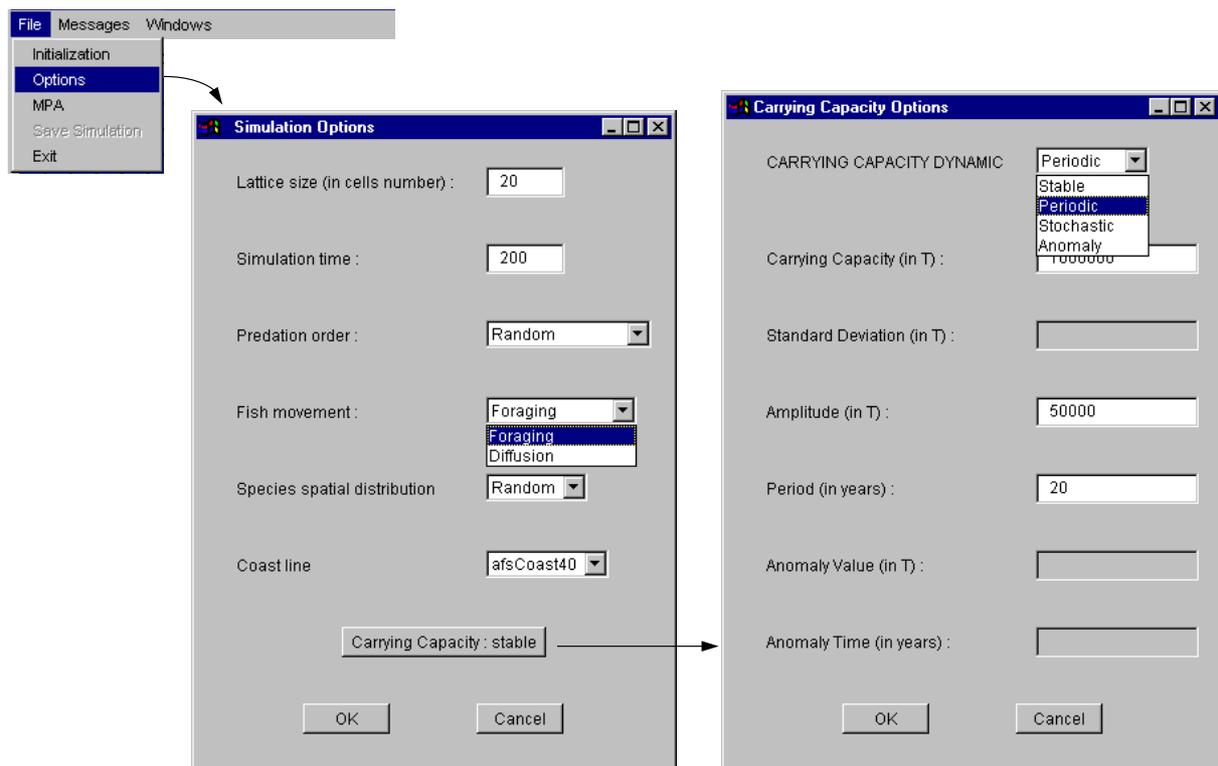


Figure A.2: Menu "Options" de simulations de la fenêtre principale "OSMOSE" et fenêtres correspondantes.

Des scénarios de gestion de la pêche par instauration de zones refuges peuvent également être testés. La fenêtre correspondante (Figure A.3) permet de délimiter les zones refuges manuellement en cliquant sur les cellules qui les constituent (figurées en rouge), ou en chargeant un fichier contenant les coordonnées spatiales de ces zones. La date de début et de fin de mise en place des zones refuge est également à préciser.

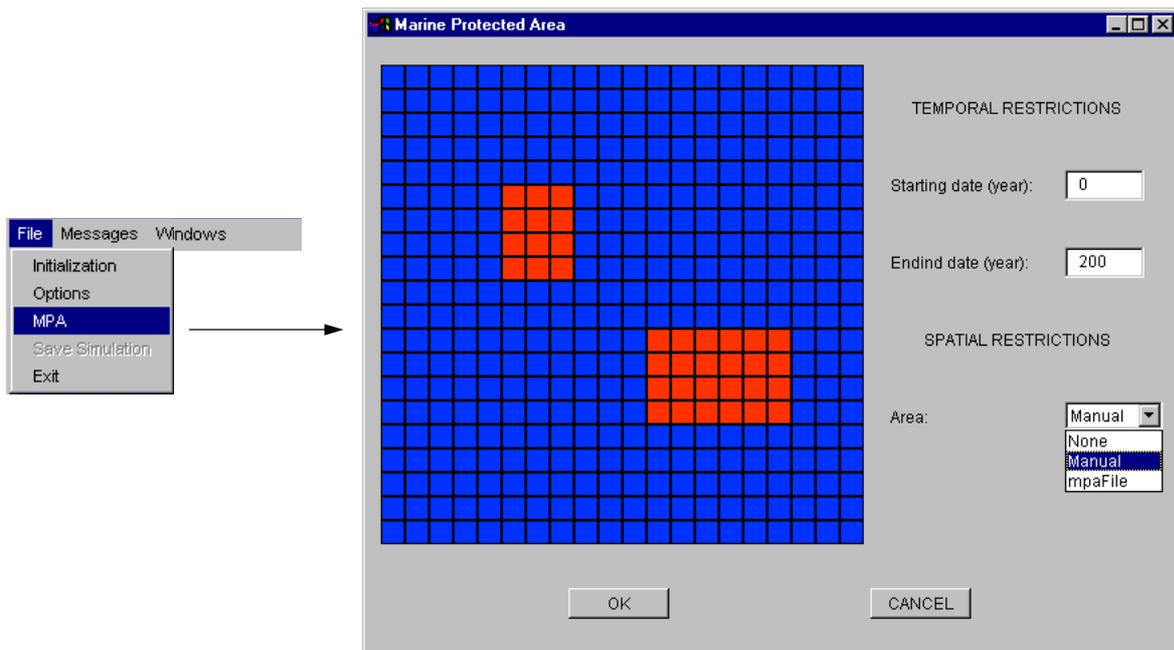


Figure A.3: Fenêtre d'implémentation de zones refuges.

Une fois le système initialisé, le lancement de la simulation est effectuée, soit pas à pas (bouton "STEP" de la fenêtre principale, Figure A.4), soit en continu (bouton "GO"), la simulation pouvant dans ce cas être interrompue à tout moment (selon l'état d'activation de la simulation, le bouton de droite alterne entre les libellés "GO" et "STOP"). L'affichage des résultats est réactualisé à la fin de chaque pas de temps. Différentes représentations de variables et d'indicateurs sont proposées (Figure A.4). Dans la grille de simulation (partie gauche de la fenêtre), les super-individus ou bancs de poissons sont figurés à l'aide de carrés dont la taille est proportionnelle au logarithme décimal de leur effectif. La couleur des bancs permet d'identifier l'espèce à laquelle ils appartiennent, et qu'on retrouve dans les graphiques d'abondance et de biomasse par espèce (à droite de la fenêtre). La sélection de l'onglet "Sizes map" permet d'obtenir la même grille mais dans ce cas, les couleurs correspondent à la classe de taille à laquelle la taille corporelle des poissons appartient (en haut, à gauche). La couleur noire correspond aux poissons les plus petits, la couleur blanche aux poissons les plus grands. Cette gradation des couleurs est identique à celle qui est utilisée dans la représentation du spectre de taille de la communauté (en haut, à droite). La courbe verte correspond au spectre de taille initial de la communauté. La sélection de l'onglet "Ecosystem" permet de suivre l'évolution de l'effectif et de la biomasse totales de l'écosystème au cours du temps (en haut, au milieu).

D'autres informations peuvent également être affichées (Figure A.5): les paramètres écologiques en entrée du modèle, les options de simulations, et la structure en âge des effectif et biomasse des espèces. La bande de couleur en face de chaque espèce correspond au code de couleurs utilisé dans les autres représentations graphiques de la simulation.

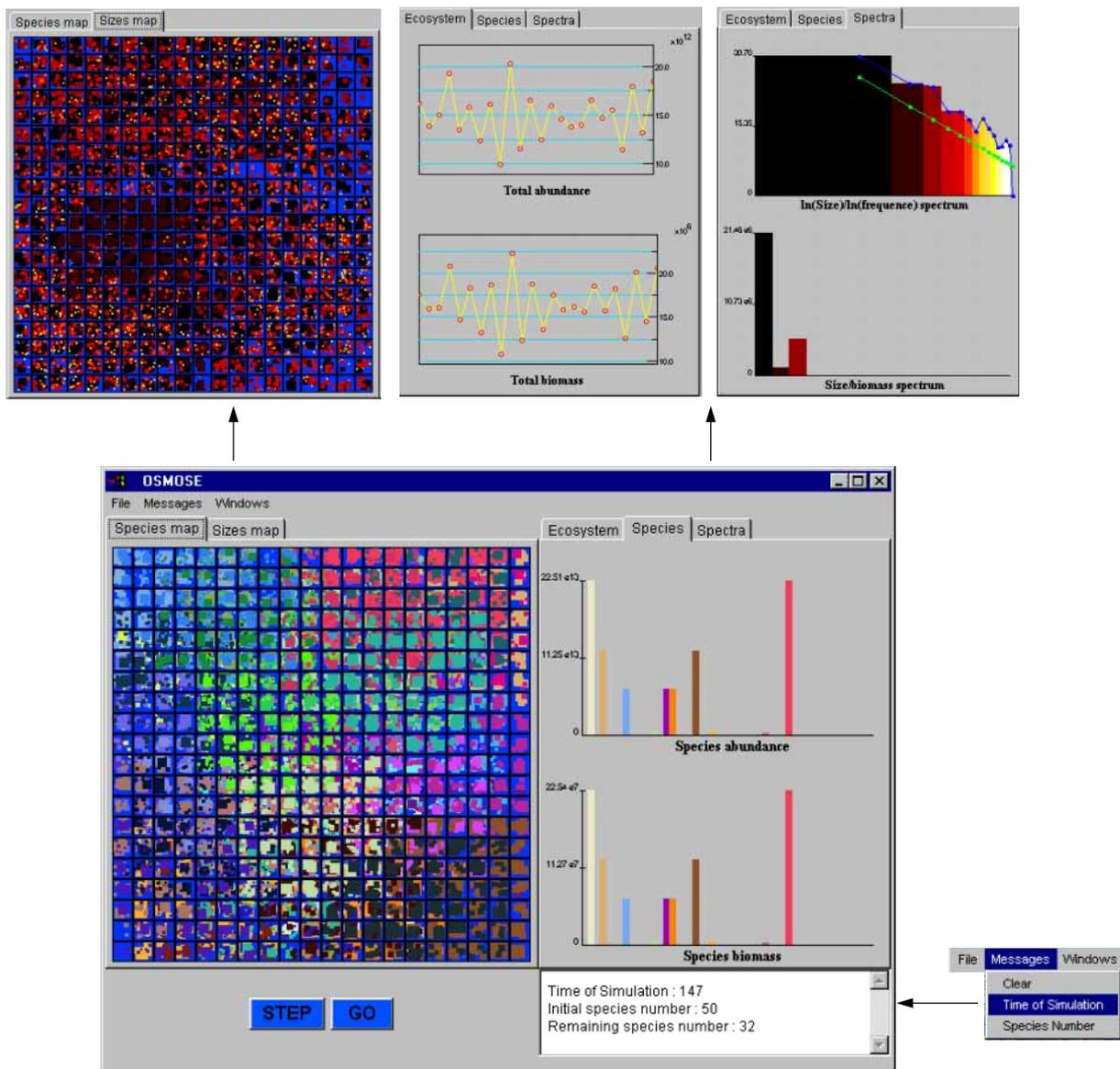


Figure A.4: Visualisation des résultats de simulation dans la fenêtre principale. Les figures sont réactualisées à chaque pas de temps de simulation. Affichage possible du temps de simulation écoulé et du nombre d'espèces, en bas à droite de la fenêtre.

A la fin de la simulation, les données de simulation et séries temporelles de différentes variables peuvent être enregistrées dans des fichiers (Figure A.6). Le format d'écriture (de type *.csv, le séparateur est ";") permet la lecture de ces fichiers de sortie dans les logiciels standard de traitement et de représentation des données (e.g. MS Excel, Splus).

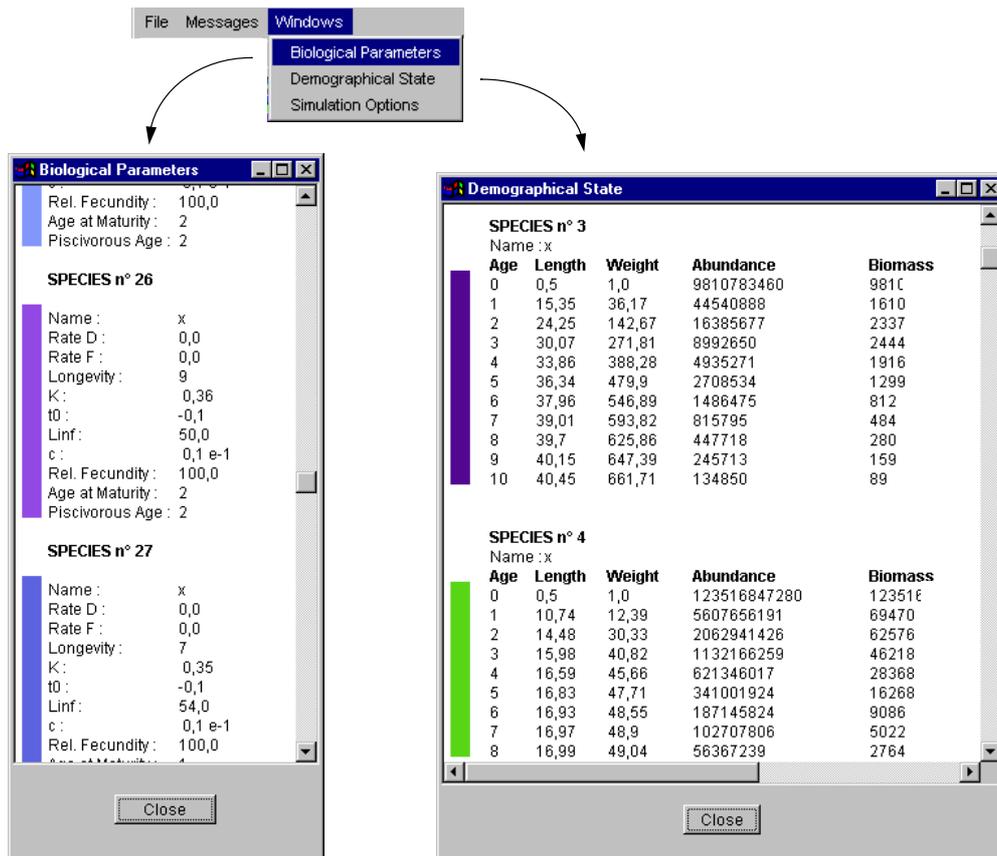


Figure A.5: Affichage d'autres fenêtres de données (fenêtre de gauche) et de résultats (fenêtre de droite) de simulations.

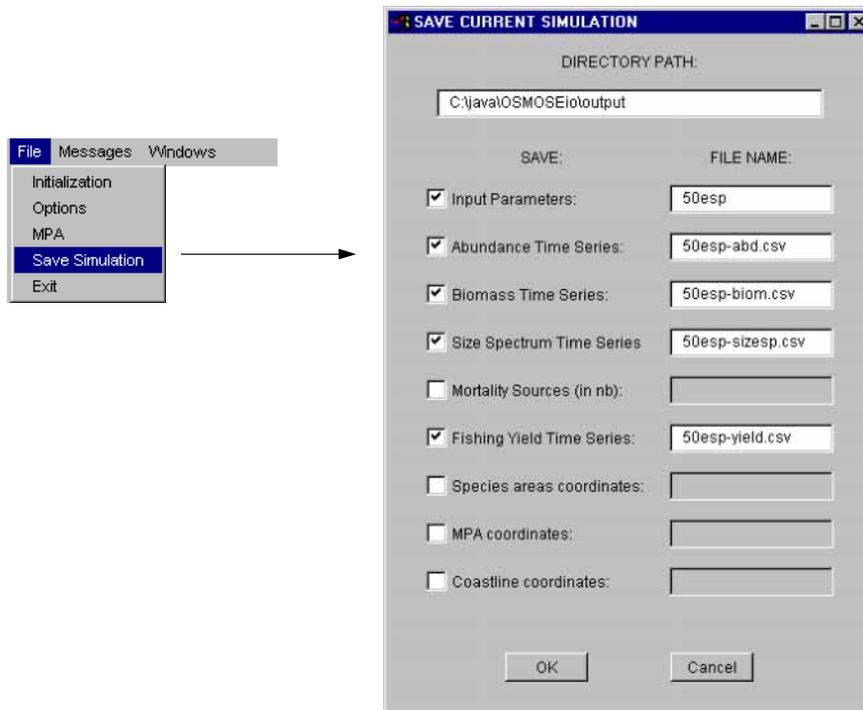


Figure A.6: Fenêtre de sauvegarde des résultats de simulations.

ANNEXE 2

Liste des paramètres biologiques issus de la base de données "Fishbase 1999" (<http://www.fishbase.org> ; Froese et Pauly 1998) et utilisés pour la procédure d'initialisation des simulations de OSMOSE (Chapitre VII). Les données concernent les espèces de poissons marins, amphihalins ou d'eaux saumâtres. Pour certaines espèces, les données de ce tableau sont des moyennes que nous avons calculées à partir (i) de différentes observations d'un même stock et/ou (ii) d'observations de différents stocks d'une même espèce. Les valeurs positives ou nulles de t_0 ont été retirées des données.

* fécondité relative calculée à partir des données de fécondité absolue et de poids moyen des adultes reproducteurs.

