

strength of two Brook trout populations. *Wisconsin Academy of Sciences, Arts and Letters*, 57, 135-153. — WOTTON (R.J.) (1973). — The effect of size of food ration on egg production in the female Three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. *J. Fish. Biol.*, 5, 89-96. — YOUNG (A.K.), TYTLER (P.), HOLLIDAY (F.G.T.) & MACFARLANE (A.) (1972). — A small sonic tag for measurement of locomotor behaviour in fish. *J. Fish. Biol.*, 4, 57-66. — ZAWISZA (J.) & BACKIEL (T.) (1970). — Gonad development, fecundity and egg survival in *Coregonus albula* L., pp. 363-397. In LINDSEY (C.C.) & WOOD (C.S.) (Ed.). *Biology of Coregonid Fishes*. University of Manitoba Press, Winnipeg, Canada. — ZIPPIN (C.) (1958). — The removal method of population estimation. *J. Wildl. Manag.*, 22, 82-90.

## CHAPITRE IX

DYNAMIQUE DES POPULATIONS  
EXPLOITÉES DE POISSONS

par

Jacques DAGET et Jean Claude LE GUEN

La Dynamique des stocks exploités, discipline qui prend de plus en plus d'importance en Biologie halieutique, a pour objectif essentiel de décrire l'évolution des stocks de Poissons, de Crustacés ou de Mollusques, exploités par l'homme afin :

- d'annoncer une ou plusieurs années d'avance quel sera le rendement de la pêche de telle ou telle espèce;
- d'indiquer comment obtenir le meilleur rendement tout en maintenant le stock à son niveau optimal de production;
- éventuellement de proposer toutes mesures ou réglementations propres à enrayer le déclin d'un stock et à en favoriser la reconstitution.

On reviendra plus loin en détail sur la notion fondamentale de stock unité, sur la distinction entre population et stock et sur les conséquences à en tirer concernant les problèmes de l'échantillonnage. Disons seulement pour l'instant que dans une pêcherie géographiquement limitée, l'ensemble d'une population exploitée se compose de deux parties : l'une qui est vulnérable aux engins de capture autorisés, c'est le stock exploité; l'autre qui échappe aux engins de capture et qui peut comprendre notamment les stades larvaires et les juvéniles. Chacune de ces deux parties de population possède sa propre dynamique mais nous ne traiterons ici que celle relative à la partie exploitée, la seule qui soit directement influencée par le facteur pêche. Un exemple fera mieux saisir cette distinction entre population et stock exploité.

En Mer du Nord, les Plies (*Pleuronectes platessa*) se reproduisent dans les zones côtières peu profondes où le chalutage est impraticable. Les jeunes quittent ces zones de refuge vers 3-4 ans (3,7 en moyenne) pour gagner les bancs où s'exerce la pêche. On dira que l'âge au recrutement, c'est-à-dire l'âge auquel les

ORSTOM Fonds Documentaire

N° : 42512x1

Cote : B.

individus entrent dans la phase exploitable et deviennent disponibles pour la pêche, est de 3,7 ans en moyenne. Mais pour éviter une surexploitation abusive du stock, la taille minimale des mailles de chaluts a été fixée réglementairement à 140 mm. Il en résulte que l'âge moyen à partir duquel les Plies sont capturées est de 5,5 ans. Sur les lieux de pêche, la population entre 3,7 et 5,5 ans est disponible, car si l'on réduisait les mailles des chaluts on pourrait l'exploiter, mais elle n'est pas vulnérable. Dans les conditions de pêche actuelles c'est donc seulement à partir de l'âge moyen de 5,5 ans que tous les individus de la population font partie du stock exploité.

On peut schématiser ceci sur un graphique en portant les âges en ordonnées et les nombres d'individus en abscisses (fig. IX.1). L'ensemble de la population est représenté par la surface comprise entre l'axe des abscisses et une courbe résultant du lissage de la pyramide des âges. La phase disponible est située au-dessus de l'âge moyen de recrutement  $t_r$ . Quant au stock exploité, il correspond à la surface hachurée, au-dessus de l'âge moyen à la première capture  $t_c$ . Pour obtenir un échantillon représentatif de ce stock, il suffira d'échantillonner correctement les prises débarquées par les chalutiers, problème beaucoup plus simple que celui qui consisterait à échantillonner correctement l'ensemble de

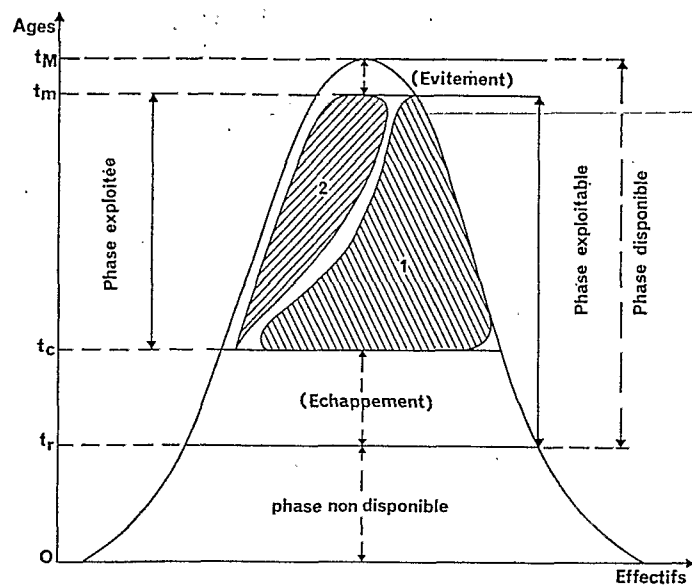


FIG. IX. 1. — Schéma des relations entre population, phase exploitable et phase exploitée.

Les zones hachurées 1 et 2 sont des exemples d'images déformées de la phase exploitée données par les captures de deux engins de pêche différents, l'un étant sélectif pour les poissons jeunes, l'autre pour les poissons âgés : les stocks exploités correspondants sont distincts.

la population. Il existe naturellement des cas plus compliqués où, en raison de la sélectivité des engins de capture ou de la vulnérabilité différentielle des individus en fonction de l'âge, le stock exploité ne comprend qu'une partie de la population ayant atteint ou dépassé l'âge à la première capture. C'est le cas des Thons dans l'Atlantique tropical : les individus de 2-3 ans sont en surface et les plus âgés en profondeur, de sorte que ces derniers ne font pas partie du stock exploité par les flottilles de canneurs qui ne capturent que les Thons de surface.

Il en résulte qu'un stock exploité n'est défini qu'en fonction d'un certain mode d'exploitation. Que celui-ci change, par exemple que l'âge à la première capture des Plies soit ramené de 5,5 à 3,7 ans ou que les thoniers canneurs soient remplacés par des thoniers utilisant des lignes profondes, et les caractéristiques du stock exploité (structure démographique, taux de mortalité, etc.) changent également, sa dynamique pouvant en être plus ou moins profondément modifiée.

Le souci constant d'accroître les tonnages débarqués et commercialisés joint à l'inquiétude soulevée par les diminutions de rendement de certains secteurs intensément pêchés, ont rendu indispensables les recherches sur la Dynamique des stocks exploités. Celle-ci est essentiellement basée sur l'interprétation des statistiques de pêche et l'examen d'échantillons prélevés parmi les captures. Elle fait largement appel aux techniques de l'informatique et aux modèles mathématiques, de sorte qu'elle constitue un intermédiaire et un lien logique entre les recherches théoriques les plus abstraites et les applications pratiques les plus immédiates. Par l'élégante rigueur de ses méthodes, elle permet de résoudre les problèmes de gestion rationnelle des stocks aussi bien que ceux de réglementation régionale ou internationale et de prévenir ainsi toute exploitation anarchique ou abusive des ressources de la mer et des eaux continentales.

Trois catégories de données sont utilisées :

— les statistiques de débarquement qui permettent de calculer les prises totales par mois, par années et par espèces ainsi que l'effort total de pêche et les prises par unité d'effort;

— les fiches de pêche sur lesquelles les professionnels indiquent la localisation exacte des lieux de capture, les caractéristiques du bateau et des engins utilisés, le temps réel consacré à la pêche, etc. Ces renseignements permettent de préciser les limites du stock exploité et de définir la meilleure unité d'effort pour un secteur géographique ou un stock unité déterminé;

— les échantillonnages biologiques effectués le plus souvent au port et à partir desquels sont estimés les taux de croissance, de mortalité et d'une façon générale tous les paramètres démographiques du stock considéré.

Toutes ces données, traitées par des ordinateurs, servent à établir des modèles mathématiques généralement matérialisés sous forme de courbes ou d'abaques. Sur ces graphiques est représentée l'évolution de la pêcherie au cours des années passées pour lesquelles les valeurs des différents paramètres dont cette évolution dépend ont été déterminées. Les mêmes modèles sont en outre prévisionnels

car ils donnent la ou les situations futures de la pêche pour les différentes valeurs que les paramètres sont susceptibles de prendre l'année ou les années à venir. Parmi ces paramètres, l'effort total de pêche est théoriquement contrôlable par l'homme qui peut lui imposer un maximum à ne pas dépasser soit en limitant le nombre de bateaux, de pêcheurs ou de jours de pêche, soit en fixant un quota au tonnage total capturé. Un autre paramètre qui intervient souvent est l'âge à la première capture : il peut être modifié par la taille minimale imposée aux mailles des filets.

Les modèles les plus simples utilisés en Dynamique des stocks exploités sont ceux dits « de rendement global équilibré », tels que les modèles linéaires de Schaefer et les modèles exponentiels de Fox. Ils ne font intervenir que des données statistiques faciles à réunir, à savoir l'effort total de pêche  $f$  et la prise totale  $Y$  d'où l'on calcule la prise par unité d'effort  $U = Y/f$ . Ces modèles supposent que les fluctuations du stock dues aux facteurs de l'environnement sont aléatoires et se compensent approximativement sur un nombre suffisamment élevé d'années. Durant une telle période, le stock ne dépend en moyenne que de l'effort de pêche qui lui est appliqué et tend vers un état d'équilibre pour lequel le tonnage capturé chaque année est égal à l'accroissement naturel du stock. Entre l'effort de pêche et le rendement équilibrés il existe une relation, linéaire pour les modèles de Schaefer, exponentielle pour les modèles de Fox. La position du point d'équilibre sur la droite ou sur l'exponentielle dépend d'un paramètre qui varie en fonction de la conjoncture socio-économique et qui correspond à un seuil de surexploitation au-delà duquel la pêche n'est plus rentable. Les statistiques de pêche permettent de calculer chaque année les valeurs réelles de l'effort de pêche et du rendement à l'unité d'effort. Les points correspondants fluctuent autour du point d'équilibre et se déplacent théoriquement sur une spirale ayant ce point d'équilibre comme point asymptotique.

Les modèles de rendement global équilibré permettent de fixer, dans un contexte technique et économique donné, le tonnage équilibré maximal que l'on peut prélever régulièrement sur le stock ainsi que l'effort total de pêche à ne pas dépasser pour que l'équilibre se maintienne. Il est facile de fixer un quota et de prévoir la fermeture de la pêche lorsque ce quota est atteint. Ce type de réglementation suffit pour maintenir l'exploitation au voisinage de son optimum lorsque tous les pêcheurs intéressés se sont mis d'accord pour l'appliquer. Toutefois les modèles de rendement global équilibré ne donnent que des ordres de grandeur et des valeurs moyennes autour desquelles les fluctuations annuelles dues aux aléas du recrutement mais aussi à l'indiscipline et à l'inconséquence de certains pêcheurs, restent souvent importantes. Aussi les biologistes préfèrent-ils recourir à des modèles plus complexes dits « de rendement par recrue », tels que les modèles de Beverton et Holt ou les modèles de Ricker.