** fécondité relative moyennée avec les données publiées par Kartas et Quignard (1984).

GENRE	ESPECE	Paramètres de croissance du modèle de von Bertalanffy			facteur de condition c (g.cm ⁻³)	Longueur à maturité L_M (cm)	Fécondité relative ϕ (nb oeufs.g ⁻¹)
		L_∞ (cm)	K (an ⁻¹)	t_0 (an)			
Acanthopagrus	berda	37.35	0.33	-0.34	0.0188		
Acanthopagrus	bifasciatus	41.50	0.18	-1.59	0.0283		
Acanthopagrus	latus	43.75	0.21		0.0415	24.06	
Acanthurus	bahianus	27.32	0.38		0.0221		
Acanthurus	chirurgus	34.10	0.38		0.0215		
Acanthurus	coeruleus	35.36	0.31		0.0372		
Acanthurus	nigrofuscus	16.26	0.77	-2.98	0.0571	12.32	
Acanthurus	triostegus	25.86	0.35		0.0342		
Achirus	mazatlanus	20.90	1.09		0.0134		
Acipenser	gueldenstaedtii	253.00	0.05	-3.50		106.26	
Acipenser	nudiventris	220.00	0.07	-4.35	0.0025	114.40	
Acipenser	stellatus	201.00	0.06				
Acipenser	sturio				0.0155	17.5**	
Acipenser	transmontanus	325.00	0.05		0.0122	120.25	
Agonus	cataphractus	15.00	0.47	-0.15	0.0196		
Albula	vulpes	102.50	0.26		0.0264		
Alectis	indicus	120.69	0.17		0.0764		
Alepes	djedaba	20.00	1.20		0.0331		
Alepes	melanoptera	28.74	0.85		0.1000		
Alepocephalus	rostratus	21.70	0.86	-0.87	0.0059		
Alopias	vulpinus	651.00	0.10	-2.36	0.0188		
Alosa	alosa	70.30	0.35		0.0043		
Alosa	fallax	51.34	0.37	-0.30	0.0144		
Alosa	pontica	45.19	0.27	-0.22	0.0629	289.6*	
Alosa	pseudoharengus	19.90	0.47		0.0101		
Alphestes	afer					660	
Ambassis	gymnocephalus	19.50	1.20				
Ambassis	kopsii	10.20	0.73				
Amblygaster	sirm	25.06	1.28	-0.08	0.0032	18.55	
Ammodytes	dubius	25.60	0.35	-0.23	0.0020		
Ammodytes	marinus	18.78	0.55		0.0019		
Ammodytes	tobianus	19.98	0.64		0.0024		
Amphiprion	chrysopterus	11.30	0.81		0.0252		

GENRE	ESPECE	Paramètres de croissance du modèle de von Bertalanffy			facteur de condition	Longueur à maturité	Fécondité relative
		L_{∞} (cm)	K (an ⁻¹)	t_0 (an)			
Amphiprion	melanopus	9.10	0.53		0.0356		
Amphiprion	perideraion	9.70	0.48				
Amphiprion	tricinctus	16.50	0.36		0.0470		
Amphistichus	argenteus	47.50	0.17		0.0250		
Anarhichas	denticulatus	156.00	0.09	-2.94	0.0780		
Anarhichas	lupus	143.00	0.07	-2.69	0.0051		
Anarhichas	minor	153.00	0.10		0.0017		
Anchoa	mundeola	16.00	0.21		0.0066		
Anchoa	nasus	8.55	1.80			5.99	
Anguilla	anguilla	80.60	0.23	-0.53	0.0011		
Anguilla	japonica	112.00	0.07	-1.12	0.0005		
Anodontostoma	chacunda	19.45	1.08		0.0181		
Anoplopoma	fimbria	85.50	0.22	-1.56			
Apeltes	quadracus	5.90	1.17				
Aphanopus	carbo	142.00	0.18		0.0004		
Aphareus	rutilans	147.00	0.16	-0.36	0.0267		
Aphia	minuta	5.37	2.23	0.00	0.0007		
Apogon	cyanosoma	9.20	2.93		0.0123		
Apogon	imberbis	15.00	0.90				
Aprion	virescens	100.13	0.27		0.0187		
Apsilus	dentatus	62.70	0.47		0.0150		
Archosargus	probatocephalus	50.30	0.38	-0.96	0.0357		
Archosargus	rhomboidalis	22.00	1.27		0.0208	8.00	485
Argentina	silus	45.86	0.16	-1.88	0.0039		
Argentina	sphyraena	22.30	0.28		0.0053		
Argyrops	filamentosus	45.60	0.23	-0.29	0.0271		
Argyrops	spinifer	96.40	0.08	-1.43	0.1110		
Argyrosomus	hololepidotus	172.00	0.03		0.0288		
Argyrosomus	regius	140.00	0.14		0.0131		
Ariomma	indica	25.57	1.11		0.0220		
Arius	dussumieri	103.00	0.17	-0.50			
Arius	heudelotii	68.50	0.15				
Arius	maculatus	45.00	0.73				
Arius	tenuispinis	82.00	0.21	-0.18	0.0184		
Arius	thalassinus	75.88	0.29	-1.45	0.0093	25.80	
Arnoglossus	laterna	15.80	0.57		0.0045	6.79	
Arripis	trutta	58.85	0.43	-0.12	0.0034		
Arripis	truttaceus	69.46	0.38	-0.16			
Atherina	presbyter	15.44	0.70	-0.11	0.0050		
Atractoscion	aequidens	118.64	0.27		0.0084	94.92	
Atractoscion	nobilis	146.00	0.13	-0.28	0.0123		
Atrobucca	nibe	47.48	0.26	-1.03	0.0030		
Atule	mate	29.88	0.81		0.0205		773
Austroglossus	microlepis	57.10	0.07				
Austroglossus	pectoralis	43.65	0.36		0.0022		
Balistes	carolinensis	54.06	0.40		0.0165	19.46	
Balistes	vetula	59.81	0.31	-0.60	0.0399		

GENRE	ESPECE	Paramètres de croissance du modèle de von Bertalanffy			facteur de condition	Longueur à maturité	Fécondité relative
		L_{∞} (cm)	K (an ⁻¹)	t_0 (an)			
Bathypterois	mediterraneus	18.00	0.40				
Belone	belone				0.0020		
Benthoosema	fibulatum	7.70	5.62				
Benthoosema	glaciale	8.23	0.33	-0.23			
Benthoosema	pterotum	6.80	1.81				
Beryx	splendens	54.86	0.19	-2.20	0.0189		
Bolbometopon	muricatum	106.00	0.10				
Boops	boops	32.04	0.27	-1.30	0.0098	13.78	
Boreogadus	saida	22.80	0.57		0.0054		
Brachydeuterus	auritus	23.97	0.34				
Branchiostegus	argentatus	39.40	0.31	-0.58			
Branchiostegus	auratus	43.35	0.29	-0.60			
Branchiostegus	japonicus	42.67	0.30	-0.21	0.0278		
Brevoortia	patronus	28.51	0.40		0.0063		
Brevoortia	tyrannus	35.47	0.43		0.0130		
Brosme	brosme	83.63	0.13		0.0132	46.83	
Brotula	barbata	80.00	0.19		0.0073		
Calamus	leucosteus	36.80	0.23				
Calamus	nodosus	51.20	0.17	-0.88	0.0077		
Callionymus	lyra	21.83	0.48		0.0185	12.23	
Callorhinchus	milii	161.49	0.15		0.0091		
Calotomus	spinidens	14.70	1.00		0.0140		
Carangoides	armatus	24.39	0.87		0.1000		
Carangoides	ferdau	93.13	0.21		0.0857		
Carangoides	malabaricus	28.41	0.82		0.0154		
Caranx	bartholomaei				0.0241		1100*
Caranx	bucculentus	71.05	0.31		0.0140		
Caranx	crysos	41.20	0.35		0.0114		790
Caranx	ignobilis	180.98	0.10		0.0267		
Caranx	lugubris	170.17	0.10	-0.47	0.0185		
Caranx	melampygus	97.99	0.23	-0.04	0.0239		362*
Caranx	rhonchus	46.95	0.23	-0.66	0.0185		
Caranx	ruber	65.03	0.19	-1.73	0.0233	29.91	
Caranx	sexfasciatus	91.85	0.24		0.0283		
Carcharhinus	amblyrhynchus	181.08	0.87		0.0197		
Carcharhinus	brachyurus	385.00	0.04	-3.48	0.0104		
Carcharhinus	brevipinna	253.43	0.21	-1.94	0.0075		
Carcharhinus	falciformis	343.75	0.10	-3.03	0.0084		
Carcharhinus	galapagensis	306.67	0.54				
Carcharhinus	leucas	357.00	0.04	-4.93	0.0071		
Carcharhinus	limbatus	193.09	0.25	-1.08	0.0092		
Carcharhinus	obscurus	443.00	0.04	-6.44	0.0072		
Carcharhinus	plumbeus	244.06	0.06	-5.05	0.0292		
Carcharhinus	porosus	135.50	0.08	-3.25			
Carcharhinus	sorraha	111.20	0.75	-1.25	0.0285		
Carcharhinus	tilstoni	179.50	0.16	-2.70			
Carcharias	taurus	250.00	0.23	-2.24	0.0106		

GENRE	ESPECE	Paramètres de croissance du modèle de von Bertalanffy			facteur de condition c (g.cm ⁻³)	Longueur à maturité L_M (cm)	Fécondité relative ϕ (nb oeufs.g ⁻¹)
		L_∞ (cm)	K (an ⁻¹)	t_0 (an)			
Carcharodon	carcharias	725.00	0.06	-3.95	0.0097		
Cataetyx	alleni	9.95	0.94	-0.38			
Caulolatilus	microps	81.40	0.14	-1.03	0.0065		
Centrolabrus	exoletus	12.97	0.71	-0.78	0.0049		
Centropomus	undecimalis	103.81	0.40		0.0116		
Centropristis	striata	34.87	0.37		0.0221		
Cephalopholis	cruentata	36.67	0.27	-0.94	0.0106		639*
Cephalopholis	fulva	32.50	0.39		0.0321		689
Cephalopholis	hemistiktos	34.10	0.11	-2.42	0.0233		
Cepola	rubescens	55.05	0.30	-0.05	0.1660		
Cetengraulis	edentulus	16.53	0.17		0.0037		
Cetengraulis	mysticetus	18.63	1.99			15.61	
Cetorhinus	maximus	1000.0	0.06		0.0049	500.00	
Chaenocephalus	aceratus	67.25	0.21		0.0005	47.41	
Chaetodon	miliaris	15.37	1.13	-0.08		10.91	
Champscephalus	gunnari	58.02	0.25	-0.67	0.0012	19.73	
Chanos	chanos	43.33	1.35		0.0165		
Cheilinus	undulatus	138.00	0.10		0.0123		
Cheilopogon	atrisignis	29.90	0.88				
Cheilopogon	cyanopterus	29.90	0.86				
Cheilopogon	nigricans	21.60	1.73				
Cheilotrema	saturnum	47.00	0.18	-2.64		27.26	
Cheimerius	nufar	83.21	0.12	-1.47	0.0434	24.96	
Chelidonichthys	capensis	71.52	0.14	-0.34			
Chelidonichthys	cuculus	32.70	0.40		0.0042		
Chelidonichthys	gurnardus	39.47	0.60		0.0049	19.73	
Chelidonichthys	kumu	45.41	0.52	-0.02	0.0106	19.07	
Chelidonichthys	lastoviza	38.20	0.49	-0.64	0.0116		
Chelidonichthys	lucerna	58.28	0.63	-0.61	0.0064		
Chelidonichthys	queketti	31.25	0.48	-0.41	0.0400		
Chelon	labrosus	51.34	0.22	-0.61	0.0226		
Chirocentrus	nudus	87.20	0.24				
Chloroscombrus	chrysurus	33.60	0.56		0.0199		
Chromis	ternatensis	8.00	4.00		0.0554		
Citharichthys	sordidus	30.00	0.30				
Citharus	linguatula	24.40	0.28	-0.44	0.0101		
Clinocottus	analisis	11.65	0.35				
Clupea	harengus	29.11	0.35	-1.58	0.0088	23.63	
Clupea	pallasii	30.22	0.42		0.0109	23.87	
Clupeonella	cultriventris	12.67	0.54				
Coilia	dussumieri	28.50	0.07				
Coilia	reynaldi	18.50	0.70				
Cololabis	saira	35.27	0.44	-1.16			
Conger	conger	161.90	0.17	-1.60	0.0011		
Contusus	richei	17.77	0.31				
Coregonus	albula	24.90	0.48	-0.75	0.0021		
Coregonus	autumnalis autumnalis				0.0021		50*

GENRE	ESPECE	Paramètres de croissance du modèle de von Bertalanffy			facteur de condition	Longueur à maturité	Fécondité relative
		L_{∞} (cm)	K (an ⁻¹)	t_0 (an)			
Coregonus	clupeaformis	56.81	0.17		0.0072	32.95	
Coregonus	lavaretus	43.02	0.37	-0.48	0.0082		
Coregonus	macrophthalmus	40.12	0.40	-0.45	0.0131		
Coregonus	nasus	160.00	0.04	-2.16	0.0160		
Coregonus	oxyrinchus	35.80	0.38				
Coregonus	sardinella	38.00	0.40		0.0090		
Coryphaena	equiselis	72.24	2.17				
Coryphaena	hippurus	176.67	0.94	-0.09	0.0223		
Coryphaenoides	guentheri	23.70	0.21	-1.85			
Coryphaenoides	mediterraneus	23.70	0.20	-1.84			
Coryphaenoides	rupestris	93.32	0.10		0.0732		
Ctenochaetus	striatus	24.10	0.87		0.0244		
Ctenolabrus	rupestris	17.17	0.34		0.0123		
Cyclopsetta	chittendeni	33.00	0.78				
Cyclopterus	lumpus	55.00	0.12	-0.12	0.0587		
Cymatoceps	nasutus	122.50	0.05		0.0226		
Cynoglossus	arel	50.07	0.28		0.0045		610
Cynoglossus	canariensis	50.82	0.39	-1.05	0.0028		
Cynoglossus	lida	33.75	0.23	-1.71	0.0027		976
Cynoglossus	puncticeps	24.50	0.65		0.0040		
Cynoglossus	semifasciatus	17.40	1.86				
Cynoglossus	senegalensis	82.10	0.10				
Cynoscion	acoupa	106.00	0.27				
Cynoscion	analis	54.65	0.18			18.03	
Cynoscion	jamaicensis	31.20	0.34		0.0130		
Cynoscion	leiarchus	45.40	0.35	-0.57			
Cynoscion	nebulosus	68.24	0.22	-0.38	0.0131		
Cynoscion	nothus	44.20	0.22		0.0396		
Cynoscion	regalis	68.43	0.24	-0.10	0.0091		
Cynoscion	stolzmanni	96.70	0.32	-0.95			
Cynoscion	xanthulum	44.80	1.31		0.0043		
Cypselurus	opisthopus	28.00	2.05				
Dactyloptena	orientalis	23.00	1.50		0.0247		
Dasyatis	akajei	127.50	0.10				
Dasyatis	centroura				0.0753		5
Dasyatis	sabina	126.50	0.28	-0.81	0.0075		
Decapterus	kurroides	30.83	0.72		0.0100		
Decapterus	macarellus	23.15	1.40		0.0089		
Decapterus	macrosoma	27.20	0.97		0.0072		
Decapterus	maruadsi	26.42	1.01		0.0119		
Decapterus	punctatus	25.30	2.35		0.0084	17.20	
Decapterus	russelli	28.11	0.82	-0.04	0.0101		331
Dendrophysa	russelii	18.00	0.98		0.0162		
Dentex	angolensis	49.91	0.17	-0.28	0.0258		
Dentex	canariensis	70.00	0.17		0.0174		
Dentex	congoensis	32.15	0.25	-0.81	0.0321		
Dentex	dentex	85.00	0.10	-2.86	0.0160		

GENRE	ESPECE	Paramètres de croissance du modèle de von Bertalanffy			facteur de condition	Longueur à maturité	Fécondité relative
		L_{∞} (cm)	K (an ⁻¹)	t_0 (an)			
Dentex	gibbosus	100.07	0.15	-0.31	0.0161		
Dentex	macrophthalmus	45.07	0.20	-1.10	0.0194	15.32	
Dentex	maroccanus	37.80	0.20	-0.56	0.0184		
Dentex	tumifrons	49.40	0.24	-0.54			
Diagramma	pictum	67.66	0.26	-0.06	0.0088		1294*
Diaphus	dumerilii	6.90	3.81				
Diapterus	rhombeus	22.00	2.20		0.0137		
Dicentrarchus	labrax	78.48	0.15	-0.63	0.0096		
Dicentrarchus	punctatus	71.50	0.11	-1.31	0.0038		
Dichistius	capensis	60.35	0.16		0.0090		
Dicologlossa	cuneata	24.25	0.42		0.0074		
Diplectrum	formosum	29.35	0.89		0.0080		
Diplodus	annularis	20.40	0.54	-0.03	0.0150		
Diplodus	sargus sargus	44.20	0.18	-0.76	0.0078		
Diplodus	vulgaris	37.65	0.35	-0.66	0.0199		
Doederleinia	berycooides	30.80	0.35				
Dorosoma	cepedianum	43.60	0.18		0.0163		
Drepane	africana	45.07	0.21				
Drepane	punctata	43.97	0.36		0.0206		
Dussumieria	acuta	25.06	1.02		0.0125		
Dussumieria	elopsoides	26.47	0.55		0.0100		
Elagatis	bipinnulata	126.62	0.60		0.0185		
Elops	saurus	55.11	0.26	-0.54	0.0071		
Enchelyopus	cimbrius	39.50	0.22		0.0035	27.25	
Encrasicholina	devisi	8.58	2.44	-0.07	0.0020	4.72	1008*
Encrasicholina	heteroloba	10.43	2.15	-0.03	0.0039	6.31	536*
Encrasicholina	punctifer	10.98	1.42				
Encrasicholina	purpurea	11.40	1.74	-0.04			
Enedrias	nebulosus	33.80	0.72		0.0090		
Engraulis	anchoita	20.92	0.33	-1.70	0.0023		
Engraulis	australis	12.10	0.39				
Engraulis	encrasicolus	17.67	0.83	-0.84	0.0063		
Engraulis	japonicus	17.27	1.47	-0.12	0.0037		
Engraulis	mordax	19.35	0.42	-3.03	0.0117		
Engraulis	ringens	19.87	0.98	-0.02	0.0082	13.71	
Eopsetta	grigorjewi	39.13	0.25		0.0062		
Eopsetta	jordani	52.17	0.16	-4.42	0.0042		
Epinephelus	adscensionis	49.90	0.11		0.0153		
Epinephelus	aeneus	116.25	0.20	-0.08	0.0035		450*
Epinephelus	areolatus	36.70	0.31	-1.02	0.0132		
Epinephelus	chlorostigma	64.80	0.18		0.1067		
Epinephelus	coioides	93.00	0.17		0.0119		
Epinephelus	costae	79.35	0.14	-0.73	0.0024		
Epinephelus	cyanopodus	66.20	0.28		0.0124		
Epinephelus	diacanthus	53.60	0.41		0.0180		
Epinephelus	drummondhayi	97.00	0.13	-1.01	0.0110		
Epinephelus	fasciatus	49.45	0.16		0.0242		

GENRE	ESPECE	Paramètres de croissance du modèle de von Bertalanffy			facteur de condition c (g.cm ⁻³)	Longueur à maturité L_M (cm)	Fécondité relative ϕ (nb oeufs.g ⁻¹)
		L_∞ (cm)	K (an ⁻¹)	t_0 (an)			
Epinephelus	fuscoguttatus	94.80	0.18		0.0160		
Epinephelus	guttatus	53.53	0.18	-0.44	0.0158		523
Epinephelus	itajara	201.00	0.13	-0.49	0.0131		
Epinephelus	labriformis	36.40	0.25	-1.48	0.0343		
Epinephelus	latifasciatus	82.10	0.33	-0.20	0.0097		
Epinephelus	maculatus	47.20	0.28		0.0255		
Epinephelus	marginatus	156.00	0.06		0.0092		
Epinephelus	merra	31.00	0.34		0.0257		
Epinephelus	morio	89.09	0.13	-0.30	0.0214		200*
Epinephelus	multinotatus	72.60	0.27	-1.21	0.0167		
Epinephelus	nigritus	201.00	0.09	-0.14	0.0210		
Epinephelus	niveatus	129.00	0.08	-1.46	0.0473		
Epinephelus	ongus	52.60	0.33		0.0216		
Epinephelus	polylepis	64.80	0.19	-3.72	0.0110		
Epinephelus	rivulatus	32.90	0.49		0.0267		
Epinephelus	sexfasciatus	36.70	0.51		0.0265		
Epinephelus	striatus	95.97	0.13	-1.62	0.0120		
Epinephelus	tauvina	109.02	0.13	-0.78	0.0210	67.59	
Etelis	carbunculus	89.08	0.24		0.0364		
Etelis	coruscans	108.75	0.13	-1.19	0.0361		
Etelis	oculatus	102.50	0.45		0.0346		
Ethmalosa	fimbriata	34.81	0.50		0.0101		197*
Etrumeus	teres	25.46	0.84		0.0059		
Etrumeus	whiteheadi	30.00	0.71				
Eucinostomus	gula	20.10	0.50		0.0552	10.45	
Eugerres	brasilianus	36.10	0.37	-1.35	0.0354		
Euthynnus	affinis	86.00	0.48		0.0300		149*
Euthynnus	alletteratus	113.00	0.20		0.0165	41.81	
Eutrigla	gurnardus						
Evynnis	japonica	34.00	0.31				
Gadiculus	argenteus argenteus	17.95	0.34	-0.94	0.0023		
Gadiculus	argenteus thori	15.50	0.69	-0.37			
Gadus	macrocephalus	104.33	0.21		0.0224	61.56	
Gadus	morhua	108.81	0.19	-0.33	0.0092	70.73	504
Gaidropsarus	mediterraneus	27.00	0.60				
Galeocerdo	cuvier	414.00	0.15	-1.74	0.0063		
Galeoides	decadactylus	55.50	0.35	-0.08	0.0119		
Galeorhinus	galeus	170.38	0.13	-1.79	0.0080		
Gasterosteus	aculeatus aculeatus	6.91	2.12	-0.11	0.0104	3.73	
Gazza	minuta	20.57	1.02		0.0327		
Genypterus	blacodes	136.57	0.11		0.0013		
Genypterus	capensis	141.00	0.13		0.0013		
Gerres	cinereus	36.71	0.63		0.0143		
Gerres	filamentosus	27.23	1.72		0.0231	8.99	
Gerres	oyena	18.20	1.10		0.0059		
Ginglymostoma	cirratum	449.00	0.14		0.0195		
Glossanodon	semifasciatus	22.25	0.74				

GENRE	ESPECE	Paramètres de croissance du modèle de von Bertalanffy			facteur de condition	Longueur à maturité	Fécondité relative
		L_{∞} (cm)	K (an ⁻¹)	t_0 (an)			
Glossogobius	giuris	25.70	0.84		0.0123		
Glyptocephalus	cynoglossus	40.50	0.25	-1.07	0.0017		
Gnathanodon	speciosus	107.93	0.33		0.0431		
Gobionotothen	gibberifrons	56.30	0.44		0.0017	36.59	
Gobiosoma	robustum	4.80	1.41				
Gobius	cobitis	25.30	0.22		0.0119		
Gobius	niger	14.97	0.31		0.0134		
Gobius	paganellus	11.60	0.41		0.0111		
Gymnapistes	marmoratus	21.40	0.12	-2.30			
Gymnelus	viridis	22.00	0.13		0.0015		
Gymnocanthus	detrisus						133
Gymnocanthus	tricuspis	14.50	0.36		0.0057		87
Gymnocranius	euanus	47.14	0.23		0.0236		
Haemulon	album	76.78	0.19	-0.30	0.0147		
Haemulon	aurolineatum	32.91	0.22	-1.32	0.0133		
Haemulon	flavolineatum	32.67	0.26		0.0231		
Haemulon	plumieri	45.94	0.28	-0.69	0.0200		
Haemulon	sciurus	41.15	0.26	-0.14	0.0363		
Halichoeres	poecilopterus	27.20	0.19	-1.02	0.0075		
Halichoeres	radiatus	45.00	0.60		0.0120		
Harengula	humeralis	19.06	0.72	-0.79	0.0121		2000*
Harengula	jaguana	19.88	0.62	-0.25	0.0113		548*
Harpadon	nehereus	42.42	0.57		0.0058		
Helicolenus	dactylopterus dactylop.	32.88	0.14	-0.62	0.0100		
Herklotsichthys	quadrimaculatus	14.87	2.29	-0.06	0.0112	11.30	
Hexagrammos	agrammus	18.15	1.10				
Hilsa	kelee	21.50	1.10	-0.44	0.0020		
Hippocampus	erectus	14.00	2.50			7.00	
Hippocampus	zosteræ	2.00	12.00			2.00	
Hippoglossoides	platessoides	66.02	0.12	-1.33	0.0028	39.61	
Hippoglossoides	robustus	30.35	0.22	-0.14	0.0049		
Hippoglossus	hippoglossus	209.29	0.08		0.0195		
Hippoglossus	stenolepis	173.50	0.08		0.0031		
Hipposcarus	longiceps	43.90	0.50				
Hirundichthys	affinis	29.37	2.82	-0.01	0.0116		
Hoplostethus	atlanticus	54.34	0.06		0.0963	38.85	
Hoplostethus	mediterraneus mediter.	28.30	0.12	-2.55	0.0049		
Huso	dauricus	275.00	0.07				
Huso	huso	249.00	0.10		0.0073		
Hydrolagus	colliæ	87.50	0.21				
Hyperoglyphe	antarctica	100.84	0.31	-0.50	0.0123		
Hyperprosopon	anale	12.80	0.60				
Hypodytes	rubripinnis	9.60	0.55				
Hyporhamphus	melanochir	41.48	0.62				
Ilisha	africana	26.90	1.50		0.0102		
Isopsetta	isolepis	40.00	0.31				
Istiophorus	albicans	242.33	0.86				

GENRE	ESPECE	Paramètres de croissance du modèle de von Bertalanffy			facteur de condition	Longueur à maturité	Fécondité relative
		L_{∞} (cm)	K (an ⁻¹)	t_0 (an)			
Istiophorus	platypterus	341.00	0.44		0.0267		
Isurus	oxyrinchus	349.32	0.18	-1.92	0.0172		
Jenkinsia	lamprotaenia	5.81	3.34		0.0009		
Johnius	borneensis	35.40	0.51		0.0032		
Johnius	carutta	29.60	0.58		0.0227		
Johnius	dussumieri	23.90	0.78		0.0152		
Johnius	macrorhynchus	33.10	0.54		0.0081		
Karalepis	stewarti	17.60	0.54		0.0062		
Katsuwonus	pelamis	82.00	0.56		0.0055		
Labrus	bergylta	49.34	0.12		0.0104		
Labrus	bimaculatus	38.50	0.11		0.0048		
Labrus	merula	39.55	0.23				
Lactarius	lactarius	29.50	0.74		0.0177	18.29	
Lagocephalus	sceleratus	18.00	1.50		0.0241		
Lagodon	rhomboides	19.50	1.02	-0.53	0.0222		
Lamna	nasus	280.00	0.12		0.0805		
Lampanyctodes	hectoris	10.00	0.31				
Lampetra	ayresi						1170*
Larimichthys	polyactis	40.40	0.27	-2.82			
Larimus	fasciatus	17.80	0.98				
Lateolabrax	japonicus	97.25	0.18	-0.61	0.0557		
Lates	calcarifer	75.40	1.00		0.0196		
Latimeria	chalumnae	175.00	0.20	-1.05	0.0559		
Latridopsis	ciliaris	78.82	0.21	-0.03	0.0550		
Leiognathus	bindus	12.26	1.45		0.0364		
Leiognathus	blochii	12.73	1.20				
Leiognathus	brevirostris	13.50	1.39		0.0359		
Leiognathus	daura	9.04	2.01		0.0307		
Leiognathus	decorus	14.00	1.10		0.0174		
Leiognathus	elongatus	12.90	1.10		0.0099		
Leiognathus	equulus	24.72	1.05	-0.46	0.0235	9.89	
Leiognathus	leuciscus	14.43	1.31		0.0150		
Leiognathus	lineolatus	10.03	1.86				
Leiognathus	nuchalis	12.00	2.56				
Leiognathus	splendens	14.77	0.98		0.0349		709*
Leiostomus	xanthurus	27.33	0.68	-0.58	0.0092		
Lepidion	lepidion	35.00	0.45		0.0017		
Lepidonotothen	kempi	49.30	0.14				
Lepidonotothen	larseni	23.20	0.27				
Lepidonotothen	squamifrons	53.23	0.10		0.0187		
Lepidopsetta	bilineata	57.47	0.13				
Lepidorhombus	boscii	34.62	0.21	-1.34	0.0044	15.58	
Lepidorhombus	whiffiagonis	82.60	0.10	-0.47	0.0033	34.69	
Lepidotrigla	cavillone	18.30	0.38		0.0276		
Leptoscarus	vaigiensis	33.70	2.30		0.0173		
Lepturacanthus	savala	108.00	0.75		0.0081		
Lesueurigobius	friesii	6.50	0.70		0.0026		

GENRE	ESPECE	Paramètres de croissance du modèle de von Bertalanffy			facteur de condition c (g.cm ⁻³)	Longueur à maturité L_M (cm)	Fécondité relative ϕ (nb oeufs.g ⁻¹)
		L_∞ (cm)	K (an ⁻¹)	t_0 (an)			
Lethenteron	japonicum					777	
Lethrinus	atkinsoni	45.99	0.30		0.0188		
Lethrinus	enigmaticus	54.08	0.15	-1.14	0.0103		
Lethrinus	erythracanthus	60.47	0.20				
Lethrinus	genivittatus	19.72	0.87		0.0345		
Lethrinus	harak	40.60	0.47		0.0154		
Lethrinus	lentjan	43.65	0.45		0.0167	24.45	
Lethrinus	mahsena	59.19	0.15		0.0140		
Lethrinus	microdon	82.00	0.20		0.0157		
Lethrinus	miniatus	70.03	0.17	-3.07	0.0448		
Lethrinus	nebulosus	73.15	0.25	-0.38	0.0237		
Lethrinus	olivaceus	84.91	0.27		0.0407		
Lethrinus	ornatus	40.29	0.51				
Lethrinus	semicinctus	34.39	0.67		0.0398		
Lethrinus	xanthochilus	66.98	0.20		0.0378		
Leuresthes	tenuis	18.10	0.36				
Lile	stolifera	15.65	1.36		0.0082		
Limanda	aspera	56.57	0.11				
Limanda	ferruginea	50.00	0.34				
Limanda	limanda	27.33	0.39		0.0063	13.12	
Limnothrissa	miodon	13.29	1.75	-0.02	0.0137		
Liparis	inquilinus	6.60	2.78				
Liparis	pulchellus	20.00	0.30				
Lipophrys	pholis	17.00	0.30		0.0093	7.99	
Lithognathus	lithognathus	128.00	0.10		0.0228		
Lithognathus	mormyrus	36.65	0.24	-0.94	0.0118	15.39	
Liza	aurata	46.94	0.35	-0.46	0.0157		
Liza	grandisquamis	55.20	0.19		0.0116		
Liza	macrolepis	72.30	0.10		0.0182		
Liza	parsia	30.70	0.32			9.52	
Liza	ramada	47.67	0.30	-0.49	0.0184		
Liza	saliens	41.05	0.24	-0.76	0.0346		
Liza	subviridis	47.30	0.39		0.0150		
Liza	tade	51.50	0.17				
Lobianchia	dofleini	4.60	1.39				
Lophius	americanus	167.00	0.08		0.0310		
Lophius	budegassa	82.32	0.11	-0.92	0.0121		
Lophius	piscatorius	126.67	0.17		0.0264	73.47	
Lopholatilus	chamaeleonticeps	96.18	0.11		0.0049	100*	
Lumpenus	lumpretæformis	47.60	0.20				
Lutjanus	adetii	39.30	0.30		0.0026		
Lutjanus	analis	100.75	0.16	-0.87	0.0138	46.35	
Lutjanus	apodus	36.60	0.35		0.0158		
Lutjanus	argentimaculatus	105.00	0.19		0.0356		
Lutjanus	argentiventris	68.60	0.16		0.0173		
Lutjanus	bohar	70.70	0.25		0.0148		
Lutjanus	buccanella	58.22	0.32	-2.61	0.0240		

GENRE	ESPECE	Paramètres de croissance du modèle de von Bertalanffy			facteur de condition c (g.cm ⁻³)	Longueur à maturité L_M (cm)	Fécondité relative ϕ (nb oeufs.g ⁻¹)
		L_∞ (cm)	K (an ⁻¹)	t_0 (an)			
Lutjanus	campechanus	96.35	0.18	0.00	0.0226		744*
Lutjanus	carponotatus	58.70	0.31				
Lutjanus	cyanopterus	105.00	0.13		0.0113		
Lutjanus	erythropterus	66.87	0.35	-0.10	0.0244	54.16	
Lutjanus	fulviflammus	30.30	0.30		0.0275		
Lutjanus	gibbus	45.75	0.36		0.0210		
Lutjanus	griseus	62.07	0.18	-0.96	0.0176		
Lutjanus	jocu	90.20	0.10	-2.00	0.0257		
Lutjanus	johnii	79.50	0.21		0.0182		
Lutjanus	kasmira	35.30	0.29	-0.95	0.0116		
Lutjanus	lutjanus	25.35	0.62		0.0219		
Lutjanus	malabaricus	91.72	0.19	-0.61	0.0391	63.28	
Lutjanus	monostigma	58.40	0.22		0.0184		
Lutjanus	purpureus	94.26	0.11	-0.69	0.0141		
Lutjanus	quinquelineatus	20.50	0.37		0.0244		
Lutjanus	rivulatus	80.00	0.22		0.0252		
Lutjanus	sanguineus	89.00	0.24		0.0138		
Lutjanus	sebae	95.87	0.21	-0.69	0.0124		
Lutjanus	synagris	51.93	0.24	-0.77	0.0299	23.89	
Lutjanus	vitta	37.90	0.36	-0.40	0.0135		
Lutjanus	vivanus	73.77	0.17	-2.36	0.0211		
Lycodes	pacificus	24.50	0.31				
Lycodes	vahliei	21.40	0.26				
Macrodon	ancylodon	38.30	0.36		0.0027		
Macroramphosus	scolopax	18.00	0.41		0.0056		
Macruronus	magellanicus	96.60	0.18	-2.80	0.0038		
Macruronus	novaezelandiae	117.00	0.16	-0.64	0.0090		
Makaira	mazara	515.00	0.20				242*
Mallotus	villosus	21.65	0.42	-0.68	0.0015		
Maurolucus	muelleri	5.40	0.96				
Megalaspis	cordyla	50.89	0.36		0.0234		
Megalops	atlanticus	246.04	0.09	-0.66	0.0087		
Melanogrammus	aeglefinus	72.17	0.23	-0.94	0.0092	36.09	
Mene	maculata	22.50	1.22		0.0191		
Menidia	menidia	13.78	1.19	-0.39	0.0060	9.50	
Menticirrhus	saxatilis	41.75	0.63				
Menticirrhus	undulatus	44.40	0.38		0.0103		
Merlangius	merlangus	46.09	0.36	-0.94	0.0067		
Merluccius	angustimanus	35.35	0.34				
Merluccius	australis	106.67	0.36	-1.53	0.0021		
Merluccius	bilinearis	57.17	0.33	-0.03	0.0067		
Merluccius	capensis	120.70	0.11	-0.04	0.0065		
Merluccius	gayi gayi	75.82	0.28	-0.07	0.0346		
Merluccius	gayi peruanus	86.45	0.16	-0.32	0.0079		
Merluccius	hubbsi	72.45	0.23	-2.52			
Merluccius	merluccius	66.89	0.20	-0.98	0.0053		
Merluccius	paradoxus	117.74	0.12	-0.76	0.0064		

GENRE	ESPECE	Paramètres de croissance du modèle de von Bertalanffy			facteur de condition c (g.cm ⁻³)	Longueur à maturité L_M (cm)	Fécondité relative ϕ (nb oeufs.g ⁻¹)
		L_∞ (cm)	K (an ⁻¹)	t_0 (an)			
Merluccius	polli	64.40	0.39				
Merluccius	productus	72.50	0.21				
Merluccius	senegalensis	88.15	0.15	-0.61			
Microchirus	theophila	39.10	0.24	-0.89			
Microgobius	thalassinus	6.20	1.90				
Micromesistius	australis	54.83	0.26				
Micromesistius	poutassou	35.29	0.29	-1.53			
Micrometrus	aurora	15.60	0.36	-0.89			
Micropogonias	furnieri	64.10	0.19	-1.44		45.51	
Micropogonias	undulatus	40.90	0.57				
Microstomus	kitt	37.00	0.42			27.01	
Microstomus	pacificus	46.00	0.26				
Miiichthys	miiuy	80.60	0.32				
Molva	dypterygia	134.00	0.14				
Molva	molva	157.50	0.14				
Monochirus	hispidus	13.00	0.39				
Morone	americana	43.50	0.10	-1.25			
Morone	saxatilis	103.27	0.19	-2.96		50.60	
Mugil	cephalus	62.35	0.30	-0.28			
Mugil	curema	40.87	1.20	-0.22			
Mugil	hospes	42.70	0.36	-0.36			
Mugil	liza	88.06	0.17				
Mugil	soiuy	82.60	0.18	-1.34			
Mulloidichthys	flavolineatus	33.35	0.19				
Mulloidichthys	martinicus	32.78	0.40				
Mulloidichthys	vanicolensis	34.55	0.58				
Mullus	barbatus	24.31	0.35	-1.64			
Mullus	surmuletus	30.90	0.34	-1.45			
Mustelus	antarcticus	186.00	0.15	-2.67			
Mustelus	californicus	122.00	0.28	-1.01			
Mustelus	canis	130.00	0.06	-5.10			
Mustelus	henlei	91.85	0.26	-1.24			
Mustelus	lenticulatus	114.42	0.27				
Mustelus	manazo	123.63	0.15	-3.32			
Mycteroperca	bonaci	120.00	0.16	-0.30			
Mycteroperca	microlepis	125.75	0.14	-1.27			
Mycteroperca	olfax	93.00	0.18			66.96	
Mycteroperca	phenax	89.45	0.13	-1.97			
Mycteroperca	tigris	74.00	0.11	-1.88			
Mycteroperca	venenosa	87.75	0.13				
Myctophum	nitidulum	10.00	0.42	-0.23			
Myctophum	punctatum	9.00	0.32	-0.91			
Myoxocephalus	octodecemspinosus	30.00	0.72				
Myoxocephalus	scorpius	26.20	0.55	-0.57			
Naso	lituratus	42.29	0.35				
Naso	unicornis	66.28	0.14				
Negaprion	brevirostris	250.00	0.54				

GENRE	ESPECE	Paramètres de croissance du modèle de von Bertalanffy			facteur de condition c (g.cm ⁻³)	Longueur à maturité L_M (cm)	Fécondité relative ϕ (nb oeufs.g ⁻¹)
		L_∞ (cm)	K (an ⁻¹)	t_0 (an)			
Nemadactylus	macropterus	51.45	0.19	-2.62	0.0274	35.71	
Nematalosa	vlaminghi	38.10	0.17		0.0119		
Nemipterus	bathybius	30.45	0.43	-0.80	0.0178		
Nemipterus	bipunctatus	28.30	0.51		0.0123		
Nemipterus	furcosus	26.70	0.45		0.0158		
Nemipterus	hexodon	25.76	0.51		0.0258		
Nemipterus	japonicus	30.62	0.58	-0.70	0.0144	11.79	480
Nemipterus	marginatus	19.50	0.63		0.0194		
Nemipterus	mesoprion	21.50	0.80				
Nemipterus	nematophorus	29.96	0.62				
Nemipterus	nemurus	29.00	0.28				
Nemipterus	peronii	31.12	0.38		0.0192		
Nemipterus	randalli	21.90	0.83		0.0223		
Nemipterus	thosaporni	26.45	0.39		0.0135		
Nemipterus	virgatus	40.75	0.34	-0.42	0.0172		
Nerophis	ophidion	30.40	1.05		0.0002		
Nezumia	sclerorhynchus	26.40	0.16				
Nezumia	stelgidolepis	43.00	0.20				
Nibea	maculata	28.40	1.08				
Notolabrus	fucicola	41.30	0.15	-1.74	0.0078		
Notolychnus	valdiviae	2.80	1.41	-0.16			
Notoscopelus	elongatus	11.90	0.89		0.0135		
Notothenia	coriiceps	45.22	0.16	-1.25	0.0285		
Notothenia	cyanobrancha	39.10	0.19				
Notothenia	rossii	91.24	0.14	-0.79	0.0184		
Ocyurus	chrysurus	62.12	0.19	-0.89	0.0408	31.06	
Odontesthes	regia	25.00	0.69				
Oligocottus	maculosus	10.20	0.21	-1.35			
Oncorhynchus	keta	108.25	0.35		0.0141		
Oncorhynchus	kisutch	80.00	0.98		0.0112		
Oncorhynchus	nerka	74.72	0.48		0.0174	65.00	
Opisthonema	libertate	27.31	0.54	-0.84			
Opisthonema	oglinum	25.06	0.58	-0.58	0.0144		
Opsanus	tau	31.10	0.26		0.0079		
Osmerus	eperlanus	24.73	0.42		0.0042		
Osmerus	mordax mordax	31.80	0.31		0.0146		
Otolithes	cuvieri	39.50	0.53		0.0125		
Otolithes	ruber	47.07	0.37	-0.53	0.0152	15.06	
Otolithoides	biauritus	183.00	0.18				
Oxyporhamphus	convexus	22.50	1.20				
Oxyporhamphus	micropterus micropterus	23.00	1.00				
Pachymetopon	blochii	50.60	0.13		0.0232	23.53	
Pagellus	acarne	34.13	0.24	-0.36	0.0105		
Pagellus	bellottii bellottii	36.81	0.28	-0.72	0.0167	15.09	
Pagellus	bellottii natalensis	45.50	0.20	-1.01	0.0067		
Pagellus	bogaraveo	54.03	0.15	-1.18	0.0096		
Pagellus	erythrinus	43.77	0.19	-1.23	0.0146		