Pour un coefficient instantané de mortalité naturelle donné, les modèles de Beverton et Holt se composent d'un réseau de courbes dites « isoplèthes » ou d'égale production. On y lit directement le rendement par recrue, c'est-à-dire par Poisson entrant dans la pêche, en fonction du coefficient instantané de

mortalité due à la pêche et de l'âge à la première capture. Ces modèles sont établis en supposant que les différents paramètres biologiques, dont la mortalité naturelle, restent constants d'une année à l'autre ce qui n'est pas toujours le cas. Néanmoins dans la mesure où ces conditions se trouvent réalisées, ils permettent de prévoir l'évolution du rendement lorsque varie l'intensité de la pêche appliquée au stock, intensité à laquelle le coefficient instantané de mortalité due à la pêche est directement lié. Ces prévisions sont valables quelle que soit la technique de capture utilisée, ce qui permet d'analyser simultanément la situation et le devenir de plusieurs pêcheries à l'aide d'un modèle unique pour une espèce déterminée. Les modèles de Beverton et Holt permettent également de prévoir les conséquences d'un changement de l'âge à la première capture qui, pour les pêches aux filets, dépend de la taille minimale des mailles imposée par mesures réglementaires.

Comme les précédents, les modèles de Ricker se composent d'un réseau de courbes donnant le rendement par recrue en fonction de l'âge à la première capture et d'un multiple ou sous-multiple de l'effort de pêche initial. Dans les équations de production, qui servent à établir les courbes isoplèthes, entrent le coefficient instantané de mortalité naturelle apparente et le coefficient instantané de mortalité due à la pêche. Le premier de ces coefficients varie avec l'âge en fonction de la disponibilité, c'est-à-dire de la présence sur les lieux de pêche. Il peut devenir négatif si l'effectif du stock tend momentanément à augmenter au lieu de diminuer. Le second coefficient de mortalité varie aussi avec l'âge mais en fonction de la vulnérabilité, c'est-à-dire de la probabilité de capture. Ses variations sont caractéristiques du stock étudié et des techniques de pêche qui lui sont appliquées. De ce fait, la validité d'un modèle de Ricker est limitée à un stock déterminé, soumis à un mode d'exploitation bien défini. Un modèle ne s'applique qu'à une seule pêche et ne permet pas, comme un modèle de Beverton et Holt, d'analyser simultanément la situation et le devenir de plusieurs pêcheries. En revanche, il est possible d'introduire dans un modèle de Ricker des mortalités dues à la pêche nulles pour certaines tranches d'âge et de prévoir ainsi les effets sur le rendement d'un arrêt saisonnier dans l'exploitation du stock.

Les modèles de Ricker s'écartent moins des réalités biologiques que les modèles de Beverton et Holt, mais ils nécessitent des échantillonnages bien plus nombreux et plus précis pour suivre les variations des paramètres de mortalité en fonction de l'âge. Il convient d'ajouter que les programmes d'ordinateur donnent, en même temps que les courbes isoplèthes, les « biomasses par recrue » aux différents âges en l'absence de pêche. Ces données sont particulièrement intéressantes en pisciculture où les modèles de Ricker permettent de fixer l'âge de capture, c'est-à-dire la date de pêche, pour obtenir le meilleur rendement.

Avec ces divers types de modèles de rendement global équilibré et de rendement par recrue, les biologistes dynamiciens possèdent les moyens de résoudre tous les problèmes que pose la gestion des stocks monospécifiques. Sur le plan pratique de la réglementation, ils en tirent argumentation pour préconiser le statu quo si la pêche est équilibrée, proposer des quotas annuels avec arrêt de

la pêche lorsqu'ils sont atteints, fixer une taille minimale aux mailles des filets ou encore recommander des mesures plus affinées telles que des périodes de fermeture de la pêche en cours d'année. Cependant, dans les conditions naturelles, une espèce est rarement isolée, le cas des Thons et de quelques autres Poissons pélagiques vivant en matras ou en bancs monospécifiques étant relativement exceptionnel. Lorsqu'un stock exploité comporte plusieurs espèces interdépendantes, les conditions qui assurent le meilleur rendement pour l'une d'entre elles ne sont pas forcément les mêmes pour les autres. Il faudra donc trouver pour la réglementation une solution de compromis. Le dynamicien est alors confronté à un problème d'optimisation dans la gestion d'un stock multi-spécifique dépendant d'un grand nombre de paramètres. Ce genre de problème est du ressort de l'informatique et la recherche s'engage actuellement dans cette voie, prenant en compte des données de plus en plus nombreuses et variées afin de serrer de plus en plus près la réalité biologique.

### I. — PRISE TOTALE ET EFFORT DE PÊCHE

#### *Définitions de la prise totale et de l'effort total de pêche.*

Il n'y a aucune difficulté à définir la prise totale (symbole  $Y$ ) comme la quantité en poids prélevée sur un stock d'animaux aquatiques pendant l'unité de temps. L'année civile est l'unité de temps généralement employée. Elle satisfait à la fois les biologistes qui, chez la plupart des espèces, observent des cycles annuels en relation avec les saisons et les économistes qui travaillent sur des statistiques et des bilans arrêtés tous les douze mois. Quant aux notions d'effort et de prise par unité d'effort, elles sont intuitives et aussi anciennes que la pêche elle-même. Les récits évangéliques (Jean, XXI,3-12) nous apprennent que les disciples avaient pêché toute une nuit sans rien prendre et qu'ayant de nouveau jeté leur filet au petit jour sur les indications de Jésus, ils le ramenèrent à terre avec 153 gros Poissons. Actuellement encore pour les dynamiciens, la nuit ou la journée de pêche sont souvent acceptées comme unités d'effort et les rendements s'évaluent parfois en poids, sinon en nombre, de Poissons par coup de filet.

Au cours de ces dernières années cependant, les biologistes se sont efforcés d'introduire plus de rigueur dans le concept d'effort de pêche et plus de précision dans le choix des unités d'effort. A la Conférence de Charlottenlund organisée en 1970 par le Conseil International pour l'Exploration de la Mer, la définition suivante a été proposée pour l'effort total de pêche (symbole  $f$ ) : « l'effort de pêche appliqué à un stock d'animaux aquatiques est l'ensemble des moyens de capture mis en œuvre par les pêcheurs sur ce stock » (Poinsard et Le Guen, 1970). Prenons le cas simple de deux langoustiers dont l'un a posé 15.000 et l'autre 12.000 casiers sur les fonds de pêche une année, chacun 15.000 l'année suivante. Le biologiste est intéressé par les valeurs globales de 27.000 casiers posés la première année et 30.000 l'année suivante. Ces valeurs représentent l'impact annuel de la pêche sur le stock de Langoustes et son augmentation d'une année à l'autre. Les efforts de pêche seront donc évalués dans ce cas en nombre de casiers posés par an.

Cependant le but du biologiste étant de préciser l'influence de la pêche sur un stock, il lui faut, dans l'évaluation de l'ensemble des moyens de capture, tenir compte du fait que, dans certains cas, la probabilité de capture d'un individu ne dépend pas seulement de l'engin de pêche utilisé. Souvent aussi interviennent les caractéristiques du bateau (taille et tonnage, puissance du moteur, nombre d'hommes à bord, autonomie...) et aussi la durée de présence du bateau ou du pêcheur sur les lieux de pêche. L'unité d'effort pourra donc s'exprimer simplement par un nombre d'hameçons immergés, de casiers posés, etc., soit par l'ensemble des opérations effectuées pendant un nombre d'heures ou de jours de présence sur l'aire de pêche. L'ensemble des opérations effectuées pendant une marée constitue une base intéressante pour le concept d'unité d'effort. Le « jour de mer » ou le « jour de pêche » sont des unités d'effort traduisant bien l'ensemble des opérations effectuées durant la marée et ramenées à un jour moyen de travail à la mer. Ainsi sont rendues possibles les comparaisons d'un navire à l'autre lorsque les marées n'ont pas la même durée ce qui est le plus souvent le cas, au moins dans les pêcheries pélagiques.

Si l'on se place maintenant au point de vue de l'économiste et non plus du biologiste, ce n'est plus l'influence de la pêche sur le stock qui est intéressante, mais celle du stock sur la rentabilité de la pêche. L'armateur a en effet investi un certain capital en moyens de pêche et l'important pour lui est d'amortir ce capital le plus rapidement possible en recherchant les espèces dont le prix de vente est le plus élevé là où leur concentration est maximale. Pour l'économiste c'est donc la notion de puissance de pêche, liée au coût de l'unité d'effort pour chaque navire, qui est importante. On définira la puissance effective de pêche d'un navire comme le nombre total d'unités d'effort déployées par unité de temps sur un stock donné. Le tonnage capturé  $Y$  est en effet le produit de l'effort de pêche  $f$  par la prise à l'unité d'effort (symbole  $U$  ou p.u.e.) qui dépend directement de l'état du stock ou si l'on préfère de son niveau d'exploitation. On admet en effet que la p.u.e. est proportionnelle à l'abondance  $P$  du stock,  $U = kP$ . C'est seulement dans des cas très particuliers qu'une telle proportionnalité ne se vérifie plus. Les Norvégiens se sont aperçus que les Harengs (*Clupea harengus*), au fur et à mesure que le stock décroissait, se regroupaient vers le centre de leur aire de distribution. La zone de pêche était ainsi de plus en plus restreinte à mesure que le stock était exploité mais à l'intérieur de cette aire réduite, la p.u.e. est restée sensiblement constante pour décroître de façon catastrophique quand l'aire totale de distribution fut réduite à quelques milles carrés. La relation entre la p.u.e. et le stock peut s'écrire dans ce cas  $U = kP \frac{S}{s}$   $S$  étant l'aire de distribution du stock vierge et  $s$  l'aire de distribution actuelle. Notons que ce phénomène, qui existe peut-être pour d'autres espèces grégaires, n'a pu être mis en évidence dans le cas des harengs que par une étude des cahiers de pêche où les positions étaient notées avec la plus grande précision.

Il convient en outre de bien distinguer la puissance effective d'un navire, la seule à intervenir dans le calcul du coût des opérations de pêche, et la puis-

sance potentielle qui serait atteinte si le navire était utilisé le plus rationnellement possible. La durée des trajets entre le port de débarquement et les lieux de pêche, l'insuffisance des installations portuaires, la limitation des heures de travail des équipages sont autant de causes de temps morts pendant lesquels les navires de pêche sont improductifs. Prenons le cas d'un chalutier possédant 15 jours d'autonomie et dont l'effort de pêche est évalué en jours de pêche : suivant que les fonds exploités se trouvent à 1 ou à 7 jours de route de son port d'attache, sa puissance effective variera de 1 à 13. Le perfectionnement du navire dans le sens d'une plus grande autonomie ou d'une plus grande vitesse de déplacement aura pour résultat d'augmenter sa puissance effective et sa puissance potentielle. De même un équipage de remplacement pour quelques navires permet souvent, en réduisant au minimum les temps de présence au port, d'augmenter la puissance d'une flottille.

Au mois de juillet 1968, les canneurs et petits senneurs français recherchant les Thons au large du Congo, faisaient leur plein en deux ou trois jours de pêche sur des mattes exceptionnellement abondantes de patudos (*Thunnus obesus*). Rentrés à Pointe-Noire, ils devaient attendre de huit à dix jours leur tour de débarquement. Les navires travaillaient donc à potentiel réduit à cause de la mauvaise organisation des débarquements, de la lenteur des manutentions, du manque de place à quai, etc. Les armateurs ont dû tenir compte des jours de pêche ainsi perdus par les petits navires de sorte que les super-thoniers de 1500 tonnes de capacité se sont révélés beaucoup plus rentables durant cette période d'abondance. Il aurait toutefois été intéressant d'étudier si l'investissement nécessaire à l'amélioration des infrastructures portuaires n'aurait pas, à la longue, été plus rentable que l'achat d'un gros thonier. Plusieurs petits navires appliquant une stratégie concertée de recherche ont souvent plus de chances de trouver les mattes qu'un grand navire isolé. L'affrètement d'un navire-usine pour accompagner les bateaux de pêche et stocker les prises de ces derniers constitue une autre solution souvent intéressante. Enfin la recherche d'une efficacité toujours accrue dans les techniques de localisation des Poissons, repérage par sonar, prospection aérienne, télédétection par satellite, etc., sont d'autres moyens d'augmenter la puissance effective de pêche des navires.