GENRE	ESPECE	Paramètres de croissance du modèle de von Bertalanffy			facteur de condition c (g.cm ⁻³)	Longueur à maturité L_M (cm)	Fécondité relative ϕ (nb oeufs.g ⁻¹)
		L_∞ (cm)	K (an ⁻¹)	t_0 (an)			
Pagrus	auratus	40.10	0.29	-0.05	0.0459	1800*	
Pagrus	caeruleostictus	47.70	0.33	-0.61	0.0303		
Pagrus	major	71.56	0.16	-0.27	0.0131		
Pagrus	pagrus	64.58	0.12		0.0228		
Pampus	argenteus	31.50	0.95		0.0280		
Paralabrax	clathratus	64.00	0.10	-0.77	0.0027		
Paralichthys	dentatus	139.50	0.81		0.0128		
Paralichthys	lethostigma	84.80	0.23		0.0163		
Paranthias	furcifer	37.60	0.25	-0.25	0.0122		
Parapercis	colias	25.00	0.66		0.0150	14.50	
Parapristipoma	trilineatum	40.40	0.33	-0.43	0.0041		
Parastromateus	niger	37.77	0.85		0.0360		
Parexocoetus	brachypterus	13.50	2.40				
Parophrys	vetula	36.15	0.30		0.0038		
Parupeneus	barberinus	32.75	0.22	-0.78	0.0161		
Patagonotothen	ramsayi	40.00	0.28				
Pellona	ditchela	23.23	0.67		0.0085		
Pellonula	leonensis	15.60	0.96		0.0202		
Pempheris	adpersus	18.20	0.55		0.0078		
Pennahia	anea	26.15	0.95		0.0234		
Pennahia	argentata	35.30	0.76				
Pentanemus	quinquarius	35.40	0.73	-0.14			
Pentaprion	longimanus	17.00	1.12		0.0193		
Peprilus	burti	19.65	2.34		0.0137		
Periophthalmus	barbarus	17.80	0.36		0.0289		
Petromyzon	marinus				0.0008	233*	
Phycis	blennoides	50.20	0.21	-0.66	0.0018		
Phycis	phycis	65.30	0.19		0.0049		
Platichthys	flesus	40.33	0.32	-0.45	0.0123	2515**	
Platichthys	stellatus	46.70	0.24				
Platycephalus	bassensis	35.60	0.24	-1.60	0.0023		
Platycephalus	caeruleopunctatus	39.10	0.18	-4.60			
Platycephalus	indicus	48.90	0.34	-0.64	0.0056		
Platycephalus	richardsoni	61.65	0.24	-1.45			
Platycephalus	speculator	51.66	0.33	-0.72			
Plectorhinchus	pictus	74.50	0.21		0.0135	53.64	
Plectropomus	leopardus	62.70	0.30	-0.77	0.0095		
Plectropomus	maculatus	67.50	0.21	-0.94			
Pleuragramma	antarcticum	38.90	0.05		0.0045		
Pleurogrammus	monopterygius	42.20	0.28				
Pleuronectes	platessus	52.52	0.15		0.0085	250**	
Pleuronectes	quadrituberculatus	57.00	0.10			30.21	
Pleuronichthys	cornutus	27.47	0.21	-2.69	0.0478		
Plotosus	lineatus	27.70	0.45		0.0081		
Pollachius	pollachius	85.60	0.19		0.0059		
Pollachius	virens	122.30	0.14	-0.78	0.0091	53.81	
Polydactylus	indicus	150.00	0.19	-0.44			

GENRE	ESPECE	Paramètres de croissance du modèle de von Bertalanffy			facteur de condition	Longueur à maturité	Fécondité relative
		L_{∞} (cm)	K (an ⁻¹)	t_0 (an)			
Polydactylus	quadrifilis	130.73	0.34				
Polysteganus	undulosus	95.70	0.23	-0.74	0.0166		
Pomacanthus	paru	47.40	0.21		0.0152		
Pomadasys	argenteus	61.85	0.38		0.0367		
Pomadasys	argyreus	13.95	0.76				
Pomadasys	commersonnii	90.60	0.13		0.0140		
Pomadasys	jubelini	45.00	0.30		0.0191		
Pomadasys	kaakan	62.50	0.41		0.0657		
Pomadasys	opercularis	75.00	0.42		0.0456	32.25	
Pomatomus	saltator	111.20	0.16	-1.16	0.0226		
Pomatoschistus	microps	11.20	0.29				
Pomatoschistus	minutus	8.15	1.15	-0.16	0.0142		
Potamalosa	richmondia	29.42	0.13	-2.77	0.0012		
Priacanthus	hamrur	36.00	0.74		0.0392		
Priacanthus	macracanthus	33.70	0.79	-0.90	0.0142		
Priacanthus	tayenus	32.33	0.82		0.0300		
Prionace	glauca	354.85	0.15	-1.02	0.0085		
Prionotus	stephanophrys	40.30	0.17	-1.25	0.0150	22.57	
Pristipomoides	auricilla	43.70	0.36	-0.88	0.0160		
Pristipomoides	filamentosus	89.75	0.27	-0.52	0.0433		
Pristipomoides	flavipinnis	59.65	0.31	-1.01	0.0229		
Pristipomoides	multidens	72.62	0.28	-0.07	0.0091		362*
Pristipomoides	sieboldii	49.90	0.35	-0.30	0.0069		
Pristipomoides	typus	63.60	0.25	-0.52	0.0108		772*
Pristipomoides	zonatus	52.30	0.66	-0.89	0.0176		
Protonibea	diacanthus	119.33	0.33	-0.31	0.0128		
Prototroctes	maraena	27.90	0.42		0.0036		
Psetta	maxima	57.55	0.30	-0.46	0.0128		
Psettodes	erumei	55.30	0.37	-0.12	0.0064		760
Pseudanthias	squamipinnis	16.80	0.60		0.0569		
Pseudobalistes	flavimarginatus	62.92	0.49				
Pseudocaranx	dentex	45.84	0.36	-0.83	0.0165	34.38	
Pseudochaenichthys	georgianus	58.50	0.28		0.0012	39.20	
Pseudocyttus	maculatus	44.00	0.13		0.0290		
Pseudophycis	bachus	63.70	0.42		0.0105		
Pseudopleuronectes	americanus	45.71	0.40		0.0213	33.37	
Pseudopleuronectes	yokohamae	33.70	0.33		0.0099		
Pseudorhombus	arsius	44.00	0.16		0.0051		
Pseudorhombus	cinnamoneus	38.40	0.31		0.0112		
Pseudorhombus	javanicus	26.50	1.20				
Pseudotolithus	elongatus	50.49	0.35	-0.67	0.0030	31.81	
Pseudotolithus	senegalensis	55.57	0.49			32.23	
Pseudotolithus	typus	78.86	0.31	-0.28	0.0037	62.30	
Pseudotriakis	microdon	295.00	0.17				
Pseudupeneus	maculatus	28.08	0.52		0.0208		
Pseudupeneus	prayensis	31.70	0.53		0.0168		
Pterocaesio	pisang	17.50	1.05		0.0074		

GENRE	ESPECE	Paramètres de croissance du modèle de von Bertalanffy			facteur de condition	Longueur à maturité	Fécondité relative
		L_{∞} (cm)	K (an ⁻¹)	t_0 (an)			
Pterogymnus	laniarius	50.81	0.54	-1.04	0.0301	28.46	
Pungitius	pungitius pungitius	4.30	1.60		0.0110	3.70	
Rachycentron	canadum	156.75	0.20		0.0079		
Raconda	russeliana	24.70	0.40				
Raja	brachyura	128.50	0.15	-1.16	0.0028		
Raja	clavata	115.12	0.15	-1.52	0.0071	84.04	
Raja	eglanteria	78.50	0.20	-1.78			
Raja	microocellata	137.00	0.07	-3.01	0.0062		
Raja	miraletus	89.90	0.18	-0.38	0.0018		
Raja	montagui	79.63	0.18	-0.88	0.0043	62.90	
Raja	rhina	101.85	0.20				
Rastrelliger	brachysoma	25.41	1.69		0.0137	19.56	
Rastrelliger	kanagurta	29.49	1.44		0.0073	17.69	
Reinhardtius	hippoglossoides	119.67	0.08		0.0032		
Rexea	solandri	115.40	0.18	-0.59	0.0023		
Rhabdamia	gracilis	6.49	2.67	-0.08			
Rhincodon	typus	1400.0	0.05			700.00	
Rhizoprionodon	acutus	119.32	0.48	-1.78	0.0115		
Rhizoprionodon	taylori	69.20	1.18	-0.43			
Rhizoprionodon	terraenovae	110.67	0.32	-2.01	0.0409		
Rhomboplites	aurorubens	63.00	0.20		0.0265		
Rhombosolea	plebeia	48.65	0.51		0.0385		
Rhynchorhamphus	georgii	23.60	1.33				
Roncador	stearnsii	47.60	0.29				
Rudarius	ercodes	6.00	1.20				
Salaria	pavo	15.00	0.50				
Salmo	salar	74.22	0.38	-0.40	0.0104		
Salmo	trutta trutta	60.51	0.28	-0.95	0.0118	45.38	
Salvelinus	alpinus	145.00	0.02		0.0157		
Sardina	pilchardus	20.31	0.42	-1.34	0.0090	14.96	
Sardinella	albella	14.40	1.41	-0.01		10.01	
Sardinella	aurita	30.39	0.58	-1.00	0.0085	15.20	
Sardinella	brasiliensis	24.05	0.60	-0.44		17.68	
Sardinella	fimbriata	20.17	1.07		0.0451	14.32	
Sardinella	gibbosa	18.64	1.46	-0.02	0.0122	9.51	
Sardinella	lemuru	21.59	0.99		0.0191		
Sardinella	longiceps	21.34	1.25		0.0105	15.15	
Sardinella	maderensis	34.44	0.49	-1.15	0.0089		
Sardinella	melanura	28.13	0.70		0.0358		
Sardinops	caeruleus	27.94	0.51	-0.98		19.61	
Sardinops	melanostictus	26.32	0.55		0.0053	21.06	
Sardinops	neopilchardus	19.60	0.53	-0.09			
Sardinops	ocellatus	31.92	0.30	-0.24	0.0203	24.89	
Sardinops	sagax	37.22	0.30				
Sardinops	sagax musica	40.15	0.20		0.0043		
Sargocentron	diadema	16.80	1.13	-0.12	0.0373		
Sargocentron	microstoma	18.60	1.00		0.0018		

GENRE	ESPECE	Paramètres de croissance du modèle de von Bertalanffy			facteur de condition	Longueur à maturité	Fécondité relative
		L_{∞} (cm)	K (an ⁻¹)	t_0 (an)			
Saurida	elongata	40.80	1.24		0.0174		
Saurida	longimanus	21.20	0.95				
Saurida	micropectoralis	42.00	0.88		0.0054		
Saurida	tumbil	62.15	0.43	-1.29	0.0045		
Saurida	undosquamis	39.63	0.91		0.0082		
Scarus	niger	33.25	0.37	-0.48	0.0136		
Scarus	schlegeli	33.10	0.22	-0.53	0.0435		
Scarus	vetula	55.05	0.60				
Scatophagus	argus	25.00	1.20		0.0252		
Sciadeops	troschelii	48.00	0.20				
Sciaena	umbra	50.30	0.21	-0.06	0.0240		
Sciaenops	ocellatus	97.30	0.38	-0.08	0.0143		
Scoliodon	laticaudus	85.98	0.98		0.0065		
Scolopsis	lineatus	20.00	1.33				
Scomber	australasicus	36.00	0.36	-0.03	0.0049		
Scomber	japonicus	42.90	0.39	-0.88	0.0086	33.46	
Scomber	scombrus	40.84	0.40	-1.34	0.0043	29.41	553.25**
Scomberoides	lysan	79.88	0.33		0.0149		
Scomberomorus	cavalla	124.67	0.17	-1.61	0.0094	54.85	344
Scomberomorus	commerson	168.40	0.36	-0.16	0.0094		
Scomberomorus	guttatus	128.00	0.18	-0.46	0.0099		
Scomberomorus	lineolatus	156.50	0.20	-0.59	0.0043		
Scomberomorus	maculatus	81.03	0.30	-1.03	0.0105	50.08	649*
Scomberomorus	niphonius	90.70	0.72				
Scomberomorus	regalis	66.50	0.22	-2.42	0.0202		371
Scombrops	boops	111.39	0.12	-0.51			
Scophthalmus	aquosus	41.00	0.24				
Scophthalmus	rhombus	40.00	0.65		0.0146		
Scorpaena	guttata	38.40	0.21				
Scorpaena	porcus	26.63	0.18	-0.97	0.0259		
Scorpaena	scrofa	45.35	0.08		0.0387		
Scorpaenichthys	marmoratus	57.70	0.34		0.0291		
Scyliorhinus	canicula	72.40	0.36		0.0034	45.61	
Sebastes	alutus	44.76	0.13		0.0100		
Sebastes	caurinus	50.00	0.12		0.0175		
Sebastes	emphaeus	16.00	0.62	-0.39			
Sebastes	goodei	48.88	0.24	-0.29			
Sebastes	inermis	29.60	0.25	-0.76			
Sebastes	jordani	29.78	0.24	-2.14			
Sebastes	marinus	49.21	0.09	-0.46	0.0134		
Sebastes	melanops	60.00	0.14		0.0211		
Sebastes	mentella	44.80	0.10	-0.22			
Sebastes	mystinus	38.70	0.17	-0.60	0.0173		
Sebastes	pachycephalus	25.00	0.37				
Sebastes	paucispinis	86.53	0.12	-1.77	0.0132		
Sebastes	polyspinis	31.40	0.18				
Sebastes	ruberrimus				0.0138		300*

GENRE	ESPECE	Paramètres de croissance du modèle de von Bertalanffy			facteur de condition	Longueur à maturité	Fécondité relative
		L_{∞} (cm)	K (an ⁻¹)	t_0 (an)			
Sebastes	viviparus	36.00	0.07		0.0115		
Sebastes	marmoratus	29.85	0.27	-0.06	0.0034		
Secutor	insidiator	10.65	1.36		0.0242		
Secutor	ruconius	10.09	1.25		0.0119		
Selar	boops	29.00	1.90				
Selar	crumenophthalmus	28.99	1.37	-0.96	0.0112		
Selaroides	leptolepis	23.05	1.00		0.0190		
Selene	dorsalis	38.60	0.60		0.0474		
Seriola	dumerili	156.13	0.24	-0.72	0.0358		
Seriola	lalandi	148.00	0.14	-1.90	0.0544		
Seriola	quinqueradiata	113.00	0.44	-0.08			
Seriolella	brama	61.60	0.24				
Serranus	scriba	30.05	0.23	-1.02	0.0213		
Serranus	subligarius	8.90	0.57				
Setipinna	taty	20.50	0.33	-1.17	0.0303		
Siganus	canaliculatus	25.68	2.32	-0.07	0.0139		
Siganus	fuscescens	25.00	0.85		0.0162		
Siganus	guttatus	32.70	1.66	-0.22			
Siganus	rivulatus	42.00	1.02		0.0185		
Siganus	spinus	24.40	2.32	-0.21	0.0550		
Siganus	sutor	39.23	1.01		0.0597		
Siganus	vermiculatus	38.00	1.14				
Sillaginopsis	panijus	153.00	0.05				
Sillago	bassensis	31.80	0.27	-0.78			
Sillago	ciliata	36.50	0.68		0.0018		
Sillago	robusta	17.05	1.00	-0.07			
Sillago	schomburgkii	32.90	0.51	-0.19			
Sillago	sihama	30.77	0.89		0.0046	15.54	
Solea	solea	37.26	0.35	-1.21	0.0067	28.87	
Sparisoma	aurofrenatum	26.00	0.20		0.0318		
Sparisoma	cretense	38.90	0.16				
Sparisoma	rubripinne	50.54	0.58		0.0176		
Sparisoma	viride	32.40	0.96		0.0327		
Sparus	auratus	60.04	0.25	-0.95	0.0114		
Sparus	hasta	81.25	0.33	-0.55	0.0209		
Sphoeroides	maculatus	26.35	0.61				
Sphoeroides	testudineus	30.00	0.51		0.0073		1146*
Sphyraena	argentea	140.00	0.14	-1.58	0.0049		
Sphyraena	barracuda	161.75	0.12		0.0142		
Sphyraena	obtusata	39.75	0.56		0.0083		
Sphyrna	lewini	308.23	0.13	-1.65	0.0098		
Sphyrna	tiburo	116.00	0.37	-0.63	0.0012		
Spicara	maena	18.70	0.23	-3.68	0.0020		
Spicara	smaris	20.11	0.78	-1.21	0.0130		
Spinachia	spinachia	17.30	1.78		0.0021		
Spratelloides	delicatulus	8.15	5.78	-0.02	0.0021		
Spratelloides	gracilis	7.66	6.08	-0.01	0.0059	4.06	

GENRE	ESPECE	Paramètres de croissance du modèle de von Bertalanffy			facteur de condition	Longueur à maturité	Fécondité relative
		L_{∞} (cm)	K (an ⁻¹)	t_0 (an)			
Spratelloides	lewisi	7.05	5.95	-0.01	0.0042		
Sprattus	fuelgensis	20.70	0.73		0.0029		
Sprattus	sprattus	15.07	0.59	-1.30	0.0022	11.76	
Squalus	acanthias	110.82	0.08	-5.51	0.0037		
Squalus	blainvillei	107.00	0.12	-1.39	0.0027		
Squatina	californica	126.00	0.16				
Stegastes	nigricans	17.60	0.84		0.0808		
Stegastes	planifrons	15.57	0.45		0.0527		
Stenobranchius	leucopsarus	14.30	0.24	-0.23	0.0077		
Stenotomus	chrysops	40.99	0.22		0.0226		
Stereolepis	gigas				0.0221		414*
Stolephorus	commersonii	11.30	0.96		0.0364		
Stolephorus	indicus	17.88	1.11		0.0059	11.26	
Stolephorus	insularis	11.42	1.84		0.0026	5.71	
Stolephorus	nelsoni	10.50	2.16				
Stolephorus	tri	16.84	1.27		0.0089		
Strangomera	bentincki	18.43	0.59		0.0081	10.87	
Symphodus	cinereus	14.90	0.32		0.0010		
Symphodus	mediterraneus	16.35	0.55		0.0140		
Symphodus	melops	23.65	0.31	-1.06	0.0083		
Symphodus	ocellatus	10.55	0.80		0.0050		
Symphodus	roissali	14.58	0.43				
Symphodus	rostratus	12.13	0.66	-0.69	0.0010		
Symphodus	tinca	26.47	0.22		0.0110		
Symphorus	nematophorus	97.40	0.23		0.0350		
Symphurus	ligulatus	12.90	0.65				
Synaptura	kleinii	41.20	0.34		0.0110		
Syngnathus	acus				0.0001		
Syngnathus	rostellatus	20.00	0.75				
Syngnathus	typhle	26.20	0.56		0.0003		
Taurulus	bubalis	18.55	0.23		0.0154		
Tautoga	onitis	63.57	0.13	-1.69	0.0276		
Tautogolabrus	adpersus	29.85	0.20		0.0028		
Tenualosa	ilisha	53.85	0.86		0.0259	19.92	900*
Tenualosa	reevesii	74.42	0.27		0.0200		
Tenualosa	toli	71.23	0.70		0.0091		
Terapon	theraps	34.00	0.61		0.0097		
Thalassoma	bifasciatum	17.00	0.75		0.0116		
Theragra	chalcogramma	77.43	0.22		0.0059		
Thryssa	hamiltonii	22.35	0.99	-1.13	0.0051		
Thryssa	mystax	23.60	0.76		0.0026	12.98	
Thryssa	vitrostris	25.65	0.62		0.0039		
Thunnus	alalunga	149.67	0.13	-0.86	0.0135		
Thunnus	albacares	192.00	0.37		0.0401		
Thunnus	atlanticus	55.90	0.40	-1.77	0.0185		
Thunnus	obesus	219.00	0.23		0.0152		
Thunnus	thynnus	320.17	0.13	-0.86	0.0222		

GENRE	ESPECE	Paramètres de croissance du modèle de von Bertalanffy			facteur de condition	Longueur à maturité	Fécondité relative
		L_{∞} (cm)	K (an ⁻¹)	t_0 (an)			
Thymallus	thymallus	54.48	0.22	-1.68	0.0074		
Tilapia	guineensis	23.60	0.66				
Torpedo	torpedo	43.10	0.11	-2.58			
Totoaba	macdonaldi	168.00	0.28				
Trachinocephalus	myops	36.50	1.60		0.0125		
Trachurus	capensis	51.92	0.24	-0.21	0.0078	34.27	
Trachurus	declivis	49.17	0.23	-0.10	0.0163	34.42	
Trachurus	indicus	30.88	0.29	-0.88	0.0062		
Trachurus	japonicus	56.00	0.35	-0.36			
Trachurus	mediterraneus	33.22	0.55	-2.31	0.0193		
Trachurus	murphyi	88.16	0.11		0.0077		
Trachurus	novaezelandiae	41.86	0.30		0.0280	32.65	
Trachurus	symmetricus	72.26	0.33		0.0067		
Trachurus	trachurus	43.11	0.21	-0.75	0.0095	20.41	
Trachurus	trecae	46.27	0.26		0.0129		
Trachyrincus	scabrus	47.45	0.28	-1.61			
Trematomus	bernacchii	26.57	0.47				
Trematomus	hansonii	36.77	0.23				
Triacanthus	biaculeatus	41.40	0.22		0.0148		
Triakis	semifasciata	155.00	0.08	-2.74	0.0031		
Trichiurus	lepturus	103.19	0.33	-0.38	0.0004	39.21	
Trigla	lyra	61.47	0.16	-1.03	0.0151		
Trisopterus	esmarkii	20.80	0.61		0.0067		
Trisopterus	luscus	44.36	0.35	-0.62	0.0121		
Trisopterus	minutus	24.66	0.36	-1.72	0.0068	14.55	
Ulvaria	subbifurcata	15.95	0.20	-0.45			
Umbrina	canariensis	57.20	0.26				
Umbrina	canosai	36.50	0.27	-1.09			
Umbrina	cirrosa	58.25	0.87		0.0089		
Umbrina	ronchus	77.10	0.39				
Upeneus	moluccensis	24.98	0.98		0.0214		1175*
Upeneus	sulphureus	20.14	1.08		0.0221		
Upeneus	tragula	18.20	1.04		0.0118		
Upeneus	vittatus	24.50	0.71		0.0077		
Uraspis	helvola	27.29	1.00				
Urolophus	halleri	46.00	0.15	-2.03	0.0073		
Urophycis	chuss	60.20	0.19		0.0125		
Urophycis	tenuis	110.00	0.16	-0.08	0.0042		
Valamugil	buchanani	58.60	0.16		0.0104		
Valamugil	cunnesius	29.60	0.32		0.0159	13.32	
Variola	louti	75.70	0.18		0.0159		
Xiphias	gladius	365.00	0.23		0.0049		
Xyrichtys	novacula	26.10	0.26		0.0112		
Zenopsis	nebulosus						286
Zeus	faber	53.02	0.33		0.0262		
Zoarces	americanus	106.50	0.09	-0.53			

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Akçakaya H.R., R. Arditi, L.R. Ginzburg, 1995. Ratio-dependent predation: an abstraction that works. *Ecology*, **76**(3): 995-1004.
- Aleyev Y.G., 1977. Nekton. Dr. W. Junk b.v. Publishers, The Hague: 435 p.
- Alheit J., 1987. Egg cannibalism versus egg predation: their significance in anchovies. In: The Benguela and comparable ecosystems, Payne A.I.L., J.A. Gulland, K.H. Brink (Eds.). *S. Afr. J. mar. Sci.*, **5**: 467-470.
- Allen P.M., 1990. Why the future is not what it was. New models of evolution. *Futures*: 555-570.
- Alverson D.L., M.H. Freeberg, S.A. Murawski, J.G. Pope, 1994. A global assessment of fisheries bycatch and discards. *FAO Fish. Tech. Pap.*, **339**, 233 p.
- Andersen K.P., E. Ursin, 1977. A multispecies extension to the Beverton and Holt theory of fishing, with accounts of phosphorus circulation and primary production. *Meddelelser fra Danmarks Fiskeriog Havundersogelser*, **7**: 319-435.
- Anonyme, 1984a. Report of the ad hoc Multispecies Assessment Working Group, Copenhagen, June 1984. *ICES C.M.* 1984/Assess:20, 99 p.
- Anonyme, 1984b. Report of the meeting of the coordinators of the Stomach Sampling Project 1981, Ijnuiden, March 1984. *ICES C.M.* 1984/G:37, 53 p.
- Anonyme, 1997. Report of the Multispecies Assessment Working Group. Advisory Committee on Fishery Management. Part 1 of 2. *ICES C.M.* 1997/Assess:16, 136p.
- Arditi R., L. Ginzburg, 1989. Coupling in predator-prey dynamics: ratio-dependence. *J. Theor. Biol.*, **139**: 311-326.
- Arias-Gonzales J., B. Delesalle, B. Salvat, R. Galzin, 1997. Trophic functioning of the Tiahura reef sector, Moorea Island, French Polynesia. *Coral Reefs*, **16**: 231-246.
- Armstrong D.A., B.A. Mitchell-Innes, F. Verheye-Dua, H. Waldron, L. Hutchings, 1987. Physical and biological features across an upwelling front in the southern Benguela. In: The Benguela and comparable ecosystems, Payne A.I.L., J.A. Gulland, K.H. Brink (eds.). *S. Afr. J. mar. Sci.*, **5**: 171-190.
- Armstrong M.J., 1991. Estimates of annual consumption of food by anchovy and other pelagic fish species off South Africa during the period 1984-1988. *S. Afr. J. mar. Sci.*, **11**: 251-266.
- Attwood C.G., B.A. Bennett, 1995. Modelling the effect of marine reserves on the recreational shore-fishery of the South-western Cape, South Africa. *S. Afr. J. mar. Sci.*, **16**: 227-240.
- Attwood C.G., J.M. Harris, A.J. Williams, 1997a. International experience of marine protected areas and their relevance to South Africa. *S. Afr. J. mar. Sci.*, **18**: 311-332.
- Attwood C.G., B.Q. Mann, J. Beaumont, J.M. Harris, 1997b. Review of the state of Marine Protected Areas in South Africa. *S. Afr. J. mar. Sci.*, **18**: 341-367.
- Badenhorst A., M.J. Smale, 1991. The distribution and abundance of seven commercial trawlfish from the Cape South Coast of South Africa, 1986-1990. *S. Afr. J. mar. Sci.*, **11**: 377-393.
- Bailey K.M., E.D. Houde, 1989. Predation on eggs and larvae of marine fishes and the recruitment problem. *Adv. Mar. Biol.*, **25**: 1-83.
- Bakun A., 1996. Patterns in the ocean - Ocean processes and marine population dynamics. California Sea Grant College System, NOAA, 323 p.
- Bakun A., P. Cury., 1999. The "school trap": a mechanism promoting large-amplitude out-of-phase population oscillations of small pelagic fish species. *Ecology Letters*, **2**: 349-351.

- Barbault R., 1988. Body size, ecological constraints, and the evolution of life-history strategies. *In: Evolutionary biology*, Hecht M.K., B. Wallace, G.T. Prance (eds.), Plenum Publishing Corporation: 261-286.
- Barbault R., 1995. *Ecologie des peuplements. Structure et dynamique de la biodiversité*. Masson, Paris, 273p.
- Barbault R., M.E. Hochberg, 1992. Population and community level approaches to studying biodiversity in international research programs. *Acta Oecologica*, **13**(1): 137-146.
- Bax N.J., 1991. A comparison of the fish biomass flow to fish, fisheries, and mammals on six marine ecosystems. *ICES Mar. Sci. Symp.*, **193**: 217-224.
- Bax N.J., 1998. The significance and prediction of predation in marine fisheries. *ICES J. Mar. Sci.*, **55**: 997-1030.
- Beddington J.R., 1984. The response of multispecies systems to perturbations. *In: Exploitation of marine communities*, May R.M. (ed.), Springer Verlag, Berlin: 209-225.
- Beddington J.R., R.M. May, 1980. Maximum sustainable yields in systems subject to harvesting at more than one trophic level. *Mathematical BioSciences*, **51**: 261-281.
- Beecham J.A., K.D. Farnsworth, 1998. Animal foraging from an individual perspective : an object orientated model. *Ecol. Model.*, **113**: 141-156.
- Begon M., J.L. Harper, C.R. Townsend, 1996. *Ecology. Individuals, populations and communities*, Blackwell Science, Oxford, 1068 p.
- Begon M., R. Wall, 1987. Individual variation and competitor coexistence: a model. *Funct. Ecol.*, **1**: 237-241.
- Bennett B.A., C.G. Attwood, 1991. Evidence for the recovery of a surf-zone fish assemblage following the establishment of a marine reserve on the southern coast of South Africa. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **72**: 173-181.
- Benoit E., F. Blanchard, J. Boucher, J.-C. Poulard, M.-J. Rochet, A. Souplet, Y. Vérin, 1998. La pente de la structure en taille multispécifique: un indicateur de l'effet de la pêche sur les peuplements de poissons exploités. Rapport scientifique intermédiaire, Programme interdisciplinaire de recherche "Environnement, Vie et Sociétés", Méthodologies et pertinence d'indicateurs d'interactions populations humaines-milieux, 12 p.
- Beverton R.J.H., S.J. Holt, 1957. *On the dynamics of exploited fish populations*. Chapman and Hall, Fish and Fisheries series 11, London, 533 p.
- Beyer J.E., 1989. Recruitment stability and survival - simple size-specific theory with examples from the early life dynamics of marine fish. *Dana*, **7**: 45-147.
- Bianchi G., H. Gislason, K. Graham, L. Hill, K. Koranteng, S. Manickchand-Heileman, I. Paya, K. Sainsbury, F. Sanchez, X. Jin, K. Zwanenburg, 2000. Impact of fishing on demersal fish assemblages. *ICES J. Mar. Sci.*
- Blackburn T.M., V.K. Brown, B.M. Doube, J.J.D. Greenwood, J.H. Lawton, N.E. Stork, 1993. The relationship between abundance and body size in natural animal assemblages. *J. Anim. Ecol.*, **62**: 519-528.
- Blackburn T.M., K.J. Gaston, 1994. Animal body size distributions : patterns, mechanisms and implications. *TREE*, **9**(12): 471-474.
- Blackburn T.M., P.H. Harvey, M.D. Pagel, 1990. Species number, population density, and body size relationships in natural communities. *J. Anim. Ecol.*, **59**: 335-345.
- Blaxter J.H.S., G. Hempel, 1963. The influence of egg size on herring larvae (*Clupea harengus* L.). *J. Cons. Int. Explor. Mer*, **38**: 311-340.

- Blondel J., 1995. Biogéographie. Approche écologique et évolutive. Collection d'écologie n°27. Masson, Paris, 297p.
- Blumenshine S.C., D.M. Lodge, J.R. Hodgson, 2000. Gradient of fish predation alters body size distributions of lake benthos. *Ecology*, **81**(2): 374-386.
- Boehlert G.W., 1996. Biodiversity and the sustainability of marine fisheries. *Oceanography*, **9**(1): 28-35.
- Bohnsack J.A., J.S. Ault, 1996. Management strategies to conserve marine biodiversity. *Oceanography*, **9**(1): 73-82.
- Bolker B.M, D.H. Deutschman, G. Hartvigsen, D.L. Smith, 1996. Individual-based modelling : what is the difference ? *TREE*, **11**(3): 111.
- Bond C.E., 1979. Biology of fishes. Saunders College Publishing, Philadelphia, 514 p.
- Bond W.J., 1994. Keystone species. In: Biodiversity and ecosystem function, Schulze E.-D., H.A. Mooney (eds.), Springer-Verlag, Berlin: 237-253.
- Bone Q., N.B. Marshall, J.H.S. Blaxter, 1999. Biology of fishes. Stanley Thornes Ltd.: 332 p.
- Booch G., 1992. Conception orientée objets et applications. Reese F., L. Reese (Traduction française). Addison-WesleyPublishing company Inc., Paris, 588p.
- Botsford L.W., 1992. Individual state structure in population models. In: Individual-based models and approaches in ecology: Populations, communities, and ecosystems, DeAngelis D.L., M.J. Gross (eds.), Chapman et Hall, New York: 213-236.
- Botsford L.W., J.C. Castilla, C.H. Peterson. 1997. The management of fisheries and marine ecosystems. *Science*, **277**: 509-515.
- Boudreau P.R., L.M. Dickie, 1992. Biomass spectra of aquatic ecosystems in relation to fisheries yield. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **49**: 1528-1538.
- Bousquet F., 1994. Des milieux, des poissons, des hommes: étude par simulations multi-agents. Le cas de la pêche dans le Delta Central du Niger. Editions ORSTOM, Collection Travaux et Documents Microédités, 119, 175 p.
- Bouzeghoub M., G. Gardarin, P. Valduriez, 1998. Les objets. Edition revue et augmentée. Eyrolles, Paris, 450p.
- Box G.E.P., D.R. Cox, 1964. An analysis of transformations. *J. R. Stat. Soc.*, Ser. B 26: 211-243.
- Branch G.M., A. Barkai, P.A.R. Hockey, L. Hutchings, 1987. Biological interactions: causes and effects of variability in the Benguela ecosystem? In: The Benguela and comparable ecosystems, Payne A.I.L., J.A. Gulland, K.H. Brink (eds.). *S. Afr. J. mar. Sci.*, **5**: 425-445.
- Brauer F., A.C. Soudack, 1979. Stability regions and transition phenomena for harvested predator-prey systems. *J. Math. Biology*, **7**: 319-337.
- Breck J.E., 1998. Development of a warmwater fish community model. Michigan Department of Natural Resources. Fisheries Research Report No. 2033. 58p.
- Brooks J.L., S.I. Dodson, 1965. Predation, body size and composition of plankton. *Science*, **150**: 28-35.
- Brown J.H., B.A. Maurer, 1986. Body size, ecological dominance and Cope's rule. *Nature*, **324**: 248-250.
- Brown J.H., B.A. Maurer, 1989. Macroecology: the division of food and space among species on continents. *Science*, **243**: 1145-1150.
- Bundgaard I., H. Sparholt, 1992. Length multispecies model for estimation of predation mortalities of herring and sprat in the Baltic. *ICES C.M.* 1992/D:16.

- Burgess J.W., E. Shaw. 1979. Development and ecology of fish schooling. *Oceanus*, **27**: 11-17.
- Burkey T.V., 1989. Extinction in nature reserves: the effect of fragmentation and the importance of migration between reserve fragments. *Oikos*, **55**: 75-81.
- Cancela Da Fonseca J.P., 1993. Community composition: complexity versus diversity. *Bull. Ecol.*, **24**(1): 31-40.
- Carlton J.T., C.A. Butman, 1995. Understanding marine biodiversity. A research agenda for the nation. *Oceanus*, **38**(2): 4-8.
- Castilla J.C., 1999. Coastal marine communities: trends and perspectives from human-exclusion experiments. *TREE*, **14**(7): 280-283.
- Caswell H., A.M. John, 1992. From the individual to the population in demographic models. *In*: Individual-based models and approaches in ecology: Populations, communities, and ecosystems, DeAngelis D.L., M.J. Gross (eds.), Chapman and Hall, New York: 36-61.
- Caswell H., R.M. Nisbet, A.M. de Roos, S. Tuljapurkar, 1996. Structured-population models: many methods, a few basic concepts. *In*: Structured-population models in marine, terrestrial, and freshwater systems, Tuljapurkar S., H. Caswell (eds.), Chapman and Hall, New York: 3-17.
- Caughley G., J.H. Lawton, 1976. Plant-herbivore systems. *In*: Theoretical ecology, May R.M. (ed.), Blackwell Scientific, Oxford, Angleterre: 132-166.
- Caverivière A., 1993a. Les peuplements ichtyologiques demersaux, écologie et biologie. *In*: Environnement et ressources aquatiques de Côte d'Ivoire, Le Loeuff P., E. Marchal, P.-P. Amon Kothias (eds.), Tome I: Le milieu marin. ORSTOM Editions, Paris: 271-320.
- Caverivière A., 1993b. Les ressources en poissons demersaux et leur exploitation. *In*: Environnement et ressources aquatiques de Côte d'Ivoire, P. Le Loeuff, E. Marchal, P.-P. Amon Kothias (eds.), Tome I: Le milieu marin, ORSTOM Editions, Paris: 427-488.
- Cayré P., 1990. Les migrations: un comportement déclenché par l'environnement. *Rec. Doc. Scient. ICCAT*, Vol. XXXII: 158-168.
- Chambers J.M., S.C. Cleveland, B. Kleiner, P.A. Tukey, 1983. Graphical methods for data analysis. Wadsworth, Belmont, Californie.
- Chapin III F.S., E.-D. Schulze, H.A. Mooney, 1992. Biodiversity and ecosystem processes. *TREE*, **7**(4): 107-108.
- Chaudhuri K., 1986. A bioeconomic model of harvesting a multispecies fishery. *Ecol. Model.*, **32**: 267-279.
- Chaudhuri K., 1988. Dynamic optimization of combined harvesting of a two-species fishery. *Ecol. Model.*, **41**: 17-25.
- Chesson P.L., 1985. Coexistence of competitors in spatially and temporally varying environments: a look at the combined effects of different sorts of variability. *Theor. Popul. Biol.*, **28**: 263-287.
- Christensen N.L., A.M., Bartuska, J.H. Brown, S. Carpenter, C. D'Antonio, R. Francis, J.F. Franklin, J.A. MacMahon, R.F. Noss, D.J. Parsons, C.H. Peterson, M.G. Turner, R.G. Woodmansee, 1996. The report of the ecological society of america committee on the scientific basis for ecosystem management. *Ecol. Appl.*, **6**(3), 665-691.
- Christensen V., D. Pauly, 1992. ECOPATH II - a software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics. *Ecol. Model.*, **61**: 169-185.
- Christensen V., D. Pauly, 1995. Fish production, catches and the carrying capacity of the world oceans. *Naga, The ICLARM Quaterly*, **18**(3): 34-40.
- Christensen, V., D. Pauly, 1998. Changes in models of aquatic ecosystems approaching carrying capacity. *Ecol. Appl.*, **8**(1) supplement: 104-109.

- Cohen J.E., S.L. Pimm, P. Yodzis, J. Saldanas, 1993. Body sizes of animal predators and animal prey in food webs. *J. Anim. Ecol.*, **62**: 67-78.
- Collie J.S., A.K. Delong, 1999. Multispecies interactions in the Georges Bank fish community. *In* : Ecosystem Approaches for Fisheries Management, Alaska Sea Grant College Program. AK-SG-99-01: 187-210.
- Collins S.L., T.L. Benning, 1996. Spatial and temporal patterns in functional diversity. *In*: Biodiversity. A biology of numbers and difference, Gaston K.J. (ed.), Blackwell Science, Oxford: 253-280.
- Coquillard P., D.R.C. Hill, 1997. Modélisation et simulation d'écosystèmes. Des modèles déterministes aux simulations à événements discrets. Masson, Paris, 267p.
- Cousins S.H., 1985. The trophic continuum in marine ecosystems : structure and equations for a predictive model. *In*: Ecosystem theory for biological oceanography, Ulanowicz R.E., T. Platt (eds.), *Can. Bull. Fish. Aquat. Sci.*, **213**: 76-93.
- Cousins S.H., 1991. Species diversity measurement: Choosing the right index. *TREE*, **6**(6): 190-192.
- Cousins S.H., 1994. Taxonomy and functional biotic measurement, or, will the Ark work ? *In*: Systematics and conservation evaluation, Forey P.L., C.J. Humphries, R.I. Vane-Wright (eds.), Systematics Association special volume n°50, Clarendon Press, Oxford: 397-419.
- Cowan J.H. Jr, K.A. Rose, E.D. Houde, S.B. Wang, J. Young, 1999. Modeling effects of increased larval mortality on bay anchovy population dynamics in the mesohaline Chesapeake Bay : evidence for compensatory reserve. *Mar Ecol Prog Ser*, **185**: 133-146.
- Cowan J.H. Jr., E.D. Houde, 1993. The relative predation potentials of scyphomedusae, ctenophores and planktivorous fish on ichthyoplankton in Chesapeake Bay. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **95**: 55-65.
- Cowan J.H.Jr., E.D. Houde, K.A. Rose, 1996. Size-dependent vulnerability of marine fish larvae to predation: an individual-based numerical experiment. *ICES J. Mar. Sci.*, **53**: 23-37.
- Crawford R.J.M., 1987. Food and population variability in five regions supporting large stocks of anchovy, sardine and horse mackerel. *In*: The Benguela and comparable ecosystems, Payne A.I.L., J.A. Gulland, K.H. Brink (eds.), *S. Afr. J. mar. Sci.* **5**: 735-757.
- Crowder L.W., J.A. Rice, T.J. Miller, E.A. Marschall, 1992. Empirical and theoretical approaches to size based interactions and recruitment variability in fishes. *In*: Individual-based models and approaches in ecology: Populations, communities, and ecosystems, DeAngelis D.L., M.J. Gross (eds.), Chapman and Hall, New York: 237-255.
- Cury P., 1991. Les contraintes biologiques liées à une gestion des ressources instables. *In*: Pêcheries Ouest-Africaines, Cury P., C. Roy (eds.), ORSTOM Editions, Paris: 506-518.
- Cury P., A. Bakun, R.J.M. Crawford, A. Jarre, R.A. Quiñones, L.J. Shannon, H.M. Verheye, 2000. Small pelagics in upwelling systems: patterns of interaction and structural changes in "wasp-waist" ecosystems. *ICES J. Mar. Sci.*, **57**, sous presse.
- Cury P., D. Pauly, 2000. Patterns and propensities in reproduction and growth of marine fishes. *Ecological Research* **15**(1): 101-106.
- Cury P., C. Roy, 1989. Optimal environmental window and pelagic fish recruitment success in upwelling areas. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **46**(4): 670-680.
- Cury P., C. Roy, R. Mendelsohn, A. Bakun, D.M. Usby, R.H. Parrish, 1995. Moderate is better: exploring nonlinear climatic effects on the Californian anchovy (*Engraulis mordax*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **121**: 417-424.
- Cushing D.H., 1980. The decline of the herring stocks and the gadoid outburst. *J. Cons. Int. Explor. Mer*, **39**: 70-81.