**Choix d'une unité d'effort de pêche.** — Pour établir un modèle de rendement global équilibré, il faut connaître l'effort total  $f$  appliqué au stock de façon à calculer le rendement par unité d'effort  $U$  correspondant. Pour les modèles de rendement par recrue, il est particulièrement utile de pouvoir déterminer les prises par unité d'effort en nombre de Poissons pour les différentes classes d'âge et à différentes époques de l'année. Ces prises par unité d'effort sont en effet traitées comme des indices d'abondance à partir desquels se calculent les mortalités naturelles et dues à la pêche. Dans tous les cas, l'étude d'une pêcherie ou d'un stock exploité nécessite d'abord le choix d'une unité d'effort adéquate pour évaluer l'impact de la pêche sur le stock.

Si l'ensemble des moyens de pêche est homogène c'est-à-dire si tous les engins et navires ont des caractéristiques identiques ou très voisines, le choix

d'une unité d'effort ne présente pas de difficultés théoriques. Dans la pratique, l'homogénéité rigoureuse des unités de pêche est loin d'être la règle générale. Nous donnons ici un exemple de ce qu'il est convenu d'appeler habituellement une flottille homogène. Il s'agit des canneurs français et sénégalais ayant opéré à Pointe-Noire en 1967 et dont les caractéristiques étaient les suivantes :

NOM DU NAVIRE	Puissance en C.V.	Jauge brute en tonneaux	Capacité de stockage en tonnes	Nombre de cannes
Abdul Aziz Wane	550	212	92	13
Belle Gueuse	300	145	55	12
Calliope	300	154	54	12
Cav. des Vagues	300	146	54	13
Chevalier Bayard	440	157	67	14
Diogue	600	255	91	12
Douce France	500	224	89	15
Foulque	550	225	89	12
Macareux	550	225	89	10
Mama N'Gueye	600	235	102	12
Nathalie	550	224	89	13
Perceval	440	146	76	15
Porsguir	460	228	98	14
Ravenne	600	230	98	12
Souchet	550	225	89	13

Les spécialistes qui ont commencé par étudier la pêche au chalut en Europe ont souvent observé de bonnes corrélations entre certaines caractéristiques des navires et les prises effectuées au même moment sur le même stock. L'habitude s'est répandue de transposer ces résultats à toutes les pêcheries et de choisir a priori comme unité d'effort le temps de pêche d'un bateau type théorique ayant des caractéristiques données. Assez curieusement on prend beaucoup plus rarement en considération les caractéristiques des engins de pêche. C'est pourquoi Poinard et Le Guen (1970) en vue de tester la valeur du temps de pêche d'un bateau type pour les flottilles de canneurs travaillant à Pointe-Noire, ont défini 12 unités d'effort différentes basées sur le jour de mer et le jour de pêche. Appelant  $U_i$  la prise par unité d'effort d'un thonier et  $\bar{U}$  la prise moyenne par unité d'effort de la flottille durant la période étudiée, si l'on considère pour chaque unité choisie la valeur  $x = (U_i - \bar{U})$ , la meilleure unité d'effort sera celle pour laquelle  $\bar{x}$ , valeur moyenne des  $x$ , sera la plus faible. En prenant comme référence la prise moyenne par jour de mer de la flottille de canneurs « français »,  $\bar{U} = 3,58$  tonnes, et en rapportant tous les écarts à cette prise de référence, les valeurs obtenues  $\bar{x}$  permettent de classer entre elles les diverses unités d'effort envisagées.

La première conclusion à tirer de ce classement est la supériorité du jour de mer sur le jour de pêche. On voit par ailleurs que la définition d'un bateau type par sa puissance, sa jauge ou sa capacité de stockage, n'apporte aucune amélioration dans l'emploi comme unité d'effort du jour de mer ou du jour de pêche pour cette flottille homogène de canneurs.

Unité choisie	$\bar{x}_r$
1. Jour de mer .....	0,40
2. Jour de mer d'un bateau type de 12 cannes .....	0,56
3. Jour de mer d'un bateau type de 80 tonnes .....	0,65
4. Jour de pêche .....	0,69
5. Jour de pêche d'un bateau type de 12 cannes .....	0,71
6. Jour de mer d'un bateau type de 200 tonneaux .....	0,81
7. Jour de mer d'un bateau type de 500 C.V. ....	0,82
8. Jour de pêche d'un bateau type de 80 tonnes .....	0,90
9. Jour de pêche d'un bateau type de 500 C.V. ....	0,91
10. Jour de pêche d'un bateau type de 200 tonneaux .....	0,95
11. Jour de mer d'un bateau type de 80 tonnes et 500 C.V. ....	1,58
12. Jour de pêche d'un bateau type de 80 tonnes et 500 C.V. ....	1,72

Il y avait également à Pointe-Noire, exploitant le même stock de Thons une flottille de canneurs japonais et une de senneurs. La flottille de canneurs japonais constituait un ensemble très homogène, tous les bateaux ayant 35 m de longueur, un moteur principal de 725 ch., 240 tonneaux de jauge brute, 114 tonnes de capacité de stockage et 24 cannes individuelles. Pour cette flottille la définition d'un bateau type n'avait donc aucun intérêt. En choisissant comme unité d'effort le jour de mer ou le jour de pêche et en opérant comme pour les canneurs français, on a obtenu respectivement  $\bar{x}_r = 0,18$  et  $\bar{x}_r = 0,34$ . Le jour de mer est donc, pour les canneurs japonais comme pour les canneurs français, une unité d'effort excellente. Si l'on avait considéré globalement les canneurs français et japonais comme un ensemble homogène, on aurait obtenu les résultats suivants.

Unité choisie	$\bar{x}$
1. Jour de mer de 12 cannes .....	0,52
2. Jour de mer .....	0,63
3. Jour de mer du bateau type de 200 tonneaux .....	0,69
4. Jour de pêche de 12 cannes .....	1,30
5. Jour de pêche .....	1,65
6. Jour de pêche du bateau type de 200 tonneaux .....	1,66

La valeur  $\bar{x}_r$  obtenue de cette façon et relative au jour de mer est beaucoup plus élevée que les valeurs trouvées précédemment. Il est donc préférable de traiter séparément canneurs français et japonais et de pondérer les résultats en jours de mer des canneurs japonais pour les exprimer en jours de mer des canneurs français. L'effort de pêche d'un canneur japonais sera égal à son nombre de jours de mer multiplié par un coefficient constant  $K_1$  égal au rapport des prises moyennes par jour de mer de la flottille japonaise et de la flottille française : c'est en fait le rapport des puissances effectives de pêche des deux flottilles. En 1965, 1966 et 1967,  $K_1$  calculé pour 365 jours de mer était égal à 1,26, 1,46 et 1,34. Dans ces premières années d'exploitation à Pointe-Noire, c'est donc le jour de mer des canneurs français qui a été retenu comme unité pour évaluer les efforts partiels et totaux appliqués au stock. Cependant, la flottille des senneurs

tendant au cours de ces dernières années à s'homogénéiser et à remplacer celle des canneurs, la question du choix et de la définition de la meilleure unité d'effort de pêche a été aujourd'hui reprise à partir des activités des senneurs.

On peut s'étonner que, dans l'exemple choisi, le jour de mer soit supérieur au jour de pêche comme unité d'effort. En réalité cela est dû à l'extrême difficulté de distinguer les jours de pêche au Thon (recherche et capture) des jours de pêche à l'appât. Les deux pêches s'imbriquent de façon complexe et sont parfois simultanées. Par contre le décompte des jours de mer n'est passible d'aucune erreur. En outre, il s'agissait seulement des navires de Pointe-Noire ayant pêché en 1966 et 1967 sur un stock géographiquement bien limité pour lequel les jours de route jouent un rôle peu important dans le décompte des jours de pêche. Si l'on considérait l'Atlantique dans son ensemble et la période 1966-1973, il est probable que le jour de pêche deviendrait alors la meilleure unité d'effort.

On a d'ailleurs vérifié que dans le cas des petits senneurs, où l'appât a moins d'importance, la meilleure unité d'effort est le jour de pêche. La flottille des canneurs français et sénégalais méritait bien d'être considérée comme un ensemble pratiquement homogène pour la recherche d'une unité d'effort. Pourtant les caractéristiques propres des navires, puissance, jauge et capacité de stockage, étaient beaucoup plus variées que pour la flottille de canneurs japonais. Dans le cas des canneurs français et sénégalais, l'homogénéité de la flottille résultait surtout de l'habitude des équipages à « travailler » le Thon de la même façon. Les Bretons sont plus aptes à pêcher le gros Poisson que les Japonais imbattables sur le petit Poisson. En outre le fait de traiter ensemble les canneurs français et japonais a mis en évidence l'importance du nombre d'hommes en pêche. Ce facteur était passé inaperçu dans l'analyse des seuls thoniers français et sénégalais sur lesquels le nombre des pêcheurs était sensiblement identique. Finalement on s'est aperçu que le nombre de couchettes disponibles, directement lié au nombre de cannes en pêche, est une caractéristique importante dans la pêche au Thon sur un canneur et qu'elle doit intervenir dans la définition et le choix d'une unité d'effort, plus que la longueur ou la puissance motrice du navire.

La méthode qui vient d'être exposée pour exprimer les efforts de pêche d'un ensemble de moyens hétérogène en une même unité a été présentée sous une forme très générale par Gulland (1969) dans les termes suivants : « Lorsque plus d'un groupe de navires exploite une unité de stock — par exemple chalutiers et palangriers, ou navires de plusieurs pays —, il est généralement difficile, voire impossible, d'exprimer les statistiques de l'effort de tous les navires dans les mêmes unités, pour obtenir directement une valeur de l'effort total. On peut alors prendre pour référence une seule flotte (A), et sa prise par unité d'effort (p.u.e.) comme indice optimal de densité, l'effort total étant estimé comme suit :

$$\text{Effort total} = \text{effort de la flotte A} \times \frac{\text{Prise totale}}{\text{Prise de A}} = \frac{\text{Prise totale}}{\text{p.u.e. de A}}$$

Cette méthode suppose que tous les navires travaillent sur le même stock et que

la vulnérabilité des animaux de ce stock est identique ou très peu différente pour les divers engins de pêche employés, sinon il ne s'agirait pas d'une seule et même unité de stock. On peut admettre que cette condition est pratiquement remplie en ce qui concerne la pêche aux chaluts de type classique. Mais pour de nombreux Poissons pélagiques, la vulnérabilité des diverses classes d'âge est souvent très variable d'un engin de pêche à l'autre et les résultats obtenus sans tenir compte de cette particularité risquent de ne pas avoir grande signification en Dynamique. Par exemple dans l'Atlantique, les canneurs de type français exploitent les jeunes albacores (*Thunnus albacares*) d'une taille moyenne d'environ 70 cm alors que les palangriers japonais capturent des individus plus âgés d'une taille moyenne d'environ 150 cm. Il faut alors étudier séparément les deux stocks comme s'ils étaient exploités indépendamment l'un de l'autre et possédaient chacun leur propre Dynamique, le recrutement palangrier dépendant, entre autres facteurs, de l'intensité de la pêche de surface.

Si la définition d'une bonne unité d'effort est satisfaisante pour le biologiste, l'économiste par contre, pour définir les coûts de production, a besoin de préciser le rôle des caractéristiques des navires dans la production de ceux-ci. Pour ce faire, il utilise des équations de production pour comparer les prises moyennes par jour de pêche  $C_j$  des différents navires pendant une année de pêche par exemple. Ces équations sont de la forme :  $C_j = aP + bJ + cS + dH + \dots$  ou  $\log C_j = a' \log P + b' \log J + \dots$   $P$  étant la puissance motrice,  $J$  la jauge brute,  $S$  la capacité de stockage,  $H$  le nombre d'hommes à bord...,  $a, b, c, d, \dots$  étant des constantes qui traduisent l'état moyen du stock exploité durant l'année considérée. Connaissant les caractéristiques d'un navire on peut calculer la prise par jour de pêche  $C_j$ . A partir d'un bateau type de caractéristiques  $P_t, J_t, S_t, H_t, \dots$  on peut définir une prise journalière par unité d'effort  $U_t$  telle que :

$U_t = aP_t + bJ_t + cS_t + dH_t + \dots$  En appelant  $f_j$  le rapport  $C_j/U_t$ , la puissance c'est-à-dire l'effort annuel est alors égal au nombre de jours de pêche  $N$  multiplié par  $f_j$ .