- Cushing D.H., 1990. Plankton production and year-class strength in fish populations: an update of the match-mismatch hypothesis. *Adv. Mar. Biol.*, **26**: 249-293.
- 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, 284p.
- Daan N., 1973. A quantitative analysis of the food intake of North Sea cod, *Gadus morhua*. *Neth. J. Sea Res.*, **6**: 479-517.
- Daan N., 1975. Consumption and production in the North Sea cod, *Gadus morhua*: an assessment of the ecological status of the stock. *Neth. J. Sea Res.*, **9**: 24-55.
- Daan N., 1976. Some preliminary investigations into predation on fish eggs and larvae in the southern North Sea. *ICES CM 1976/L* :15, Plankton committee.
- Daan N., 1987. Multispecies versus single-species assessment of North Sea fish stocks. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **44** (Suppl. 2): 360-370.
- Daan N., M.P. Sissenwine (eds.), 1989. Multispecies models relevant to management of living resources. *ICES Mar. Sci. Symp.*, **193**: 385 p.
- Damuth J., 1991. Of size and abundance. *Nature*, **351**: 268.
- De Roos A.M., 1996. A gentle introduction to physiologically structured population models. In: Structured-population models in marine, terrestrial, and freshwater systems, Tuljapurkar S., H. Caswell (eds.), Chapman and Hall, New York: 119-198.
- DeAngelis D.L., 1975. Stability and connectance in food web models. *Ecology*, **56**: 238-243.
- DeAngelis D.L., D.C. Cox, C.C. Coutant, 1979. Cannibalism and size dispersal in young-of-the-year largemouth bass : experiments and model. *Ecol. Model.*, **8**: 133-148.
- DeAngelis D.L., M.J. Gross (eds.), 1992. Individual-based models and approaches in ecology: Populations, communities, and ecosystems. Chapman and Hall, New York, 525 p.
- DeAngelis D.L., K.A. Rose, 1992. Which individual-based approach is most appropriate for a given problem ? In : Individual-based models and approaches in ecology: Populations, communities, and ecosystems, DeAngelis D.L., M.J. Gross (eds.), Chapman and Hall, New York: 67-87.
- DeAngelis D.L., K.A. Rose, M.A. Huston, 1994. Individual-oriented approaches to modeling ecological populations and communities. In: Frontiers in mathematical biology, Levin S.A. (ed.), Springer Verlag: 390-410.
- Dickie L.M., S.R. Kerr, 1982. Alternative approaches to fisheries management. In: Multispecies approaches to fisheries management advice, Mercer M.C. (ed.), *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.*, **59**: 18-23.
- Dingle H., 1996. Migration. The biology of life on the move. Oxford University Press.
- Doak D.F., D. Bigger, E.K. Harding, M.A. Marvier, R.E. O'Malley, D. Thomson, 1998. The statistical inevitability of stability-diversity relationships in community ecology. *Am. Nat.*, **151**(3): 264-276.
- Donalson D.D., R.M. Nisbet, 1999. Population dynamics and spatial scale : effects of system size on population persistence. *Ecology*, **80**(8), p. 2492-2507.
- Dugan J.E., G.E. Davis, 1993. Applications of marine refugia to coastal fisheries management. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **50**: 2029-2041.
- Dunnett G.M., 1996. Aquatic predators and their prey : the take-home messages. In: Aquatic predators and their prey, Greenstreet S.P.R., M.L. Tasker (eds.). Fishing News Books, Blackwell Science Ltd, Oxford: 184-186.

- Duplisea D.E., S.R. Kerr, L.M. Dickie, 1997. Demersal fish biomass size spectra on the Scotian Shelf, Canada : species replacement at the shelfwide scale. *Can. J. Fish Aquat. Sci.* **54**: 1725-1735.
- Durrett R., S.A. Levin, 1994. The importance of being discrete (and spatial). *Theor. Pop. Biol.*, **46**: 363-394.
- Ebenhöh W., 1994. Competition and coexistence: modelling approaches. *Ecol. Model.*, **75/76**: 83-98.
- Ehrlich P.R., A.H. Ehrlich, 1981. Extinction. The causes and consequences of the disappearance of species. Random House, New York.
- Eichbaum W.M., M.P. Crosby, M.T. Agardy, S.A. Laskin, 1996. The role of marine and coastal protected areas in the conservation and sustainable use of biological diversity. *Oceanography*, **9**(1): 60-70.
- Ekschmitt K., B. Breckling, 1994. Competition and coexistence: the contribution of modelling to the formation of ecological concepts. *Ecol. Model.*, **75/76**: 71-82.
- Elton C., 1927. Animal ecology. Sidgwick and Jackson, London.
- Elton C.S., 1958. The ecology of invasions by animals and plants. Methuen, London, UK.
- Emanuel B.P., R.H. Bustamante, G.M. Branch, S. Eekhout, F.J. Odendaal, 1992. A zoogeographic and functional approach to the selection of marine reserves on the West coast of South Africa. In: Benguela Trophic Functioning, Payne A.I.L., K.H. Brink, K.H. Mann, R. Hilborn (eds.). *S. Afr. J. mar. Sci.*, **12**: 341-354.
- Estes J.A., 1995. Top-level carnivores and ecosystem effects: questions and approaches. In: Linking species and ecosystems, Jones C.G., J.H. Lawton (eds.), Chapman and Hall, New York: 151-158.
- Etienne R.S., J.A.P. Heesterbeek, 2000. On optimal size and number of reserves for metapopulation persistence. *J. theor. Biol.*, **203**: 33-50.
- 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.
- FAO, 1995. Code of conduct for responsible fisheries. FAO, Rome, 41.
- FAO, 1996. Precautionary approach to fisheries. Part 1: Guidelines on the precautionary approach to capture fisheries and species introductions. *FAO Fisheries Technical Paper*, **350**(1).
- Farmer J.D., 1990. A Rosetta stone for connectionism. *Physica D*, **42**: 153-187.
- Flaaten O., 1988. The economics of multispecies harvesting. Springer-Verlag, Berlin, Allemagne.
- Forbes S.A., 1887. The lake as a microcosm. *Bulletin of the Peoria Scientific Association*: 77-87.
- Fréon P., 1984. La variabilité des tailles individuelles à l'intérieur des cohortes et des bancs de poissons: observations et interprétation. *Oceanol. Acta*, **7**: 457-468.
- Fréon P., O.A. Misund, 1999. Dynamics of pelagic fish distribution and behaviour: effects on fisheries and stock assessment. Fishing News Book, Cambridge, 348 p.
- Froese R., C. Binohlan, 2000. Empirical relationships to estimate asymptotic length, length at first maturity and length at maximum yield per recruit in fishes, with a simple method to evaluate length frequency data. *J. Fish Biol.*, **56**: 758-773.
- Froese R., D. Pauly (eds.), 1997. FishBase 97: concepts, design and data sources. ICLARM, Manila, Philippines. 256 p.
- Froese R., D. Pauly (eds.), 1998. FishBase 98: concepts, design and data sources. ICLARM, Manila, Philippines. 293 p.
- Frontier S., 1985. Diversity and structure in aquatic ecosystems. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **23**: 253-312.

- Frontier S., D. Pichod-Viale, 1993. Ecosystèmes. Structure fonctionnement évolution. 2^{ème} édition. Masson, Paris, 447p.
- Fuiman L.A., 1994. The interplay of ontogeny and scaling in the interactions of fish larvae and their predators. *J. Fish Biol.*, **45**: 55-79.
- Garcia S.M., K. Cochrane, G. Van Santen, F. Christy, 1999. Towards sustainable fisheries: a strategy for FAO and the World Bank. *Ocean and Coastal Management*, **42**: 369-398.
- Garcia S.M., C. Newton, 1994. Current situation, trends and prospects in world capture fisheries. Conference on Fisheries Management, Global Trends, Seattle, Washington, USA, 14-16 Juin 1994.
- Gardner M.R., W.R. Ashby, 1970. Connectance of large dynamic (cybernetic) systems: critical values for stability. *Nature*, **228**: 784.
- Garrod D.J., 1973. Management of multiple resources. Optimal exploitation of multiple stocks by a common fishery: a new methodology. *J. Fish. Res. Board Can.*, **30**: 1977-1985.
- Gascuel D., 1993. Modélisation de la dynamique des stocks exploités par la pêche artisanale sénégalaise : intérêt, limites et contraintes de l'approche structurale. In: Symposium méthodologie d'évaluation des ressources exploitées par la pêche artisanale au Sénégal. Dakar, février 1993, 17p.
- Gascuel D., F. Ménard, 1997. Assessment of a multispecies fishery in Senegal, using production models and diversity indices. *Aquat. Living Resour.*, **10**: 281-288.
- Gaston K.J., 1996 (ed.). Biodiversity. A biology of numbers and difference, Blackwell Science, Oxford, 396p.
- Gaston K.J., 1996. Species richness: measure and measurement. In: Biodiversity. A biology of numbers and difference. Gaston K.J. (ed.), Blackwell Science, Oxford, p. 77-113.
- Getz W.M., 1984. Population dynamics: a unified approach. *J. Theor. Biol.*, **108**: 623-643.
- Gilbert L.E., 1980. Food web organization and the conservation of neotropical diversity. In: Conservation biology, Soulé M. (ed.), Sinauer, Sunderland, Mass: 11-34.
- Gilpin M.E., 1975. Stability of feasible predator-prey systems. *Nature*, **254**: 137-138.
- Ginzburg L.R., H.R. Akçakaya, 1992. Consequences of ratio-dependent predation for steady-state properties of ecosystems. *Ecology*, **73**(5): 1536-1543.
- Gislason H., à paraître. Biological reference limits for interacting species in the Baltic. *ICES J. Mar. Sci.*
- Gislason H., T. Helgason, 1985. Species interaction in assessment of fish stocks with special application to the North Sea. *Dana*, **5**: 1-44.
- Gislason H., H. Lassen, 1997. On the linear relationship between fishing effort and the slope of the size spectrum. *ICES C.M. 1997/D.D.:05*, 10 p.
- Gislason H., J. Rice, 1996. Modelling the effect of changes in fishing effort on the size and diversity spectra of exploited fish assemblages. WGEECO-96, 7 p.
- Gislason H., J. Rice, 1998. Modelling the response of size and diversity spectra of fish assemblages to changes in exploitation. *ICES J. Mar. Sci.*, **55**: 362-370.
- Gobert B., 1994. Size structure of demersal catches in a multispecies multigear tropical fishery. *Fisheries Research*, **19**: 87-104.
- Gobert B., 1995. Evaluation des ressources récifales aux Antilles: Le défi de la multispécificité. In: Les recherches françaises en évaluation quantitative et modélisation des ressources et des systèmes halieutiques, Gascuel D., J.-L. Durand, A. Fonteneau (eds.), ORSTOM Editions, Paris: 93-103.

- Goñi R., 1998. Ecosystem effects of marine fisheries : an overview. *Ocean and Coastal Management*, **40**: 37-64.
- Goodman D., 1975. The theory of diversity-stability relationships in ecology. *Quart. Rev. Biol.*, **50**: 237-266.
- Greenstreet S.P.R., S.J. Hall, 1996. Fishing and the ground-fish assemblage structure in the north-western North Sea : an analysis of long-term and spatial trends. *J. Anim. Ecol.*, **65**: 577-598.
- Grimm V., 1999. Ten years of individual-based modelling in ecology : what have we learned and what could we learn in the future ? *Ecol. Model.*, **115**: 129-148.
- Guénette S., T. Lauck, C. Clark, 1998. Marine reserves: from Beverton and Holt to the present. *Rev. Fish Biol. Fish.*, **8**: 251-272.
- Guénette S., T.J. Pitcher, 1999. An age-structured model showing the benefits of marine reserves in controlling overexploitation. *Fisheries Research*, **39**: 295-303.
- Gulland J.A., 1965. Estimation of mortality rates. Annex to Arctic Fisheries Working Group Report. *ICES C.M. 1965/Assess*: 3, 9 p.
- Gulland J.A., 1982. Why do fish numbers vary? *J. Theor. Biol.*, **97**: 69-75.
- Gulland J.A., 1987. The effect of fishing on community structure. *In: The Benguela and comparable ecosystems*, Payne A.I.L., J.A. Gulland, K.H. Brink (eds.). *S. Afr. J. mar. Sci.*, **5**: 839-849.
- Gulland J.A., S. Garcia, 1984. Observed patterns in multispecies fisheries. *In: Exploitation of marine communities*, May R.M. (ed), Springer-Verlag, Berlin: 155-190.
- Haefner J.W., 1996. Modeling biological systems. Principles and applications. Chapman and Hall, New York, 473p.
- Hairton N.G.Jr., N.G.Sr. Hairton, 1993. Cause-effect relationships in energy flow, trophic structure, and interspecific interactions. *Amer. Natur.*, **142**: 379-411.
- Hall S.J., 1996. Trends in body size and species richness in marine fish assemblages. ICES Ecosystem Effects of Fishing Activities Working Paper. 17p.
- Hall S.J., 1998. Closed areas for fisheries management - the case consolidates. *TREE*, **13**(8): 297-298.
- Hall S.J., 1999. The effects of fishing on marine ecosystems and communities. Blackwell Science, Great Britain, 274 p.
- Hammer M., A. Jansson, B.-O. Jansson, 1993. Diversity change and sustainability: implications for fisheries. *Ambio*, **22**(2-3): 97-105.
- Hampton I., 1987. Acoustic study on the abundance and distribution of anchovy spawners and recruits in South African Waters. *In: The Benguela and comparable ecosystems*, Payne A.I.L., J.A. Gulland, K.H. Brink (eds.), *S. Afr. J. mar. Sci.*, **5**: 901-917.
- Hamre J., 1994. Biodiversity and exploitation of the main fish stocks in the Norwegian-Barents Sea ecosystem. *Biodiversity Conservation*, **3**: 473-492.
- Harvey P.H., M.D. Pagel, 1991. The comparative method in Evolutionary Biology. Oxford University Press, Oxford.
- Hassel M.P., G.C. Varley, 1969. New inductive population model for insect parasites and its bearing on biological control. *Nature*, **223**: 1133-1136.
- Hastings A., L.W. Botsford, 1999. Equivalence in yield from marine reserves and traditional fisheries management. *Science*, **284**(28): 1537-1538.
- Heath M.R., 1992. Field investigations of the early life stages of marine fish. *Adv. Mar. Biol.*, **28**: 1-173.

- Helgason T., H. Gislason, 1979. VPA analysis with species interaction due to predation. *CIEM C.M.* 1979/G, 52 p.
- Hewitt R.P., G.H. Theilacker, N.C.H. Lo, 1985. Causes of mortality in young jack mackerel. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **26**: 1-10.
- Hilborn R., C.J. Walters, 1992. Quantitative fisheries stock assessment: choice, dynamics and uncertainty. Chapman & Hall, New York, 570 p.
- Hildén M., 1988. Significance of the functional response of predators to changes in prey abundance in multispecies virtual population analysis. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **45**: 89-96.
- Hinckley S., A.J. Hermann, B.A. Megrey, 1996. Development of a spatially explicit, individual-based model of marine fish early life history. *Mar Ecol Prog Ser.*, **139**: 47-68.
- Hjort J., 1926. Fluctuations in the year classes of important food fishes. *J. Cons. int. Explor. Mer*, **1**(1): 5-38.
- Hockey P.A.R., G.M. Branch, 1997. Criteria, objectives and methodology for evaluating Marine Protected Areas in South Africa. *S. Afr. J. mar. Sci.*, **18**: 369-383.
- Holling C.S., 1959. The components of predation as revealed by a study of small mammal predation of the European pine sawfly. *Canadian Entomologist*, **91**: 293-320.
- Holling C.S., 1973. Resilience and stability of ecological systems. *In: Annual review of ecology and systematics*, Johnston R.F., P.W., Frank, C.D. Michener (eds.), vol. 4., Palo Alto, California Annual Reviews inc.: 1-21.
- Holling C.S., 1992. Cross-scale morphology, geometry, and dynamics of ecosystems. *Ecol. Monogr.*, **62**: 447-502.
- Holt R.D., 1977. Predation, apparent competition and the structure of prey communities. *Theor. Popul. Biol.*, **12**: 197-229.
- Houde E.D., 1987. Fish early life dynamics and recruitment variability. *Am. Fish. Soc. Symp.*, **2**: 17-29.
- Huet S., E. Jolivet, A. Messéan, 1992. La régression non-linéaire, méthodes et applications en biologie. INRA, Paris, 236 p.
- Huston M., D. DeAngelis, W. Post, 1988. New computer models unify ecological theory. *BioScience*, **38**: 682-691.
- Huston M.A., 1992. Individual-based forest succession models and the theory of plant competition. *In: Individual-based models and approaches in ecology: Populations, communities, and ecosystems*, DeAngelis D.L., M.J. Gross (eds.), Chapman and Hall, New York: 408-420.
- Hutchinson G.E., 1959. Homage to Santa Rosalia or are there so many kinds of animals? *Am. Naturalist*, **93**: 145-159.
- ICES, 1994. Report of the Working Group on Ecosystem Effects of Fishing Activities. *ICES C.M.* 1994/ASSESS/ENV:1, 109 p.
- ICES, 1996. Report of the working group on ecosystem effects of fishing activities. *ICES C.M.* 1996/Assess/Env: 1, Ref.: G, 91p.
- Israel G., 1996. La mathématisation du réel. Editions du Seuil, Paris, 368 p.
- IUCN, 1992. Caracas action plan. *In: Plenary Session and Symposium Papers of the IVth World Congress on National Parks and Protected Areas*, Caracas, Venezuela. Gland, Switzerland, World Conservation Union (IUCN): 301-310.
- Ives A.R., K. Gross, J.L. Klug, 1999. Stability and variability in competitive communities. *Science*, **286**: 542-544.

- Jarre-Teichmann A., V. Christensen, 1998. Comparative modelling of trophic flows in four large upwelling ecosystems: global versus local effects. *In: Global versus local changes in upwelling ecosystems*, Durand M.-H., P. Cury, R. Mendelssohn, C. Roy, A. Bakun, D. Pauly (eds.), Orstom, série Colloques et Séminaires, Paris: 423-443.
- Jarre-Teichmann A., L.J. Shannon, C.L. Moloney, P.A. Wickens, 1998. Comparing trophic flows in the Southern Benguela to those in other upwelling ecosystems. *In: Benguela dynamics*, Pillar S.C., C.L. Moloney, A.I.L. Payne, F.A. Shillington (eds.). *S. Afr. J. mar. Sci.*, **19**: 391-414.
- Jensen A.L., 1997. Origin of the relation between K and L_{inf} and synthesis of relations among life history parameters. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **54**: 987-989.
- Johnson K.H., K.A. Vogt, H.J. Clark, O.J. Schmitz, D.J. Vogt, 1996. Biodiversity and the productivity and stability of ecosystems. *TREE*, **11**(9): 372-377.
- Jones R., 1976. Growth of fishes. *In: The ecology of the sea*, Cushing D.H., J.J. Walsh (eds.), Blackwell Science, Londres: 251-279.
- Jones R., 1982. Ecosystems, food chains and fish yields. *In: Theory and management of tropical fisheries*, Pauly D., G.I. Murphy (eds), *ICLARM Conference Proceedings* **9**: 195-239.
- Jones R., 1984. Assessing the effects of changes in exploitation pattern using length composition data (with notes on VPA and cohort analysis). *FAO Fisheries Technical Paper*, **256**.
- Kareiva P.M., 1990. Stability from variability. *Nature*, **344**: 111-112.
- Kareiva P.M., G. Odell, 1987. Swarms of predators exhibit prey-taxis if individuals use area-restricted search. *Am. Nat.*, **130**: 233-270.
- Kartas F., J.-P. Quignard, 1984. La fécondité des poissons téléostéens. Masson, Paris, Collection de Biologie des Milieux Marins 5, 121 p.
- Keitt T.H., 1997. Stability and complexity on a lattice: coexistence of species in an individual-based food web model. *Ecol. Model.*, **102**: 243-258.
- Kerr S.R., 1974. Theory of size distribution in ecological communities. *J. Fish. Res. Board Can.*, **31**: 1859-1862.
- Kerr S.R., R.A. Ryder, 1989. Current approaches to multispecies analyses of marine fisheries. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **46**: 528-534.
- Kikkawa J., 1986. Complexity, diversity and stability. *In: Community ecology. Pattern and process*, Kikkawa J., D.J. Anderson (eds.), Blackwell, Oxford: 41-62.
- King A.W., S.L. Pimm, 1983. Complexity, diversity and stability : a reconciliation of theoretical and empirical results. *Am. Nat.*, **122**: 229-239.
- Kirkwood G.P., 1982. Simple models for multispecies fisheries. *In: Theory and management of tropical fisheries*, Pauly D., G. I. Murphy (eds.), Manila, Philippines, *ICLARM Conference Proceedings*, **9**: 83-98.
- Klir G., 1986. Les multiples visages de la complexité. *In: Science et pratique de la complexité: actes du colloque de Montpellier*. La Documentation Française, Paris: 101-120.
- Kooijman S.A.L.M., 1993. Dynamic energy budgets in biological systems. Cambridge University Press, Cambridge, 349p.
- Laevastu T., H. Larkins, 1981. Marine fisheries ecosystem. Its quantitative evaluation and management. Fishing News Books Ltd., Farnham, Surrey England, 162 p.
- Lai M., 1997. UML La notation unifiée de modélisation objet. Applications en java. Masson InterEdition, Paris, 250 p.

- Lapointe M.F., R.M. Peterman, A.D. MacCall, 1989. Trends in fishing mortality rate along with errors in natural mortality rate can cause spurious time trends in fish stock abundances estimated by virtual population analysis (VPA). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **46**(12): 2129-2139.
- Larkin P.A., 1963. Interspecific competition and exploitation. *J. Fish. Res. Board Can.*, **20**(3): 647-678.
- Larkin P.A., 1966. Exploitation in a type of predator-prey relationship. *J. Fish. Res. Board Can.*, **23**: 349-356.
- Larkin P.A., 1977. An epitaph for the concept of maximum sustained yield. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **106**: 1-11.
- Larkin P.A., 1996. Concepts and issues in marine ecosystem management. *Rev. Fish Biol. Fish.*, **6**: 139-164.
- Larkin P.A., C.W. Clark, N. Daan, S. Dutt, V. Hongskull, S.A. Levin, G.G. Newman, D.M. Pauly, G. Radach, H.K. Rosenthal, 1984. Strategies for multispecies management. *In: Exploitation of marine communities*, May R.M. (ed.), Springer Verlag, Berlin: 287-301.
- Lasker R., H.M. Feder, G.H. Theilacker, R.C. May, 1970. Feeding, growth and survival of *Engraulis mordax* larvae reared in the laboratory. *Mar. Biol. (Berl.)*, **5**: 345-353.
- Lauck T., C.W. Clark, M. Mangel, G.R. Munro, 1998. Implementing the precautionary principle in fisheries management through marine reserves. *Ecol. Appl. Special Issue*, **8**(1): 72-78.
- Laurec A., 1993. Etalonnage de l'analyse des cohortes en halieutique. *In: Biométrie et environnement*, Lebreton J.D., B. Hasselain (eds.), Masson, Paris: 205-239.
- Laurec A., J.C. Le Guen, 1981. Dynamique des populations marines exploitées. Tome 1, Concepts et modèles. Publications du CNEXO, Rapports scientifiques et techniques n°45, 118p.
- Lawton J.H., 1990. Species richness and population dynamics of animal assemblages. Patterns in body size : abundance space. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, **330**: 283-291.
- Lawton J., 1994. What do species do in ecosystems. *Oikos*, **71**: 367-374.
- Lawton J.H., V.K. Brown, 1994. Redundancy in ecosystems. *In: Biodiversity and ecosystem function*, Schulze E.-D., H.A. Mooney (eds.), Springer-Verlag, Berlin: 255-270.
- Lepage C., P. Cury, 1997. How spatial heterogeneity influences population dynamics : simulations in SeaLab. *Adaptive Behavior*, **4**(3/4), p.255-281.
- Leslie P.H., 1948. Some further notes on the use of matrices in population mathematics. *Biometrika*, **35**: 213-345.
- Leslie P.H., J.C. Gower 1960. The properties of a stochastic model for two competing species. *Biometrika*, **45**: 316-330.
- Lévêque C., 1997. Biodiversity dynamics and conservation. The freshwater fish of tropical Africa, Cambridge University Press, United Kingdom, 438 p.
- Levin S.A., B. Grenfell, A. Hastings, A.S. Perelson, 1997. Mathematical and computational challenges in population biology and ecosystems science. *Science*, **275**: 334-343.
- Liem K.F., 1990. Aquatic versus terrestrial feeding modes: possible impacts on the trophic ecology of vertebrates. *Amer. Zoolog.*, **30**: 209-221.
- Lindeman R.L., 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology*, **23**: 399-418.
- Liu J., P.S. Ashton, 1998. FORMOSAIC : an individual-based spatially explicit model for simulating forest dynamics in landscape mosaics. *Ecol. Model.*, **106**: 177-200.
- Lomnicki A., 1988. Population ecology of individuals. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 223 p.

- Lomnicki A., 1992. Population ecology from the individual perspective. *In: Individual-based models and approaches in ecology*, DeAngelis D.L., L.J. Gross (eds.), Chapman and Hall: 3-17.
- Lomnicki A., 1999. Individual-based models and the individual-based approach to population ecology. *Ecol. Model.*, **115**: 191-198.
- Longhurst A.R., D. Pauly, 1987. Ecology of tropical oceans. Academic Press, London, 406 p.
- Loreau M., 1996. Biodiversité et fonctionnement des écosystèmes: vers une nouvelle synthèse écologique. *Médecine/Sciences*, **12**: 169-172.
- Loreau M., N. Behera, 1999. Phenotypic diversity and stability of ecosystem processes. *Theor. Pop. Biol.*, **56**: 29-47.
- 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.
- Loucks R.H., W. Sutcliffe, 1978. A simple fish population model including environmental influence for two western Atlantic shelf stocks. *J. Fish. Res. Bd Canada*, **35**(3): 279-295.
- Lundvall D., R. Svanbäck, L. Persson, P. Byström, 1999. Size-dependent predation in piscivores: interactions between predator foraging and prey avoidance abilities. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **56**: 1285-1292.
- MacArthur R., 1955. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology*, **36**: 533-536.
- MacCall A.D., 1990. Dynamic geography of marine fish populations. University of Washington Press, 153 p.
- Madenjian C.P., S.R. Carpenter, 1991. Individual-based model for growth of young-of-the-year walleye: a piece of recruitment puzzle. *Ecol. Appl.*, **1**: 268-279.
- Magurran A.E., 1988. Ecological diversity and its measurement. Croom Helm, London, 179 p.
- Majkowski J., J.M. Ridgeway, D.R. Miller, 1981. Multiplicative sensitivity analysis and its role in development of simulation models. *Ecol. Model.*, **12**: 191-208.
- Maley C.C., H. Caswell, 1993. Implementing i-state configuration models for population dynamics: an object-oriented programming approach. *Ecol. Model.*, **68**: 75-89.
- Man A., R. Law, N.V.C. Polunin, 1995. Role of marine reserves in recruitment to reef fisheries: a metapopulation model. *Biol. Conserv.*, **71**: 197-204.
- Mann K.H., J.R.N. Lazier, 1991. Dynamics of marine ecosystems. Biological-Physical interactions in the oceans. Blackwell Scientific Publications, Boston, 466 p.
- Margalef R., 1968. Perspectives in ecological theory, University of Chicago, Chicago.
- Marr J.C., G. Campleman, W.R. Murdoch, 1976. An analysis for the present and recommendations for the future development and management policies programmes and institutional arrangements, Kingdom of Thailand. FAO/UNDP South China Sea Fisheries Development Programme, Manila. SCS/76/WP/45.
- Marshall N.B., 1971. Explorations in the life of fishes. Harvard University Press, Cambridge, Mass., 204p.
- Martinez N.D., 1996. Defining and measuring functional aspects of biodiversity. *In: Biodiversity. A biology of numbers and difference*, Gaston K.J. (ed.), Blackwell Science, Oxford: 114-148.
- Maurer B.A., 1999. Untangling ecological complexity. The macroscopic perspective. University of Chicago Press, Chicago, 251p.
- Maury O., D.Gascuel, 1999. SHADYS, a GIS based numerical model of fisheries. Example application: the study of a marine protected area. *Aquat. Living Res.*, **12**(2): 77-88.

- Maury O., D. Gascuel, A. Fonteneau, A.L. De Rosa, à paraître. Hierarchical organization of environmental forcing on Atlantic Yellowfin population. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*
- May R.M., 1972. Will a large complex system be stable? *Nature*, **238**: 413-414.
- May R.M., 1974. Stability and complexity in model ecosystems. Princetown University Press, Princetown, New Jersey, USA.
- May R.M. (ed.), 1984. Exploitation of marine communities. Springer-Verlag, Berlin: 370 p.
- May R.M., J.R. Beddington, C.W. Clark, S.J. Holt, R.M. Laws, 1979. Management of multispecies fisheries. *Science*, **205**: 267-277.
- McCann K., 2000. The diversity-stability debate. *Nature*, **405**(11): 228-233.
- McCann K., A. Hastings, G.R. Huxel, 1998. Weak trophic interactions and the balance of Nature. *Nature*, **395**: 794-798.
- McCarthy M.A., L.R. Ginzburg, H.R. Akçakaya, 1995. Predator interference across trophic chains. *Ecology*, **76**(4): 1310-1319.
- McGillivray C.W., J.P. Grime, 1995. Testing predictions of the resistance and resilience of vegetation subjected to extreme events. *Funct. Ecol.*, **9**: 640-649.
- McNamara J.M., A.I. Houston, 1994. The effect of change in foraging options on intake rate and predation rate. *Am. Nat.*, **144**(6): 978-1000.
- McNaughton S.J., 1977. Diversity and stability of ecological communities: a comment on the role of empiricism in ecology. *Am. Nat.*, **111**: 515-525.
- McNaughton S.J., 1978. Stability and diversity of ecological communities. *Nature*, **274**, 251-253.
- McNaughton S.J., 1994. Biodiversity and function of grazing ecosystems. In: Biodiversity and ecosystem function, E.-D. Schulze, H.A. Mooney (eds.), Springer-Verlag, Berlin: 361-383.
- Mercer M.C., 1982. Multispecies approaches to fisheries management advice. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.*, **59**: 169 p.
- Mesterton-Gibbons M., 1988. On the optimal policy for combining harvesting of predator and prey. *Natural Resource Modeling*, **3**(1): 63-89.
- Mesterton-Gibbons M., 1996. A technique for finding optimal two-species harvesting policies. *Ecol. Model.*, **92**: 235-244.
- Metz J.A.J., A.M. De Roos, 1992. The role of physiologically structured population models within a general individual-based modeling perspective. In: Individual-based models and approaches in ecology: Populations, communities, and ecosystems, DeAngelis D.L., M.J. Gross (eds.), Chapman and Hall, New York: 88-111.
- Metz J.A.J., O. Dieckmann, (eds.), 1986. The dynamics of physiological structured populations. Lecture notes in biomathematics n°68. Springer-Verlag, Berlin.
- Meyer M., M.J. Smale, 1991. Predation patterns of demersal teleosts from the Cape South and west coasts of South Africa. 1. Pelagic predators. *S. Afr. J. mar. Sci.*, **10**: 173-191.
- Michalski J., R. Arditi, 1995a. Food webs with predator interference. *Journal of Biological Systems*, **3** (2): 323-330.
- Michalski J., R. Arditi, 1995b. Food web structure at equilibrium and far from it : is it the same ? *Proc. R. Soc. Lond. B*, **259**, 217-222.
- Michalski J., R. Arditi, 1999. The complexity-stability problem in food web theory. What can we learn from exploratory models? In: Advances in environmental and ecological modelling, Weill A. (ed.), Elsevier, Paris: 1-20.

- Miller T.J., L.B. Crowder, J.A. Rice, E.A. Marshall, 1988. Larval size and recruitment mechanisms in fishes: toward a conceptual framework. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **5**: 1657-1670.
- Mills L.S., M.E. Soulé, D.F. Doak, 1993. The keystone-species concept in ecology and conservation. *BioScience*, **43**(4): 219-224.
- Misund O.A., 1993. Dynamics of moving masses: variability in packing density, shape, and size among herring, sprat and saithe schools. *ICES J. Mar. Sci.* **50**: 145-160.
- Mito K., 1972. Food relationships among benthic fish populations in the Bering Sea. Hokkaido Univ. Grad. School, Hakodate, Japon, MS Thesis, 135 p.
- Mittelbach G.G., L. Persson, 1998. The ontogeny of piscivory and its ecological consequences. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **55**: 1454-1465.
- Molofsky J., R. Durrett, J. Dushoff, D. Griffeth, S. Levin, 1999. Local frequency dependence and global coexistence. *Theor. Pop. Biol.*, **55**(3): 270-282.
- Morin E., 1990. Introduction à la pensée complexe. ESF Editeur, Paris, 158 p.
- Morse D.R., J.H. Lawton, M.M. Dodson, M.H. Williamson, 1985. Fractal dimension of vegetation and the distribution of arthropod body lengths. *Nature*, **314**: 731-733.
- Muller P.A., 1997. Modélisation objet avec UML. Eyrolles, Paris, 421p.
- Murawski S.A., 1991. Can we manage our multispecies fisheries ? *Fisheries*, **16**(5): 5-13.
- Murawski S.A., J.S. Idoine, 1992. Multispecies size composition: a conservative property of exploited fishery systems? *J. Northw. Atl. Fish. Sci.*, **14**: 79-85.
- Murawski S.A., A.M. Lange, J.S. Idoine, 1991. An analysis of technological interactions among Gulf of Maine mixed-species fisheries. *ICES Mar. Sci. Symp.* **193**: 237-252.
- Murdoch W.W., E. McCauley, R.M. Nisbet, S.C. Gurney, A.M. de Roos, 1992. Individual-based models : combining testability and generality. *In: Individual-based models and approaches in ecology: Populations, communities, and ecosystems*, DeAngelis D.L., M.J. Gross (eds.), Chapman and Hall, New York: 18-35.
- Murray J.D., 1989. Mathematical biology. Biomathematics texts. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg, 767p.
- Naeem S., S. Li, 1997. Biodiversity enhances ecosystem reliability. *Nature*, **390**: 507-509.
- Naeem S., L.J. Thompson, S.P. Lawler, J.H. Lawton, R.M. Woodfin, 1994. Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature*, **368**: 734-737.
- Neilson J.D., R.I. Perry, 1990. Diel vertical migrations of marine fishes: an obligate of facultative process? *Adv. Mar. Biol.*, **26**: 115-169.
- Neuenfeldt S., F.W. Köster, 2000. Trophodynamic control on recruitment success in Baltic cod: the influence of cannibalism. *ICES J. Mar. Sci.*, **57**(2): 300-309.
- Newman G.G., 1984. Management techniques for multispecies fisheries. *In: Exploitation of marine communities*, May R.M. (ed.), Springer-Verlag, Berlin: 313-333.
- Newton I., 1967. The adaptive radiation and feeding ecology of some British finches. *Ibis*, **109**: 33-98.
- Noy-Meir I., 1981. Theoretical dynamics of competitors under predation. *Oecologia*, **50**: 277-284.
- Odum E.P., 1969. The strategy of ecosystem development. *Science*, **164**: 262-270.
- Odum W.E., E.J. Herald, 1975. The detritus-based food web of an estuarine mangrove community. *In: Estuarine Research*, Vol. 1, Cronin L.E. (ed.), Academic Press, New York: 265-286.
- Pacala S.W., J.A. Silander, 1990. Field tests of neighborhood population dynamics models of two annual weed species. *Ecol. Monogr.*, **60**: 113-134.

- Paine R.T., 1966. Food web complexity and species diversity. *Am. Nat.*, **100**: 65-75.
- Paine R.T., 1969. A note on trophic complexity and community stability. *Am. Nat.*, **103**: 91-93.
- Paine R.T., 1980. Food webs : linkage, interaction strength and community infrastructure. The third Tansley lecture. *Journal of Animal Ecology*, **49**: 667-685.
- Paradis A.R., M. Pepin, P. Pépin, 1999. Disentangling the effects of size-dependent encounter and susceptibility to predation with an individual-based model for fish larvae. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **56**: 1562-1575.
- Park J., S.H. Cousins, 1995. Soil biological health and agro-ecological change. *Agriculture, ecosystems and environment*, **56**: 137-148.
- Pauly D., 1979. Theory and management of tropical multispecies stocks: a review, with emphasis on the Southeast Asian demersal fisheries. *ICLARM Studies and Reviews*, **1**: 35p.
- Pauly D., V. Christensen, 1995. Primary production required to sustain global fisheries. *Nature*, **374**: 255-257.
- Pauly D., V. Christensen, J. Dalsgaard, R. Froese, F. Torres Jr, 1998. Fishing down marine food webs. *Science*, **279**: 860-863.
- Pauly D., J. Moreau, 1997. Méthodes pour l'évaluation des ressources halieutiques. Collection Polytech de l'I.N.P. de Toulouse, Cépaduès Editions, Toulouse, 288p.
- Payne A.I.L., B. Rose, R.W. Leslie, 1987. Feeding on hake and a first attempt at determining their trophic role in the south african west coast marine environment. In : The Benguela and comparable ecosystems, Payne A.I.L., J.A. Gulland, K.H. Brinks (eds.), *S. Afr. J. mar. Sci.*, **5**: 471-501.
- Perry G., E.R. Pianka, 1997. Animal foraging : past, present and future. *TREE*, **12**(9), 360-364.
- Persson L., S. Diehl, 1990. Mechanistic individual-based approaches in the population/community ecology of fish. *Ann. Zool. Fennici*, **27**: 165-182.
- Peters R.H., 1983. The ecological implications of body size. Cambridge University Press, Cambridge, 329p.
- Pielou E.C., 1969. An introduction to mathematical ecology. Wiley Interscience, New York, 283 p.
- Pimm S.L., 1979. Complexity and stability: another look at MacArthur's original hypothesis. *Oikos*, **33**: 351-357.
- Pimm S.L., 1984. The complexity and stability of ecosystems. *Nature*, **307**: 321-326.
- Pimm S.L., 1986. Community stability and structure. In: Conservation biology- the science of scarcity and diversity, Soulé M.E. (ed.), Sinauer Associates inc., Sunderland, Massachusetts: 309-329.
- Pimm S.L., 1991. The balance of Nature? Ecological issues in the conservation of species and communities. The University of Chicago Press, Chicago, 434 p.
- Pimm S.L., J.H. Lawton, 1978. On feeding on more than one trophic level. *Nature*, **275**: 542-544.
- Pimm S.L., J.A. Rice, 1987. The dynamics of multispecies, multi-life stage models of aquatic food webs. *Theor. Popul. Biol.*, **32**: 303-325.
- Pitcher T.J., 1983. Heuristic definitions of shoaling behaviour. *Anim. Behav.*, **31**: 611-613.
- Pitcher T.J., A.E. Magurran, J.L. Edwards, 1985. Schooling mackerel and herring choose neighbours of similar size. *Mar. Biol.*, **86**: 319-322.
- Plan Development Team, 1990. The potential of marine fishery reserves for reef fish management in the U.S. Southern Atlantic. Washington, DC: NOAA, NMFS-SEFC-261, 40 p.