## II. — MODÈLES DE RENDEMENT GLOBAL ÉQUILIBRÉ

### Modèles de Schaefer ou modèles linéaires

Les modèles de Schaefer sont comparables à ceux utilisés pour l'étude des relations entre un prédateur et sa proie, le pêcheur étant le prédateur et l'espèce exploitée la proie. Ils supposent que tous les facteurs de l'environnement varient de façon aléatoire et peuvent, durant la période choisie, être considérés comme constants quelle que soit la taille du stock. Celle-ci ne dépend alors que de la prédation exercée par l'homme et mesurée par l'intensité de la pêche c'est-à-dire par l'effort total de pêche  $f$ . L'équation de base est l'équation logistique de Verhulst-Pearl  $\frac{dS}{dt} = k_1 S(S_M - S)$  dans laquelle  $\frac{dS}{dt}$  représente le taux naturel

instantané d'accroissement du stock en l'absence de pêche,  $S$  le stock c'est-à-dire

l'effectif ou le poids total de la phase exploitable,  $S_M$  le stock maximal compatible avec l'environnement et  $k_1$  un coefficient constant. Cette équation logistique a été utilisée avec succès pour décrire la croissance d'une variété considérable d'organismes allant de la mouche des fruits aux humains (Pearl, 1925) et l'expérience montre qu'elle s'applique également très bien en biologie halieutique.

Le coefficient instantané de mortalité due à la pêche étant  $F$ , la prise totale est égale à  $FS = Uf$ . On définit alors un coefficient instantané de mortalité due à la pêche par unité d'effort  $q$ , tel que  $qf = F$ . La prise moyenne par unité d'effort  $U$  est égale à  $qS$  et la quantité prélevée par l'homme sur le stock à  $qSf$ . A chaque instant l'accroissement du stock exploité est égal à l'accroissement naturel en l'absence de pêche diminué de la quantité pêchée  $\frac{dS}{dt} = k_1 S(S_M - S) - qSf$ .

On admet en outre que les changements dans l'intensité de la pêche obéissent à une loi de la forme  $\frac{df}{dt} = k_2 f(S - b)$ . Dans cette relation  $k_2$  est une constante

et  $b$ , appelé niveau économique du stock, représente une valeur du stock telle que le coût des opérations de pêche soit égal aux bénéfices;  $df$  ayant le signe de  $(S - b)$  devient négatif lorsque le stock diminue au point de devenir inférieur à  $b$ . L'effort total de pêche décroît alors car les pêcheurs, qui perdent de l'argent au lieu d'en gagner, tendent à désertier les lieux de pêche. Il est évident que les prix pratiqués sur le marché et les améliorations des techniques de pêche peuvent faire varier  $b$ . Dans l'interprétation des modèles de Schaefer, le niveau économique ne devra donc être considéré comme constant pour une période déterminée que dans la mesure où les méthodes de capture et la conjoncture économique ne varient pas de façon trop importante.

En l'absence de toute régulation imposée par l'homme, la relation entre  $S$  et  $f$  s'obtient en divisant l'une par l'autre les deux relations donnant  $\frac{dS}{dt}$  et  $\frac{df}{dt}$ :

$$\frac{dS}{df} = \frac{k_1 S(S_M - S) - qSf}{k_2 f(S - b)}$$

D'après Lotka (1923), la courbe correspondante  $S = \psi(f)$  est une spirale qui s'enroule autour d'un pôle asymptotique ayant pour coordonnées  $f = k_1 \frac{(S_M - b)}{q}$  et  $S = b$ . Le lieu des tangentes horizontales

est défini par l'équation  $\frac{dS}{df} = 0$ , c'est donc la droite  $f = k_1 \frac{(S_M - S)}{q}$  (1).

Le lieu des tangentes verticales est défini par l'équation  $\frac{dS}{df} = \infty$ , c'est donc la droite  $S = b$ . Le stock oscille autour de la valeur  $S = b$ , les oscillations devenant de plus en plus amorties jusqu'à ce que l'effort de pêche s'ajuste et finisse par se stabiliser à la valeur équilibrée  $f = \frac{k_1}{q} (S_M - b)$ . Comme il a été dit plus haut,

le niveau économique du stock peut varier et le lieu des tangentes verticales n'est pas rigoureusement fixe. Par contre le lieu des tangentes horizontales, dit droite d'équilibre, est indépendant de  $b$ . Quelle que soit la valeur de  $f$ , cette droite représente le lieu des conditions d'équilibre entre  $f$  et  $S$  (fig. IX.2).

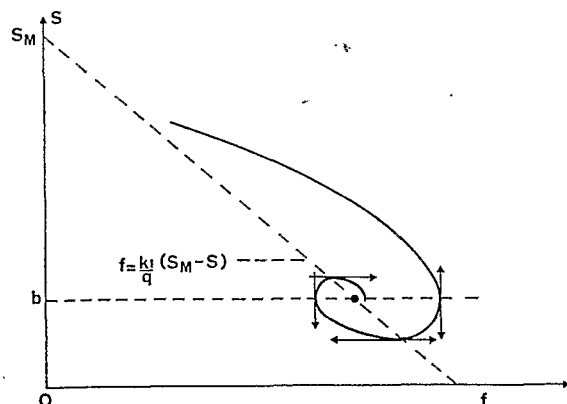


FIG. IX. 2. — Spirale de LOTKA donnant la relation théorique entre le stock exploité  $S$  et l'effort de pêche  $f$  auquel il est soumis.  
En traits interrompus : lieu des tangentes horizontales (droite d'équilibre) et lieu des tangentes verticales (niveau économique).

Dans la pratique, il est préférable de faire apparaître dans les équations la prise par unité d'effort  $U$  à la place de  $S$ . Pour cela il suffit de substituer  $U/q$  à  $S$ . L'équation de la droite d'équilibre devient alors  $f = \frac{k_1}{q^2} (U_M - U)$  (1).

$U_M = qS_M$  étant la prise par unité d'effort correspondant au stock maximal  $S_M$  : c'est la valeur que l'on obtient en début d'exploitation d'un stock vierge ( $f=0$ ). Si l'homme impose à  $f$  une valeur quelconque non nulle, la prise par unité d'effort tendra plus ou moins rapidement vers la valeur qui vérifie l'équation (1). La production  $Y$  correspondante sera alors équilibrée et donnée par la relation

$Y = Uf$  c'est-à-dire  $Y = \frac{k_1}{q^2} U(U_M - U)$  (2) ou  $Y = f(U_M - \frac{fq^2}{k_1})$  (3).  $Y$  est donc

représenté en fonction de  $U$  ou en fonction de  $f$  par une parabole. La prise équilibrée maximale correspond au sommet de la parabole. Elle est obtenue pour

$$f = \frac{k_1 U_M}{2q^2} \text{ et est égale à } \frac{k_1 U_M^2}{4q^2}$$

**Détermination et utilisation d'un modèle de Schaefer.** — Schaefer (1954, 1.51) a donné diverses méthodes d'estimation des paramètres qui figurent dans les équations (1), (2) et (3). En réalité un modèle de Schaefer est entière-

ment déterminé par l'équation de la droite d'équilibre. Il suffit donc de trouver la relation linéaire qui existe entre  $U$  et  $f$ , c'est-à-dire la droite d'ajustement qui représente au mieux les couples de valeurs stochastiquement associées de  $U$  et  $f$ . On prend habituellement la droite de régression de  $U$  en  $f$  (Le Guen et Wise, 1967).

Dans la plupart des cas, les variations de  $f$  se traduisent par des variations immédiates de  $U$ . Les couples de valeurs à associer sont alors les valeurs de  $U$  de  $f$  observées simultanément chaque année. Dans le tableau suivant sont indiqués pour la période 1965-1971 (sauf pour les années 1967 et 1968 où les données recueillies étaient fragmentaires et incertaines) les efforts annuels et les prises totales relatives à un stock sénégalais de *Pomadasys jubelini* (Gonzalez Alberdi, 1972). Ces Poissons sont capturés par des senneurs qui recherchent surtout les

Année	Effort $f$ (nombre de sorties)	Prises $Y$ (tonnes)	$U = Y/f$
1965	205	881	4,30
1966	318	1332	4,19
1969	704	1218	1,73
1970	628	1721	2,74
1971	544	1583	2,91

Sardinelles. Les pêches ne durent pratiquement jamais plus d'une journée, mais les sorties sont souvent plus longues en raison du temps consacré à la recherche des zones favorables. C'est pourquoi la sortie d'un bateau a été choisie ici comme unité d'effort. La droite d'équilibre a pour équation  $U = 5,54 - 0,00494 f$ . Le coefficient de corrélation linéaire entre  $U$  et  $f$  est égal à  $-0,93$ . L'erreur standard de l'estimation des prises par unité d'effort sur la droite de régression est de 0,40 tonne par sortie. La parabole de production équilibrée a pour équation :  $Y = 5,54 f - 0,00494 f^2$ . Le rendement équilibré maximal est  $Y_m = 1551$  tonnes (erreur standard  $\pm 220$  tonnes) et il est obtenu pour  $f = 551$  (fig. IX.5). C'est donc en maintenant le nombre de sorties au voisinage de 551 par an que l'on pourrait maintenir le rendement au niveau le plus élevé compatible avec l'équilibre du stock considéré. Toute augmentation de l'effort au-delà de 551 sorties par an entraînerait une baisse de rendement global.

Dans le tableau suivant sont indiqués les efforts de pêche et les prises annuelles pour le stock de Crevettes (*Penaeus duorarum*) de Saint-Louis au Sénégal

Année	Effort $f$ (jours de pêche)	Prises $Y$ (kilogrammes)	$U = Y/f$
1965	80	55 219	690
1966	297	143 074	482
1967	375	218 120	582
1968	571	226 773	397
1969	2280	668 689	293
1970	1265	326 118	258
1971	1897	317 158	167



(Domain, 1972). Le brusque accroissement de l'effort entre 1968 et 1969 correspond au fait que la plupart des crevettiers se sont équipés à cette époque (du système américain à deux chaluts. De plus les rendements importants de 400 à 500 kg par jour de pêche, obtenus les années précédentes, avaient incité les armateurs à accroître le nombre de leurs unités. Cependant les rendements à l'unité d'effort ne devaient cesser de décroître et l'effort total qui atteignait 2.280 jours de pêche en 1969 ne pouvait être maintenu. La droite d'équilibre a pour équation :  $U = 583,814 - 0,18 f$  (fig. IX.3). Le sommet de la parabole est obtenu pour  $f = 1621,7$  et  $Y_M = 413 387$ . Donc l'effort à ne pas dépasser pour maintenir le stock à son niveau d'équilibre optimal est de 1.621 jours de pêche par an. La prise totale correspondante est de 473,3 tonnes soit un rendement de 292 kg par jour de pêche en moyenne.

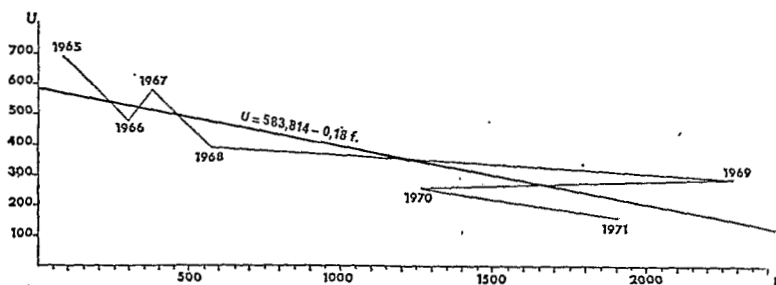


FIG. IX. 3. — Relation entre l'effort de pêche  $f$  (en jours de pêche) et la prise par unité d'effort  $U$  (en kg par jour de pêche) pour le stock de *Penaeus duorarum* de Saint-Louis (Sénégal) de 1965 à 1971. La droite d'équilibre a été tracée (d'après DOMAIN, 1972).

Il arrive que les effets de l'effort de pêche déployé une année ne se fassent pas sentir immédiatement sur les prises mais seulement au bout d'un an, deux ans ou plus. On est alors conduit à prendre comme couples de valeurs associées non plus  $U$  et  $f$  mais  $U$  et  $f_{-1}, f_{-2} \dots$  ou une combinaison linéaire de  $f, f_{-1}, f_{-2} \dots$  telle que  $(f + f_{-1})/2, (f + f_{-1} + f_{-2})/3 \dots$ . Pratiquement on prend comme droite d'équilibre la droite de régression qui donne le meilleur ajustement c'est-à-dire celle pour laquelle le coefficient de corrélation est le meilleur. C'est ainsi que pour les captures d'albacores (*Thunnus albacares*) des palangriers japonais dans l'Atlantique tropical américain, de 1956 à 1963 les valeurs des coefficients de corrélation étaient les suivantes (Le Guen, 1968).

Valeurs associées	r	Valeurs associées	r
$U$ et $f$	-0,30	$U$ et $(f_{-1} + f_{-2})/2$	-0,80
$U$ et $f_{-1}$	-0,61	$U$ et $(f_{-2} + f_{-3})/2$	-0,85
$U$ et $f_{-2}$	-0,69	$U$ et $(f_{-3} + f_{-4})/2$	-0,78
$U$ et $f_{-3}$	-0,84	$U$ et $(f + f_{-1} + f_{-2})/3$	-0,68
$U$ et $f_{-4}$	-0,63	$U$ et $(f_{-1} + f_{-2} + f_{-3})/3$	-0,89
$U$ et $(f + f_{-1})/2$	-0,51	$U$ et $(f_{-2} + f_{-3} + f_{-4})/3$	-0,85

Le meilleur coefficient de corrélation est celui entre  $U$  et  $F = (f_{-1} + f_{-2} + f_{-3})/3$ . On prend donc comme droite d'équilibre la droite de régression de  $U$  en  $F$  qui a pour équation  $U = 71,859 - 0,015054 F$ , les prises étant exprimées en nombres d'albacores et les efforts de pêche en milliers d'hameçons posés. A partir des efforts de pêche déployés en 1961, 1962 et 1963 par exemple, le modèle de Schaefer prévoyait que la prise équilibrée par unité d'effort pour 1964 aurait dû être égale à  $16,204 \pm 10,174$  alors que la prise réelle fut de 13,99 Thons par 1.000 hameçons. Quant au meilleur rendement compatible avec l'équilibre du stock considéré, il aurait été obtenu pour un effort de pêche annuel de  $2 836 708 \pm 337 126$  hameçons posés.

**Domaine de validité des modèles de Schaefer.** — Le meilleur critère de la légitimité d'emploi d'un modèle de Schaefer est la linéarité de la relation entre  $U$  et  $f$ . Dans de nombreux cas, il a été effectivement vérifié que la relation était approximativement linéaire pour un intervalle de variation de  $f$  considérable. Par exemple, dans la baie de Narendry, sur la côte nord-ouest de Madagascar, en prenant les valeurs trimestrielles de  $U$  et de  $f$  pour la période 1967-1971, on a trouvé un bon ajustement linéaire depuis le début d'exploitation du stock de Crevettes ( $f$  voisin de zéro) jusqu'à des valeurs de  $f$  de l'ordre de 7.000 heures de chalutage (fig. IX.4). Dans l'équation de la droite d'équilibre  $U = 0,023 f + 250$   $U$  est exprimé en tonnes et  $f$  en heures de chalutage d'un crevettier glacier de 18,7 m, 170 ch., faisant sa recherche avec une loupe à Poissons et stockant la Crevette entière (Marcille, 1972).

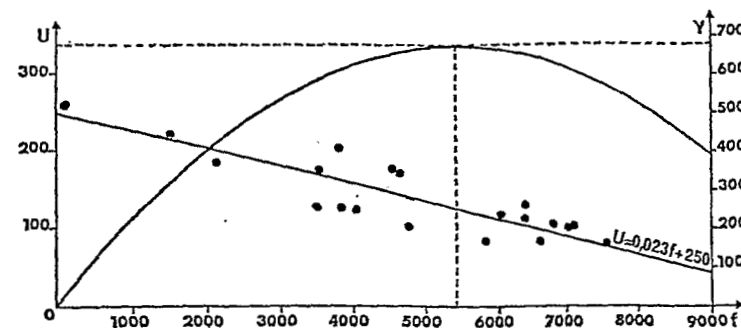


FIG. IX. 4. — Relation entre l'effort de pêche  $f$  (en heures de chalutage) et la prise par unité d'effort  $U$  (en tonnes par heure) pour le stock de crevettes pénaécides de la baie de Narendry (Madagascar) de 1967 à 1971 (évaluations trimestrielles). La droite d'équilibre et la parabole de production équilibrée ont été tracées (d'après MARCILLE, 1972). La production optimale équilibrée est  $Y = 680$  tonnes.

Cependant il arrive qu'à partir d'un certain moment et pour des valeurs élevées de  $f$ , les points ne s'alignent plus sur la droite d'équilibre valable jusqu'alors mais sur une autre droite de pente plus faible en valeur absolue. Tout

se passe comme si le stock exploité perdait progressivement la possibilité de se reconstituer et de retrouver son état initial. Le premier modèle linéaire doit alors être abandonné et remplacé par un second qui correspond à un stock exploité de caractéristiques différentes puisque la valeur  $U_M$  notamment (ordonnée à l'origine de la droite d'équilibre) a diminué. Ce changement pourrait s'expliquer en faisant intervenir la notion de seuil de surexploitation biologique, au delà duquel le stock n'a plus la capacité ou la résilience suffisante pour revenir immédiatement à son état initial  $S_M$  si l'exploitation était totalement arrêtée. Toutefois la situation ne devient irréversible que si une ou plusieurs espèces concurrentes se développent et occupent la place laissée vide dans l'écosystème par l'espèce biologiquement surexploitée.

Dans les cas extrêmes, la réduction du stock est si grave que le maintien de l'exploitation ne se justifie plus. C'est ce qui est arrivé à la Sardine californienne (*Sardinops caeruleus*) dont la pêche a été pratiquement abandonnée alors que de 1935 à 1945 la moyenne des débarquements annuels sur les côtes de Californie dépassait 600.000 tonnes. Dans ce cas précis, la place laissée vide par la Sardine californienne surexploitée a été prise par un Anchois.

#### Modèles de Fox ou modèles exponentiels

Dans les modèles exponentiels de rendement global équilibré proposés par Fox (1970), la relation entre  $U$  et  $f$  n'est plus linéaire mais de la forme  $U = U_\infty e^{-bf}$  ou  $\text{Log } U = \text{Log } U_\infty - bf$  (1'). C'est donc entre  $f$  et le logarithme népérien de  $U$  que la relation est linéaire. On a toujours  $Y = Uf$  d'où :  $Y = U$  ( $\text{Log } U_\infty - \text{Log } U$ )/ $b$  (2') ou  $Y = U_\infty fe^{-bf}$  (3'). Le rendement maximal équilibré s'obtient pour la valeur de  $f$  qui annule  $dY/df$ . A partir de la relation (3') on trouve  $f = 1/b$  et  $Y_M = U_\infty /be$ .

Un modèle de Fox se détermine en calculant l'équation de la droite de régression de  $\text{Log } U$  en  $f$ , ou éventuellement en  $f_{-1}, f_{-2}, \dots$ . Reprenant les données figurant plus haut et relatives au stock sénégalais de *Pomadasys jubelini* exploité de 1965 à 1971, on trouve comme droite de régression :

$$\text{Log } U = \text{Log } 6,62 - 0,00164 f \quad \text{d'où} \quad U = 6,62 e^{-0,00164 f}$$

Le sommet de la courbe de production équilibrée correspond à un effort total de pêche de  $1/0,00164 = 610$  sorties,  $Y_M = 6,22/0,00164 e = 1.488$  tonnes et la prise par unité d'effort optimale est de 2,44 tonnes par sortie. Ces valeurs ne sont pas très différentes de celles données par le modèle de Schaefer qui étaient :  $f = 551$  sorties,  $Y_M = 1.551$  tonnes,  $U = 2,82$  tonnes par sortie. En effet les points observés se trouvent dans un intervalle de variation où l'ajustement à une droite est aussi valable que l'ajustement à un arc d'exponentielle. Dans de tels cas, un modèle de Fox ne présente pas de nets avantages sur un modèle de Schaefer (fig. IX.5).

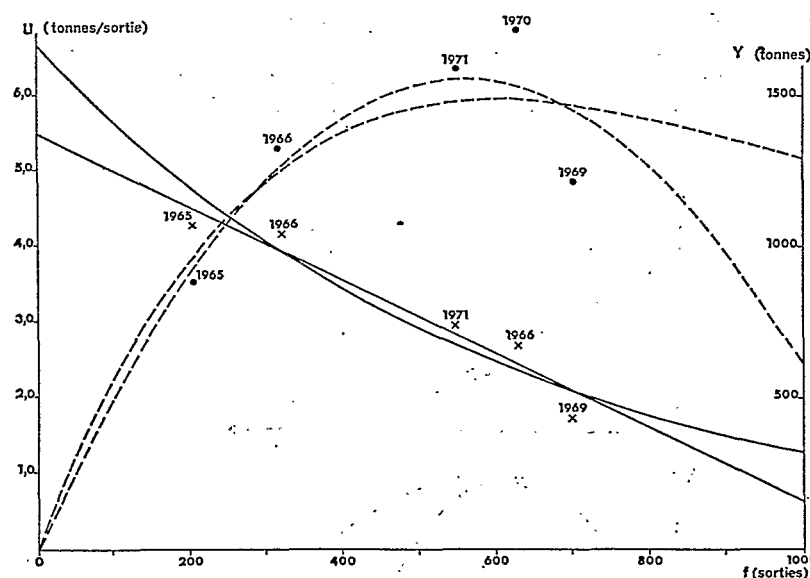


FIG. IX. 5. — Relation entre l'effort de pêche  $f$  (en sorties), la prise par unité d'effort  $U$  (en tonnes par sortie) et le rendement équilibré  $Y$  (en tonnes) pour le stock de *Pomadasys jubelini* du Sénégal.

Les valeurs observées en 1965-66-67-70-71 sont indiquées par une croix ( $U$ ) ou un point ( $Y$ ). Le modèle exponentiel de FOX ne diffère pas beaucoup (au-dessous de 700 sorties) du modèle linéaire de SCHAEFER (d'après GONZALEZ ALBERDI, 1972).

C'est seulement lorsque les points ( $U, f$ ) ne sont plus tous alignés sur la même droite que le modèle exponentiel est avantageux. Il permet en effet un ajustement à l'ensemble des données alors qu'avec les modèles linéaires on est obligé, comme on l'a vu précédemment d'utiliser successivement deux modèles. Un modèle exponentiel est donc unique pour une pêcherie donnée et reste valable quelle que soit la valeur de  $f$ , même très élevée, puisque l'exponentielle d'équilibre est asymptote à l'axe des  $f$ . La décroissance de la courbe de rendement équilibré est, de ce fait, beaucoup plus lente au delà du sommet que dans le cas d'une parabole. Ces réels avantages, soulignés déjà par Garrod (1968) puis par Gulland (1971) ne doivent cependant pas faire oublier que dans les modèles exponentiels il n'est guère possible d'introduire la notion de seuil de surexploitation biologique. Ces modèles prévoient seulement une décroissance lente et continue, mais toujours réversible, du rendement équilibré au delà du rendement maximal lorsque  $f$  continue à augmenter (fig. IX.6). Ils ignorent totalement les signes prémonitoires et minimisent les dangers d'une exploitation trop intense du stock. Avec les modèles linéaires au contraire, l'attention est attirée dès que la courbe de rendement équilibré est dans sa phase rapidement descendante et que l'ordonnée à l'origine de la droite d'équilibre diminue nettement. Il convient

alors, en fonction des particularités biologiques de l'espèce (faible ou forte résilience) et des conditions écologiques (présence ou absence d'espèces concurrentes), d'examiner l'opportunité de réduire l'effort total de pêche sous peine de voir le stock périliter d'une façon irréversible et définitive.