- Polacheck T., 1990. Year around closed areas as a management tool. *Natural Resource Modeling*, **4**(3): 327-353.
- 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., 1976. The effect of biological interaction on the theory of mixed fisheries. *Int. Comm. Northw. Atlant. Fish. Sel. Pap.*, **1**: 157-162.
- Pope J.G., 1979. A modified cohort analysis in which constant natural mortality is replaced by estimates of predation levels. *ICES C.M.* 1979/H, 16 p.
- Pope J.G., 1989. Multispecies extensions to age-structured assessment models. *Am. Fish. Soc. Symp.*, **6**: 102-111.
- Pope J.G., 1991. The ICES Multispecies Assessment Working Group: evolution, insights, and future problems. *ICES mar. Sci. Symp.*, **193**: 22-33.
- Pope J.G., B.J. Knights, 1982. Simple models of predation in multi-age multispecies fisheries for considering the estimation of fishing mortality and its effects. *In: Multispecies approaches to fisheries management advice*, Mercer M.C. (ed.), *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.*, **59**: 64-69.
- Pope J.G., T.K. Stokes, S.A. Murawski, S.I. Idoine, 1988. A comparison of fish size-composition in the North Sea and on Georges Bank. *In: Ecodynamics, contributions to theoretical ecology*, Wolff W., C.J. Soeder, F.R. Drepper (eds.), Springer-Verlag, Berlin: 146-152.
- Power M.E., D. Tilman, J.A. Estes, B.A. Menge, W.J. Bond, L.S. Mills, G. Daily, J.C. Castilla, J. Lubchenco, R.T. Paine, 1996. Challenges in the quest for keystones. *BioScience*, **46**(8): 609-620.
- Punt A.E., R.W. Leslie, S.E. Du Plessis, 1992. Estimation of the annual consumption of food by cape hake *Merluccius capensis* and *M. paradoxus* off the south african west coast. *In: Benguela Trophic Functioning*, Payne A.I.L., Brink K.H., Mann K.H., Hilborn R. (eds.). *S. Afr. J. mar. Sci.*, **12**: 611-634.
- Pyke G.H., 1984. Optimal foraging theory: a critical review. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **15**: 523-575.
- Quinn J.F., S.R. Wing, L.W. Botsford, 1993. Harvest refugia in marine invertebrate fisheries: models and applications of the red sea urchin, *Stongylocentrotus franciscanus*. *Am. Zool.*, **33**: 537-550.
- Ragozin D.L., G. Brown, 1985. Harvest policies and nonmarket valuation in a predator-prey system. *J. Environ. Econ. Manage.*, **12**: 155-168.
- Ralston S., J.J. Polovina, 1982. A multispecies analysis of the commercial deep-sea handline fishery in Hawaii. *Fish. Bull.*, **74**: 990-994.
- Reiss M.J., 1989. The allometry of growth and reproduction. Cambridge University Press, Cambridge.
- Renshaw E., 1991. Modelling biological populations in space and time. *Cambridge studies in mathematical biology*. Cambridge University Press, Cambridge, 403p.
- Reznick D.N., 1993. Norms of reaction in fishes. *In: The exploitation of evolving resources*, Stokes T.K., J.M. McGlade, R. Law (eds.), Proceedings of an international conference, Jülich, Germany, september 3-5 1991. Lecture Notes in Biomathematics, Springer-Verlag, Berlin, Germany : 72-90.
- Rice J., 1995. Food web theory, marine food webs, and what climate change may do to northern marine fish populations. *In: Climate change and northern fish populations*, Beamish R.J. (ed.), *Can. Spec. Public. Fish. Aquat. Sci.*, **121**: 561-568.

- Rice J., H. Gislason, 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.
- Rice J.A., T.J. Miller, K.A. Rose, L.B. Crowder, E.A. Marschall, A.S. Trebitz, D.L. DeAngelis, 1993. Growth rate variation and larval survival: inferences from an individual-based size-dependent predation model. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **50**: 133-142.
- Richards L.J., J.-J. Maguire, 1998. Recent international agreements and the precautionary approach: new directions for fisheries management science. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **55**: 1545-1552.
- Riffenburgh R.H., 1969. A stochastic model of interpopulation dynamics in marine ecology. *J. Fish. Res. Board. Can.*, **26**: 2843-2880.
- Roberts C.M., 1997. Ecological advice for the global fisheries crisis. *TREE*, **12**(1): 35-38.
- Roberts C.M., 1998. Sources, sinks, and the design of marine reserves networks. *Fisheries*, **23**(7):16-19.
- Roberts C.M., N.V.C. Polunin, 1993. Marine reserves: simple solutions to managing complex fisheries ? *Ambio*, **22**: 363-368.
- Rochet M.J., 1998. Short-term effects of fishing on life history traits of fishes. *ICES J. mar. Sci.*, **55**: 371-391.
- Rochet M.-J., J.-C. Poulard, J. Boucher, 1997. Analysis of the spatial and temporal variability of the size spectrum of the fish community in the Bay of Biscay, 1987-1995. Working Paper to 1997 ICES Working Group on Ecosystem Effects of Fishing, 14 p.
- Rose K.A., J.H. Cowan, 1993. Individual-based model of young-of-the-year striped bass-population dynamics: I. Model description and baseline simulations. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, **122**: 415-438.
- Rose K.A., S.W. Christensen, D.L. DeAngelis, 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.
- Rose K.A., E.S. Rutherford, D.S. McDermot, J.L. Forney, E.L. Mills, 1999a. Individual-based model of yellow perch and walleye populations in Oneida Lake. *Ecol. Monogr.*, **69**(2): 127-154.
- Rose K.A., J.H. Cowan Jr, M.E. Clark, E.D. Houde, S.-B. Wang, 1999b. An individual-based model of bay anchovy population dynamics in the mesohaline region of Chesapeake Bay. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **185**: 113-132.
- Rose K.A., J.A. Tyler, D. SinghDermot, E.S. Rutherford, 1996. Multispecies modeling of fish populations. *In: Computers in Fisheries Research*. B.A. Megrey et E. Moksness (eds.), Chapman et Hall, Londres, p. 195-222.
- Rowley R.J., 1994. Case studies and reviews, marine reserves in fisheries management. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosys.*, **4**: 233-254.
- Russ G.R., A.C. Alcalá, 1990. A direct test of the effects of protective management on abundance and yield of tropical marine resources. *J. Cons. Int. Explor. Mer*, **46**: 40-47.
- Russel F.S., 1976. The eggs and planktonic stages of British marine fishes. Academic Press, London, 524 p.
- Sainsbury K.J., 1988. The ecological basis of multispecies fisheries, and management of a demersal fishery in tropical Australia. *In: Fish Population Dynamics (Second Edition)*, Gulland J.A. (ed.), John Wiley and Sons Ltd: 349-382.
- Saporta G., 1990. Probabilités, analyse de données et statistique. Editions Technip, Paris, 493p.

- Scheffer M., J.M. Baveco, D.L. DeAngelis, K.A. Rose, E.H. van Nes, 1995. Super-individuals a simple solution for modelling large populations on an individual basis. *Ecol. Model.*, **80**: 161-170.
- Scherrer B., 1984. Biostatistiques. Gaëtan Morin éditeur, Montréal, 850p.
- Schmidt-Nielsen K., 1984. Scaling. Why is animal size so important? Cambridge University Press, Cambridge, 241p.
- Schoener T.W., 1982. The controversy over interspecific competition. *American Scientist*, **70**: 586-595.
- Schoener T.W., 1989. Food webs from the small to the large. *Ecology*, **70**: 1559-1589.
- Schulze E.-D., H.A. Mooney, 1994. Ecosystem function of biodiversity: a summary. In: Biodiversity and ecosystem function, Schulze E.-D., H.A. Mooney (eds.), Springer-Verlag, Berlin: 497-510.
- Shaefer M.B., 1954. Some aspects of the dynamics of populations important to the management of commercial marine fisheries. *Bull. Inter-Am. Trop. Tuna Comm.*, **1**: 27-56.
- Shannon L.J., P. Cury, MS. The functional role of small pelagic fish in the southern Benguela upwelling system: indices of interaction strength, functional impact and functional similarity.
- Shannon L.J., A. Jarre-Teichmann, 1999. A model of the trophic flows in the northern Benguela upwelling system during the 1980s. *S. Afr. J. mar. Sci.*, **21**: 349-366.
- Shannon L.J., A. Jarre-Teichmann, P. Cury, 2000. Comparing trophic flows and effects of fishing on the Southern Benguela ecosystem during two decades. *ICES J. Mar. Sci.*, **57**, sous presse.
- Shapiro S.S., M.B. Wilk, 1965. An analysis of variance test for normality (complete samples). *Biometrika*, **52**: 591-611.
- Sheldon R.W., A. Prakash, W.H. Sutcliffe, 1972. The size distribution of particles in the ocean. *Limnol. Oceanogr.*, **17**: 327-340.
- Sheldon R.W., W.H. Sutcliffe Jr., M.A. Paranjape, 1977. Structure of pelagic food chain and relationship between plankton and fish production. *J. Fish. Res. Board Can.*, **34**: 2344-2353.
- Shin Y.-J., P. Cury, 1999. OSMOSE: a multispecies individual-based model to explore the functional role of biodiversity in marine ecosystems. In: Ecosystem approaches for fisheries management, University of Alaska Sea Grant, Fairbanks: 593-607.
- Shin Y.-J., P. Cury, à paraître. From multispecies to biodiversity modelling: an alternative approach. In: Sustainable management of fishery resources in the Gulf of Guinea, Blackwell Science.
- Shin Y.-J., P. Cury, accepté. Exploring fish community dynamics through size-dependent trophic interactions using a spatialized individual-based model. *Aquatic Living Resources*.
- Shin Y.-J., P. Cury, accepté. Etude de l'impact des refuges marins pour la gestion des pêcheries multispécifiques. Simulations avec les modèle OSMOSE. In: Les espaces de l'halieutique, 4ème Forum Halieumétrique, Rennes 29/06 au 01/07/99, Edition IRD.
- Shin Y.-J., P. Cury, accepté. OSMOSE, un modèle individus-centré spatialement explicite des dynamiques halieutiques multispécifiques. In: Les espaces de l'halieutique, 4ème Forum Halieumétrique, Rennes 29/06-01/07/99, Edition IRD.
- Shin Y.-J., P. Cury, accepté. Simulation of the effects of Marine Protected Areas on yield and diversity using a multispecies, spatially explicit, individual-based model. In: Spatial processes in marine fisheries, University of Alaska Sea Grant, Fairbanks.
- Shin Y.-J., P. Cury, en préparation. Do size spectra matter for ecosystems functioning and exploitation? An individual-based modelling approach. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*.
- Shin Y.-J., M.-J. Rochet, 1998. A model for the phenotypic plasticity of North Sea herring growth in relation to trophic conditions. *Aquat. Living Resour.*, **11**(5): 305-358.

- Shugart H.H., D.C. West, 1977. Development of an Appalachian deciduous forest succession model and its application to assessment of the impact of the chestnut blight. *J. Environ. Manage.*, **5**: 161-179.
- Silvert W., T. Platt, 1978. Energy flux in the pelagic ecosystem: a time-dependent equation. *Limnol. Oceanogr.*, **23**: 813-816.
- Silvertown J., M.E. Dodd, K. McConway, J. Potts, M. Crawley, 1994. Rainfall, biomass variation, and community composition in the Park Grass Experiment. *Ecology*, **75**: 2430-2437.
- Simberloff D., 1988. The contribution of population and community biology to conservation science. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **19**: 473-511.
- Simberloff D., 1991. Keystone species and community effects of biological introductions. In: Assessing ecological risks of biotechnology, Ginzberg L.R. (ed.), Butterworth-Heinemann, Stoneham: 1-19.
- Sinclair M., 1988. Marine populations. An essay on population regulation and speciation. *Books in recruitment oceanography*. Washington Sea Grant press, Seattle, 252p.
- Sissenwine M.P., 1984. Why do fish populations vary? In: Exploitation of marine communities, May R.M. (ed.), Springer-Verlag, Berlin: 59-94.
- Slobodkin L., 1972. Growth and regulation of animal populations. Holt, Reinhart and Winston, New York, 184p.
- Smetacek V., 1999. Revolution in the ocean. Victor Hensen realized that in the sea the very small feed the very large. *Nature*, **401**: 647.
- Sokal R.R., F.J. Rohlf, 1995. Biometry. The principle and practice of statistics in biological research. Third edition. W.H. Freeman and company, New York, 867p.
- Solbrig O.T., 1994. Plant traits and adaptive strategies: their role in ecosystem function. In: Biodiversity and ecosystem function, Schulze E.-D., H. A. Mooney (eds.), Springer-Verlag, Berlin: 97-116.
- Sparholt H., 1987. A suggestion for residual natural mortalities, M1, to be used in the North Sea MSVPA model. *ICES C.M.* 1987/G:53, 17 p.
- Sparholt H., 1990. Improved estimates of the natural mortality rate of nine commercially important fish species included in the North Sea Multispecies VPA model. *J. Cons. Int. Explor. Mer.*, **46**: 211-223.
- Sparholt H., 1991. Multispecies assessment of Baltic fish stocks. *ICES mar. Sci. Symp.*, **193**: 64-79.
- Sparre P., 1984. A computer program for estimation of food suitability coefficients from stomach content data and multispecies VPA. *ICES C.M.* 1984/G:25: 60 p.
- 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.
- Steele J.H., 1991. Marine functional diversity. Ocean and land ecosystems may have different time scale for their responses to change. *BioScience*, **41**(7), 470-474.
- Stokes T.K., 1992. An overview of the North Sea multispecies work in ICES. In: Benguela Trophic Functioning, Payne A.I.L., Brink K.H., Mann K.H., Hilborn R. (eds.). *S. Afr. J. mar. Sci.*, **12**: 1051-1060.
- Ströbele W.J., H. Wacker, 1991. The concept of sustainable yield in multi-species fisheries. *Ecol. Model.*, **53**: 61-74.
- Sutcliffe W.H., K. Drinkwater, B.S. Muir, 1977. Correlations of fish catch and environmental factors in the Gulf of Maine. *J. Fish. Res. Board Can.*, **34**: 19-30.

- Tassi P., 1985. Méthodes statistiques. Economica, Collection Economie et Statistiques Avancées, Paris, 369 p.
- Tegner M.J., P.K. Dayton, 1999. Ecosystem effects of fishing. *TREE*, **14**(7), 261-262.
- Terborgh J., 1986. Keystone plant resources in the tropical forest. *In: Conservation biology- the science of scarcity and diversity*, Soulé M.E. (ed.), Sinauer Associates inc., Sunderland, Massachusetts: 330-344.
- 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.
- Ticco P.C., 1995. The use of marine protected areas to preserve and enhance marine biological diversity: a case study approach. *Coastal Management*, **23**: 309-314.
- Tilman D., 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology*, **75**(1): 2-16.
- Tilman D., 1996. Biodiversity: population versus ecosystem stability. *Ecology*, **77**(2): 350-363.
- Tilman D., 1999. The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. *Ecology*, **80**(5): 1455-1474.
- Tilman D., J.A. Downing, 1994. Biodiversity and stability in grasslands. *Nature*, **367**: 363-365.
- Tilman D., C.L. Lehman, C.E. Bristow, 1998. Diversity-stability relationships: statistical inevitability or ecological consequence? *Am. Nat.*, **151**(3): 277-282.
- Tregonning K., A. Roberts, 1979. Complex systems which evolve towards homeostasis. *Nature*, **281**: 563-564.
- Tuljapurkar S., H. Caswell (eds.), 1996. Structured-population models in marine, terrestrial, and freshwater systems. Chapman and Hall, New York, 643p.
- Tyler J.A., K.A. Rose, 1994. Individual variability and spatial heterogeneity in fish population models. *Rev. Fish Biol. Fish.*, **4**: 91-123.
- Tyler J.A., K.A. Rose, 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., V. Grimm, 1996. Individual-based modelling in ecology: what makes the difference? *TREE*, **11**(10): 437-441.
- Ulanowicz R.E., C.J. Puccia, 1990. Mixed trophic impacts in ecosystems. *Coenoses*, **5**: 7-16.
- Ursin E., 1973. On the prey size preferences of cod and dab. *Meddr Danm. Fisk.- og Havunders*, **7**: 85-98.
- Ursin E., 1977. Multispecies fish stock assessment for the North Sea 1960-1979. *ICES C.M.* 1978/G:47.
- Ursin E., 1982. Multispecies Fish Stock and Yield Assessment in ICES. *In: Multispecies approaches to fisheries management advice*, Mercer M.C. (ed.), *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.*, **59**: 39-47.
- Uzars D., M. Plikshs, 2000. Cod (*Gadus morhua* L.) cannibalism in the Central Baltic: interannual variability and influence of recruit abundance and distribution. *ICES J. Mar. Sci.*, **57**(2): 324-329.
- Valdes E.S., P.A. Shelton, M.J. Armstrong, J.G. Field, 1987. Cannibalism in south african anchovy : egg mortality and egg consumption rates. *In: The Benguela and comparable ecosystems*, Payne A.I.L., J.A. Gulland, K.H. Brinks (eds.), *S. Afr. J. mar. Sci.*, **5**: 613-622.
- Van Winkle W., K.A. Rose, R.C. Chambers, 1993. Individual-based approach to fish population dynamics: an overview. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **122**: 397-403.

- Vane-Wright R.I., C.J. Humphries, P.H. Williams, 1991. What to protect? - Systematics and the agony of choice. *Biol. Conserv.*, **55**: 235-254.
- Venables W.N., B.D. Ripley, 1999. Modern applied statistics with S-PLUS. Third edition. Springer, *Statistics and Computing*, New York, 501p.
- Verhulst P.F., 1838. Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. *Correspondances Mathématiques et Physiques*, **10**: 113-121.
- Večina A.F., 1985. Empirical relationships between predator and prey size among terrestrial vertebrate predators. *Oecologia* (Berl.), **67**: 555-565.
- Volterra V., 1926. Variations and fluctuations of the numbers of individuals in animal species living together. Réédition traduite. In: Animal ecology, Chapman R.N. (ed.), McGraw Hill, New York: 409-448.
- Von Bertalanffy L., 1938. A quantitative theory of organic growth (Inquiries on growth laws. II). *Hum. Biol.*, **10**(2): 181-213.
- Von Bertalanffy L., 1957. Quantitative laws in metabolism and growth. *The Quarterly Review of Biology*, **32**(3) : 217-231.
- Walker B., 1992. Biodiversity and ecological redundancy. *Conserv. Biol.*, **6**: 18-23.
- Walker N.D., J. Taunton-Clark, J. Pugh, 1984. Sea temperatures off the South African west coast as indicators of Benguela warm events. *S. Afr. J. mar. Sci.*, **80**(2): 72-77.
- Walters C., V. Christensen, D. Pauly, 1997. Structuring dynamic models of exploited ecosystems from trophic mass-balance assessments. *Rev. Fish Biol. Fish.*, **7**: 139-172.
- Wespestad V.G., L.W. Fritz, W.J. Ingraham, B.A. Megrey, 2000. On relationships between cannibalism, climate variability, physical transport, and recruitment success of Bering Sea walleye pollock (*Theragra chalcogramma*). *ICES J. Mar. Sci.*, **57**(2): 272-278.
- Wilén J., G. Brown, 1986. Optimal recovery paths for perturbations of trophic level bioeconomic systems. *J. Environ. Econ. Manage.*, **13**: 225-234.
- Wilson D.S., 1975. The adequacy of body size as a niche difference. *Amer. Natur.*, **109**: 769-784.
- Wilson J.A., J. French, P. Kleban, S. R. McKay, R. Townsend, 1991a. Chaotic dynamics in a multiple species fishery: a model of community predation. *Ecol. Model.*, **58**: 303-322.
- Wilson J.A., P. Kleban, S.R. McKay, R.E. Townsend, 1991b. Management of multispecies fisheries with chaotic population dynamics. *ICES mar. Sci. Symp.*, **193**: 287-300.
- Winemiller K.O., 1995. Aspects structurels et fonctionnels de la biodiversité des peuplements de poissons. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, **337/338/339**: 23-45.
- Wissinger S.A., 1992. Niche overlap and the potential for competition and intraguild predation in size-structured populations. *Ecology*, **73**:1431-1444.
- Yachi S., M. Loreau, 1999. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: the insurance hypothesis. *Proc. Nation. Acad. Sci. USA*, **96**: 1463-1468.
- Yodzis P., 1994. Predator-prey theory and management of multispecies fisheries. *Ecol. Appl.*, **4**(1): 51-58.