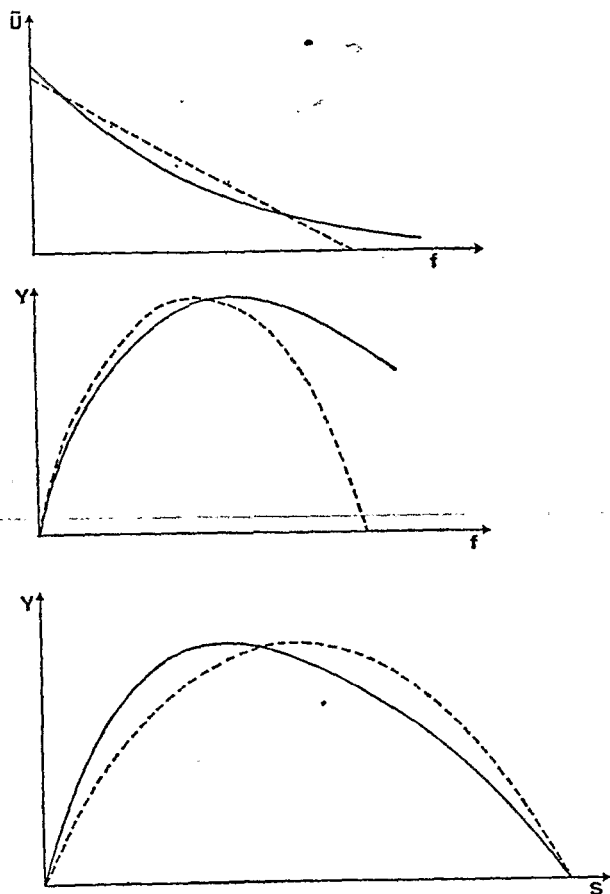


FIG. IX. 6. — Comparaison entre modèle exponentiel (trait plein) et modèle linéaire (trait interrompu).

En haut, droite et exponentielle d'équilibre entre  $U$  et  $f$ . Au milieu, parabole et courbe de prise équilibrée. En bas, relation entre  $Y$  et  $S$ .

### III. — STOCKS ET ÉCHANTILLONNAGE

Lorsqu'on se propose d'étudier la structure d'une population humaine habitant un pays, une contrée ou une ville, la méthode la plus simple et la plus anciennement connue est celle du recensement total. Pour chaque individu, tous les renseignements d'ordre démographique, tels que la date et le lieu de naissance, le sexe, etc., sont notés. Si l'opération est menée à bien dans un laps de temps suffisamment court pour que la population ne se soit pas modifiée de façon appréciable, on obtient ainsi une image exacte de la population au moment du recensement. Il existe une seconde méthode, dite du recensement partiel. Elle consiste à n'étudier qu'une fraction judicieusement choisie de la population : par exemple un individu sur cent. L'image de la population entière s'obtient ensuite en multipliant par cent les valeurs tirées de l'échantillon au centième qui a été étudié. Cette seconde méthode présente de sérieux avantages : elle est plus rapide que la première et le gain de temps réalisé permet un examen plus approfondi des données recueillies. Souvent même elle est seule praticable parce que, en un laps de temps très court, il est matériellement impossible d'examiner tous les individus de la population. En contrepartie, la méthode du recensement partiel présente des inconvénients qu'il ne faut ni ignorer ni sous-estimer. La valeur des résultats obtenus et le degré de confiance qu'on est en droit de leur accorder dépendent essentiellement de la façon dont l'échantillon a été prélevé, c'est-à-dire du plan et de la technique de l'échantillonnage, de ce qu'il est convenu d'appeler en un mot la « stratégie » de l'échantillonnage.

Si l'échantillon donne une image réduite mais non déformée de l'ensemble dont il a été tiré, il est dit représentatif. Il en est ainsi lorsqu'aucun individu de la population n'a plus de chances qu'un autre de se trouver recensé. La composition de l'échantillon ne dépendant alors que du hasard, les méthodes statistiques et le calcul des probabilités sont applicables, notamment pour déterminer l'intervalle de sécurité des estimations ou la taille minimale de l'échantillon nécessaire pour obtenir une précision fixée a priori. Un échantillon qui n'est pas représentatif est dit biaisé : il donne une image déformée ou tronquée. Les méthodes statistiques sont toujours utilisables mais il convient de bien distinguer la variance qui mesure la dispersion des valeurs observées ou calculées autour de leur moyenne et le biais qui mesure l'écart entre cette valeur moyenne et la valeur vraie. Cette dernière reste inconnue tant que le biais n'a pas été décelé ni son importance estimée, quelle que puisse être la précision statistique avec laquelle la valeur biaisée a été obtenue.

Pour les populations exploitées ou non de Poissons, Crustacés et autres organismes aquatiques, seule la méthode du recensement partiel est utilisable. En vue d'obtenir des résultats valables et des estimations sûres, il semblerait d'après ce qui a été dit précédemment qu'il faille s'efforcer d'éliminer tous les biais et d'obtenir des échantillons représentatifs des populations à étudier. Malheureusement ce n'est guère possible en Dynamique des stocks exploités, tout au moins en ce qui concerne les deux causes principales de biais : la disponibilité (availability de Marr, 1951) et la vulnérabilité.

**Recrutement, phase disponible.** — Il est assez rare que sur les lieux de pêche tous les âges soient représentés dans les mêmes proportions que pour l'ensemble de la population. Souvent il existe une ségrégation entre juvéniles et adultes ou entre immatures et reproducteurs. On connaît des cas extrêmes comme celui des Saumons, Poissons amphibiotes qui se reproduisent dans les rivières et les lacs. Les « parrs » restent de 1 à 6 ans en eau douce, la durée de ce séjour étant d'autant plus longue que l'habitat est plus septentrional. Devenus « smolts », les Saumons vont en mer, y passent une ou plusieurs années puis reviennent sur les frayères pour s'y reproduire. Les Anguilles ont un cycle biologique inverse puisque les adultes vivent dans les eaux continentales et descendent en mer pour frayer. Les jeunes de l'Anguille d'Europe, *Anguilla vulgaris*, restent deux ans et demi dans l'Atlantique avant de rentrer en eau douce. Beaucoup d'autres espèces parmi celles qui sont pêchées, possèdent des aires de ponte bien délimitées et des nurseries où les jeunes séjournent plus ou moins longtemps avant de se joindre au gros des adultes. Le cas des Plies en Mer du Nord a déjà été signalé : ces Poissons se reproduisent dans les eaux littorales et c'est seulement au bout de 3 à 4 ans que les jeunes émigrent vers les zones de pêche. Dans les régions tropicales, nombre de Poissons marins littoraux et de Crevettes Penaeides passent le début de leur vie dans les eaux dessalées des lagunes ou des estuaires. Larves et alevins ont en effet besoin d'une nourriture différente de celle des individus plus âgés. Ils ont également besoin d'être protégés contre la prédation des autres espèces ou même de leur propre espèce, les carnassiers n'hésitant pas à pratiquer le cannibalisme et à dévorer leur progéniture lorsque celle-ci passe à leur portée. Le processus par lequel la fraction juvénile de la population s'intègre pour la première fois à l'ensemble du stock exploité est appelé recrutement. Pour chaque stock, on définit un âge moyen de recrutement  $t_r$  auquel on associe, par l'intermédiaire d'une clé âge-longueur, une taille moyenne au recrutement  $L_r$ .

Le processus inverse du recrutement, que l'on pourrait appeler « réforme » et par lequel les individus, passé un certain âge, quitteraient définitivement les lieux de pêche n'a pas à être pris en considération dans les études de Dynamique. Même si une telle émigration existait réellement et affectait une fraction non négligeable de la population, ses effets ne pourraient être dissociés de ceux de la mortalité vraie. Ils seraient implicitement compris dans la mortalité naturelle apparente sur les lieux de pêche. Par contre il arrive que la disponibilité, c'est-à-dire la présence effective dans les zones où s'exerce la pêche, ne reste pas constante à partir du recrutement et subit des fluctuations saisonnières. C'est le cas des *Pseudotolithus elongatus* capturés par les chalutiers près de l'estuaire du Congo, pour lesquels l'âge moyen au recrutement est de deux ans. La disponibilité sur les fonds de pêche est fonction de la crue du Congo. En période de crue les *P. elongatus* s'éloignent au maximum de l'estuaire et sont disponibles sur les fonds marins fréquentés par les chalutiers. Pendant l'étiage, ils se rapprochent de l'estuaire et quittent les fonds chalutés. Du 15 mai au 15 septembre la disponibilité sur les fonds de pêches peut être considérée comme nulle.

On appelle phase disponible la fraction de population présente dans les eaux où la pêche est habituellement pratiquée. La quantité de Poissons disponibles, exprimée en nombre ou en poids constitue le stock exploitable. Il est possible que le recrutement se produise à un âge très précoce, voire même dès l'éclosion s'il n'y a jamais aucune ségrégation entre jeunes et adultes. Ce dernier cas est exceptionnel, au moins pour les espèces habituellement exploitées. En Dynamique, lorsque l'âge et la taille au recrutement sont très faibles, ce sont l'âge  $t_c$  et la taille  $L_c$  à la première capture qui jouent le même rôle. Il est important de souligner et de retenir que les notions de recrutement et de disponibilité correspondent à des phénomènes d'ordre biologique, caractéristiques de chaque stock; ils peuvent varier d'une pêcherie à une autre mais sont indépendants de toute exploitation.

**Vulnérabilité, phase exploitée.** — Un stock de Poissons est une richesse potentielle dont l'homme peut ou pourrait tirer profit mais qui n'est pas toujours exploitée. Indépendamment des espèces qui ne sont pas capturées parce que non commercialisables ou inaccessibles aux engins habituels, certaines populations se trouvent dans des secteurs pas encore prospectés par les pêcheurs ou trop éloignés des ports de débarquement pour que leur exploitation soit actuellement jugée rentable. On appelle stocks vierges ceux qui échappent encore à tout effort de pêche et stocks exploités, les autres.

La totalité de la phase disponible d'une population n'est pas toujours exploitée et en général les diverses classes d'âge ne le sont pas avec la même intensité. L'âge à la première capture  $t_c$  est celui au-dessous duquel les individus échappent à la pêche. Il est clair que cet âge varie selon les techniques de capture utilisées et qu'il ne prend une valeur déterminée que pour un mode de pêche bien défini. Par exemple pour les chaluts, il sera pratiquement fonction de la grandeur des mailles de cul. Cette grandeur peut être fixée par mesure réglementaire et le passage à travers les mailles s'appelle échappement. Si  $t_c$  est inférieur ou égal à l'âge au recrutement  $t_r$  défini plus haut, tous les individus entrent simultanément dans la phase disponible et dans la phase exploitée. Par contre si l'âge à la première capture est supérieur à l'âge au recrutement, cas fréquemment rencontré, le stock se comporte comme un stock vierge entre  $t_r$  et  $t_c$ . Pour l'étude dynamique du stock exploité, l'âge au recrutement n'a plus alors à être pris en considération. Il arrive également que certains Poissons évitent les engins de pêche. L'évitement chez certains Poissons âgés peut être total si bien que l'âge maximal  $t_m$  dans les captures est plus faible que l'âge maximal  $t_M$  pour l'ensemble de la phase disponible sur les lieux de pêche. La phase exploitée est alors constituée par la fraction de population comprenant les individus dont l'âge est compris entre  $t_c$  et  $t_m$ .

Si tous les individus de la phase exploitée avaient les mêmes chances d'être capturés, l'ensemble des prises constituerait un échantillon représentatif de la fraction de stock de l'âge  $t_c$  à l'âge  $t_m$ . En réalité, il n'en est jamais ainsi car la probabilité de capture ou vulnérabilité varie avec la taille, avec l'environnement, avec l'engin utilisé, avec l'adresse ou la compétence du pêcheur, etc. Les varia-

tions de vulnérabilité déforment donc l'image que les captures donnent de la phase exploitable. L'importance de cette déformation, parfois très grande, est difficile à apprécier comme le sont tous les biais. La vulnérabilité, définie comme une probabilité de capture, ne peut être étudiée ni calculée directement. On décode ses variations par le coefficient  $q$  de mortalité due à la pêche par unité d'effort (catchability de Ricker, 1958), qui est le rapport entre le coefficient instantané de mortalité dû à la pêche  $F$  et l'effort de pêche  $f$  exprimé en unités d'effort convenablement choisies :  $q = F/f$ . Il résulte de cette définition que si la vulnérabilité est nulle,  $F$  est nul et  $q$  également quel que soit l'effort de pêche déployé  $f$ . Pour un effort constant, si la vulnérabilité augmente ou diminue,  $F$  et  $q$  varient de la même façon.

La vulnérabilité de beaucoup d'espèces varie entre le jour et la nuit. Le fait a été plusieurs fois signalé pour les Crevettes. Il a été interprété comme résultant d'une recrudescence d'activité lorsque le milieu s'assombrit, les Crevettes lucifuges s'enfouissant volontiers dans la vase pour éviter une trop grande luminosité. Il en résulte que leur capture par les chaluts est plus facile et les rendements de la pêche plus élevés la nuit que le jour. Des phénomènes similaires ont été constatés pour certains Poissons. A la suite d'une série de chalutages expérimentaux sur la radiale de Pointe-Noire, il est apparu que pour toutes les sorties, les captures de nuit sont environ deux fois moins importantes que celles de jour, mais le sens et l'intensité de ces variations de vulnérabilité dépendaient des espèces. Les *Cynoglossus* et autres Poissons plats, qui s'enfouissent le jour dans les sédiments meubles du fond, étaient mieux capturés la nuit alors que c'était l'inverse pour la plupart des autres espèces benthiques. Les variations nyctémérales de vulnérabilité, pour une espèce donnée, sont également fonction de la taille des individus. La figure IX.7 indique pour les diverses classes de longueur, de 2 cm en 2 cm, les pourcentages du nombre total de *Pseudotolithus senegalensis* pêchés de jour et de nuit, sur fonds de 15 m et de 40 m. Dans les deux cas, la courbe des captures de nuit est décalée vers la gauche par rapport à la courbe des captures de jour, ce qui signifie que les petites tailles étaient relativement plus abondantes dans les échantillonnages nocturnes. Bien d'autres exemples pourraient être cités de phénomènes analogues dont les causes sont d'ailleurs complexes et difficiles à analyser. On en retiendra seulement que les rythmes circadiens d'activité peuvent être une cause importante de biais dans les échantillonnages. Dans les études de Dynamique, on ne doit se baser sur les prises des chalutiers sans tenir compte de l'importance comparée de leurs pêches de jour et de nuit (Baudin-Laurencin, 1967).

La nature des fonds peut également influencer sur la vulnérabilité. Le même chalut exploitant la même population aura des rendements différents suivant que le fond est plat, qu'il présente des croches, c'est-à-dire des accidents tels que blocs de rochers ou de coraux que les pêcheurs prennent grand soin d'éviter, ou des buttes de vase qui font décoller le chalut du fond. Sur la figure relative aux captures de *Pseudotolithus senegalensis* au large de Pointe-Noire, on note au premier coup d'œil que la distribution des tailles dans les captures n'est pas la même

suivant que l'on pêche sur fonds de 15 m ou de 40 m. D'une façon générale les grands individus préfèrent les eaux plus profondes et c'est pourquoi l'âge des Albacores (*Thunnus albacares*) capturés par les thoniers dépend essentiellement de la technique utilisée. Les petits canneurs qui pêchent à l'appât vivant près de la surface ou près de la côte ne capturent pratiquement qu'une seule classe d'âge, celle de 1 à 2 ans. Les senneurs prennent plusieurs classes d'âge en fonction de la hauteur de chute de leur filet; quant aux palangriers dont les

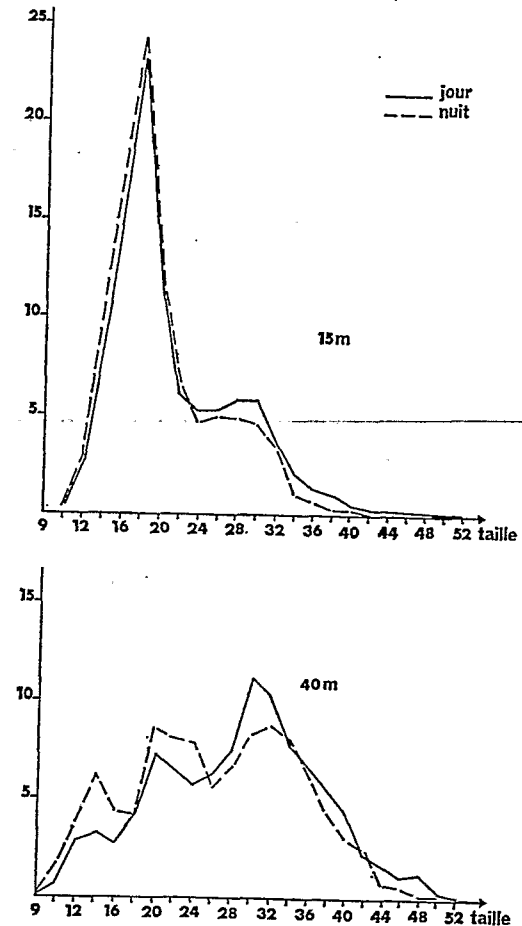


FIG. IX. 7. — Pourcentage par tailles des prises diurnes et nocturnes de *Pseudotolithus senegalensis* sur fonds de 15 à 40 m, au large de Pointe-Noire (Congo). Les petites tailles sont relativement plus abondantes sur les fonds de 15 m et sont mieux capturées de nuit que de jour (d'après BAUDIN-LAURENCIN, 1967).

hameçons descendent encore plus bas, ils exploitent les classes les plus âgées qui comportent des Poissons matures. Il est donc très délicat, en se basant sur les prises commerciales de se faire une idée exacte de la structure démographique de la phase exploitable d'une population de Thons.

Les variations les plus importantes de la vulnérabilité sont donc dues à la sélectivité des engins de capture, elle-même plus ou moins liée aux capacités d'échappement et d'évitement que possèdent les organismes aquatiques. Certains Céphalopodes grâce à la rapidité de leur nage se laissent difficilement prendre dans un filet, de sorte que leur abondance dans les peuplements marins est méconnue ou sous-estimée. La plupart des Poissons, surpris à l'approche d'un chalut, sont rabattus vers le centre par les panneaux et les bras. Ils commencent par nager devant le filet jusqu'au moment où, fatigués, ils s'arrêtent et sont alors happés par la poche qui continue d'avancer régulièrement. Certains s'échappent malgré tout par les côtés ou par le dessus, d'autant plus facilement qu'ils sont plus gros donc plus vigoureux et plus rapides. L'évitement est en outre d'autant plus important que l'ouverture du chalut et sa vitesse de traction sont plus faibles. L'abondance relative des individus de grande taille sera alors moins grande dans les prises que dans la phase exploitée et le biais qui en résulte se traduira finalement par une surestimation de la mortalité, la mortalité totale apparente étant supérieure à la mortalité totale vraie. Ainsi sur les côtes du Golfe de Guinée, les chalutages commerciaux ont conduit, pour les *Pseudolithus elongatus*, à une estimation du coefficient instantané de mortalité totale de l'ordre de 0,7 alors que les prises de chaluts de recherche, de taille plus faible et tirés par des bateaux moins puissants, ont conduit à une valeur de 1,1. Cette dernière valeur est surestimée et 0,7 est la seule qui mérite d'être retenue pour la phase exploitée. Mais il est impossible de prouver qu'elle n'est pas elle-même légèrement surestimée. Il paraît vraisemblable que même avec les chaluts commerciaux à grand rendement, l'évitement et le biais qui en résulte ne sont pas totalement négligeables.

En fait, toutes les méthodes de pêche et tous les engins sont plus ou moins sélectifs. Des recherches précises faites en eau douce ont montré que la pêche électrique elle-même ne fournit pas d'échantillons rigoureusement représentatifs, les individus d'une même espèce ayant, suivant leur taille et parfois leur état physiologique, des vulnérabilités différentes parce qu'ils ne réagissent pas tous de façon identique à un courant de caractéristiques données. Enfin, bénéficiant de connaissances empiriques transmises de génération en génération et dont l'efficacité est largement accrue par les techniques modernes (échanges d'informations par radio, détection des Poissons par sonar, voire prospection aérienne) les pêcheurs n'opèrent jamais au hasard. Il s'arrangent au contraire pour se placer dans des conditions telles que les engins dont ils disposent aient un bon rendement, sinon le meilleur, sur les espèces et les tailles économiquement rentables. Il en résulte une nouvelle source de biais qui vient s'ajouter à toutes les autres.

Ce serait donc une erreur de croire que les prises possèdent les mêmes

caractéristiques biologiques et les mêmes structures démographiques que les populations dont elles proviennent. Cependant il est évident que c'est l'évolution à court et moyen terme des fractions de populations réellement pêchées qu'il est intéressant d'étudier et de prédire, mais non celle des fractions de populations qui sont actuellement et resteront peut-être encore longtemps inaccessibles aux pêcheurs. C'est pourquoi en Dynamique des stocks exploités, les modèles mathématiques ne s'appliquent qu'aux fractions de populations pêchées, telles qu'elles sont représentées par les prises commerciales, même lorsque celles-ci ne constituent qu'un échantillon fortement biaisé de la population totale.

**Notion de stock unité.** — Avant d'établir des modèles mathématiques qui permettent de décrire l'état actuel d'un stock et de prévoir son évolution future en fonction de l'intensité avec laquelle il est ou sera exploité, il est nécessaire de s'assurer que le dit stock peut effectivement être traité comme un tout homogène. Sinon il faut le décomposer en plusieurs éléments dits « stocks unités » ayant chacun ses caractéristiques et par conséquent ses possibilités d'évolution particulières. Un stock unité est donc un ensemble d'individus pour lesquels les estimations des paramètres biologiques et démographiques faites à partir des captures et relatifs à la croissance, aux mortalités, à la fécondité, à la vulnérabilité, etc., sont caractéristiques. Les événements extérieurs, par exemple la pêche dans d'autres secteurs, n'ont pas d'effets sensibles sur le stock unité qui, par ailleurs, ne renferme pas de sous-groupe présentant des caractéristiques nettement différentes au point de vue dynamique (Gulland, 1969).

La notion de stock unité est fondamentale, mais son contenu diffère suivant la précision que l'on recherche dans les estimations et les prévisions. Dans un premier temps et en vue d'obtenir rapidement des résultats approchés, plusieurs stocks exploités peuvent être réunis en un seul stock unité. Par exemple lorsque deux espèces voisines et difficiles à distinguer sont constamment capturées ensemble et figurent sous la même rubrique dans les statistiques de pêche et de débarquement. Toutefois, pour obtenir une meilleure précision dans les estimations et serrer de plus près la réalité, il faudra arriver à séparer les espèces et à considérer deux stocks unités monospécifiques. Parfois, lorsque mâles et femelles ont un taux de croissance différent ou que l'un des sexes est beaucoup plus vulnérable aux engins de pêche que l'autre, il est indiqué de traiter chaque sexe comme un stock unité.

Chez les Crevettes *Parapenaeus longirostris*, capturées en profondeur au large des côtes du Congo, on a constaté que les mâles sont toujours plus petits que les femelles, les longueurs totales maximales étant de l'ordre de 125 mm en moyenne pour les mâles et 143 mm pour les femelles. Les chaluts à mailles de 13 mm utilisés pour la pêche aux Crevettes ne retiennent les individus de cette espèce qu'à partir d'une longueur totale de 68 mm et cette taille à la première capture est atteinte vers l'âge de 9 mois pour les femelles et 21 mois pour les mâles (Crosnier *et al.*, 1970). Une variation quelconque de l'effort total de pêche aura par conséquent des effets différents sur les femelles et sur les mâles, les premières

étant affectées un an plus tôt que les seconds. La proportion des mâles dans l'ensemble du stock exploité augmentera non seulement avec l'âge mais aussi avec l'intensité de la pêche. Cependant tous les problèmes de Dynamique resteront passibles de solutions simples en traitant séparément le stock unité mâle et le stock unité femelle, le stock exploité étant la somme de ces deux stocks unités.

Dans le cas d'un organisme marin exploité dans une aire géographique très vaste, si dans deux secteurs exploités par les mêmes techniques de pêche les taux de mortalité sont significativement différents, on commettrait une erreur en adoptant une valeur moyenne pour l'ensemble du stock exploité. Ce dernier devrait être scindé en deux stocks unités correspondant chacun à un secteur de pêche. Inversement, si l'on a traité comme des stocks unités distincts les phases exploitées d'une même population dans deux ou plusieurs secteurs de pêche et que l'on s'aperçoive, au stade des équations de production, que les résultats sont sensiblement les mêmes, il y aura avantage à regrouper les différents stocks unités en un seul.

Les biologistes se proposent parfois d'étudier des stocks vierges ou même des stocks exploités mais sans tenir compte des prises commerciales. Ils essaient alors d'introduire le moins de biais possible dans leur échantillonnage et s'efforcent de faire des prélèvements au hasard. De telles opérations de pêche expérimentale sont techniquement difficiles, toujours coûteuses et les résultats que l'on en tire restent douteux du fait de l'impossibilité d'éliminer complètement les nombreuses causes de biais connues ou non. Le Guen (1971) a montré que l'on ne pouvait accorder aucune confiance aux valeurs des coefficients de mortalité trouvés à partir de l'échantillonnage d'un navire de recherches pour l'étude de la Dynamique d'un stock de *Pseudotolithus elongatus* pêché au Congo. En effet, si l'on avait admis comme coefficient de mortalité celui trouvé sur le navire de recherches, aux 653.147 Poissons d'une classe de recrutement débarqués en 1965 auraient dû correspondre 85.688 Poissons de la même classe de recrutement pêchés en 1967. Or il en a été effectivement pêché 200.144. Cet exemple illustre bien la différence qui existe entre un stock exploité et une population ainsi que l'inutilité des efforts déployés par les biologistes pour tirer directement de la population un échantillon représentatif de la phase exploitée.

Ce qui intéresse le Dynamicien, c'est la relation entre un engin de pêche donné et la fraction de stock pêchable par cet engin. C'est la raison pour laquelle on se borne à étudier la phase exploitée d'une population en admettant implicitement que les prises commerciales par un engin de pêche déterminé constituent un échantillon représentatif du stock dont elles proviennent. Tout changement important dans les engins ou techniques de pêche qui entraînerait un changement de vulnérabilité, provoquerait également une déformation de l'image obtenue du stock considéré. En réalité, il s'agirait d'une nouvelle relation entre une fraction de stock différente et un engin de pêche différent, nécessitant une nouvelle étude.

L'ensemble des prises débarquées étant l'échantillon représentatif du stock

exploité, il est pratiquement impossible de l'étudier dans sa totalité. Le dynamicien devra donc sous-échantillonner sans introduire en ce faisant de biais systématique. Les techniques relativement simples qui permettent d'atteindre cet objectif relèvent toutes de l'échantillonnage stratifié. Elles ne seront pas décrites ici (se reporter pour plus de détails à Gulland, 1969).

#### IV. — COEFFICIENTS DE CROISSANCE ET DE MORTALITÉ

Les modèles de rendement global équilibré sont utiles car ils permettent de suivre facilement l'évolution moyenne d'une pêcherie et de fixer un ordre de grandeur pour les valeurs optimales de  $f$  et de  $U$ . Cependant si l'on veut tenir compte du recrutement, excédentaire ou déficitaire par rapport à la moyenne selon les années, il est nécessaire de recourir à des modèles plus complexes faisant intervenir le rendement par recrue c'est-à-dire par individu entrant dans le stock exploité. Ces modèles supposent la connaissance préalable des paramètres de croissance et de mortalité pour l'espèce et la pêcherie considérées.

##### Croissance linéaire et pondérale

En Dynamique des stocks exploités, du fait que l'on s'intéresse aux individus seulement à partir de l'âge au recrutement ou à la première capture, les lois moyennes de croissance linéaire qui sont adoptées sont toujours des lois de von Bertalanffy  $L_t = L_\infty [1 - e^{-k(t-t_0)}]$ . Pour plus de détails sur ces lois, on se reportera au chapitre VII. Pour en déduire une loi de croissance pondérale, on cherche d'abord la relation qui existe aux différents âges  $t$  entre le logarithme du poids  $\log W_t$  et le logarithme de la longueur  $\log L_t$ . En général on trouve que cette relation est linéaire et de la forme  $\log W_t = a + b \log L_t$ . En posant  $a = \log k$ , la relation précédente est équivalente à  $W_t = k(L_t)^b$  et comme  $W_\infty = k(L_\infty)^b$  on a  $W_t = W_\infty [1 - e^{-k(t-t_0)}]^b$ .

La pente de la droite de régression de  $\log W$  en  $\log L$  est habituellement comprise entre 2,6 et 3,6. Très souvent chez les Poissons on peut vérifier que cette pente  $b$  ne diffère pas significativement de 3. La croissance est alors isométrique c'est-à-dire que, la densité spécifique restant la même, la forme du corps ne change pas avec la taille. En développant le cube de l'expression entre crochets on a  $W_t = W_\infty [1 - 3e^{-k(t-t_0)} + 3e^{-2k(t-t_0)} - e^{-3k(t-t_0)}]$

qui peut encore s'écrire :  $W_t = W_\infty \sum_{N=0}^{N=3} U_N e^{-Nk(t-t_0)}$

en posant  $U_0 = 1$ ,  $U_1 = -3$ ,  $U_2 = 3$ ,  $U_3 = -1$ .

Cette loi de croissance pondérale est une courbe sigmoïde partant du point  $t = t_0$  ( $W_{t_0} = 0$ ) et asymptote à  $W_\infty$ . Cette courbe présente un point d'inflexion situé à l'âge où  $L_t$  atteint les  $2/3$  de  $L_\infty$ . On a alors  $W_t = 8 W_\infty / 27 = 0,296 W_\infty$ .

Lorsque la pente est significativement différente de 3,  $W_t$  peut se développer en série par la formule de Newton :

$$W_t = W_\infty \left[ 1 - be^{-k(t-t_0)} + \frac{b(b-1)}{1.2} e^{-2k(t-t_0)} - \frac{b(b-1)(b-2)}{1.2.3} e^{-3k(t-t_0)} + \dots \right]$$

### Coefficients de mortalité

Les paramètres de mortalité utilisés en Dynamique des stocks exploités ne sont ni des taux, ni des quotients mais des coefficients instantanés. Ces derniers présentent en effet le double avantage d'être additifs et de conduire à des intégrales calculables lorsqu'on les incorpore dans les équations de production. On admet que le nombre d'individus qui disparaissent par unité de temps est proportionnel au nombre d'individus encore présents et à un facteur  $Z$  qui est, par définition le coefficient instantané de mortalité totale apparente. On a donc  $\frac{dN}{dt} = -ZN$  ou  $\frac{dN}{N} = -Zdt$ . Si l'effectif initial, au temps  $t = 0$ , est  $N_0$ , le nombre d'individus encore présents ou vivants au temps  $t$  est  $N_t$  et l'on a :

$$\int_0^t \frac{dN}{N} = -Z \int_0^t dt \text{ c'est-à-dire } N_t = N_0 e^{-Zt}, \text{ Connaissant } N_0 \text{ et } Z, \text{ cette relation permet de calculer à tout instant le nombre d'individus survivants.}$$

Supposons maintenant qu'à une première cause de mortalité, à laquelle correspond un coefficient instantané de mortalité  $Z_1$  et se traduisant par une diminution de l'effectif du stock  $-Z_1 N dt$ , s'ajoute une seconde cause indépendante de la première à laquelle correspond un coefficient instantané  $Z_2$  et qui se traduit par une diminution de l'effectif de  $-Z_2 N dt$ . A l'ensemble de ces deux causes agissant simultanément correspond un coefficient instantané  $Z$  et la diminution d'effectif correspondante est évidemment  $-(Z_1 N dt + Z_2 N dt) = -ZN dt$  d'où  $Z = Z_1 + Z_2$ . Le nombre de survivants au bout de temps  $t$ , ayant échappé aux deux causes de mortalité est  $N_t = N_0 e^{-(Z_1 + Z_2)t}$ . Les coefficients instantanés de mortalité sont donc additifs, ce qui n'est le cas ni des taux ni des quotients de mortalité.

En conséquence, dans un stock exploité, la mortalité totale apparente peut être considérée comme la somme de plusieurs mortalités indépendantes dont les effets s'ajoutent. La plus importante et la plus intéressante à mettre en évidence est la mortalité due à la pêche. En général, on se contente de grouper les mortalités dues à toutes les autres causes, telles que maladie, prédation, sénilité, etc., sous le vocable général de mortalité naturelle apparente. Le coefficient instantané de mortalité totale apparente étant représenté par  $Z$ , ceux de mortalité due à la pêche et de mortalité naturelle respectivement par  $F$  et  $M$ , on a  $Z = F + M$ .

Jusqu'à l'âge à la première capture  $t_c$  c'est-à-dire dans l'intervalle  $(0, t_c)$   $F$  est nul et la courbe de survie est l'exponentielle négative  $N_t = N_0 e^{-Mt}$ . A partir de l'âge à la première capture, la mortalité due à la pêche s'ajoute à la

mortalité naturelle apparente et le nombre des survivants diminue plus rapidement, la courbe de survie ayant pour équation  $N_t = N_{tc} e^{-(F+M)t}$ . Dans la réalité, les coefficients instantanés de mortalité ne restent pas toujours constants quel que soit l'âge. Pour éviter des approximations trop grossières ou même des erreurs d'interprétation, il est souvent nécessaire de décomposer la durée de vie totale en plusieurs périodes. La durée de ces périodes, évaluée en années ou en mois, est choisie de façon que les coefficients  $M$  et  $F$  ne s'éloignent pas trop des valeurs moyennes calculées pour chacune de ces périodes.

A partir de 26 échantillons de *Pseudolithus elongatus* récoltés au Congo en 1965, 1966 et 1967, composés d'individus nés en grande crue et dont on savait qu'ils étaient pleinement recrutés à l'âge de deux ans, quatre séries d'estimations ont été obtenues pour  $Z$ , à savoir :  $Z_{2-3}$  entre 2,5 et 3,5 ans,  $Z_{3-4}$  entre 3,5 et 4,5 ans,  $Z_{4-5}$  entre 4,5 et 5,5 ans et enfin  $Z_{5-6}$  entre 5,5 et 6,5 ans. Les valeurs suivantes furent calculées (Le Guen, 1971).

	$Z_{2-3}$	$Z_{3-4}$	$Z_{4-5}$	$Z_{5-6}$
1965-67	0,576	0,606	0,875	1,002

Si  $Z$  était resté constant entre 2,5 et 6,5 ans, sa meilleure estimation aurait été la moyenne générale. Mais une analyse de variance ayant montré que l'augmentation de la mortalité totale avec l'âge était hautement significative ( $P > 0,99$ ) il était nécessaire d'attribuer à chaque classe d'âge annuelle un coefficient instantané moyen  $Z$  différent.

Pour les Plies de Mer du Nord (*Pleuronectes platessa*), débarquées à Lowestoff de 1929 à 1938 et de 1950 à 1958, les coefficients de mortalité totale annuelle entre 2 et 10 ans étaient les suivants (Gulland, 1969) :

	$Z_{2-3}$	$Z_{3-4}$	$Z_{4-5}$	$Z_{5-6}$	$Z_{6-7}$	$Z_{7-8}$	$Z_{8-9}$	$Z_{9-10}$	$Z_{10-11}$
1929-38	-2,383	-0,551	0,289	0,807	0,840	0,757	0,820	0,916	0,828
1950-58	-2,281	-0,694	0,139	0,563	0,551	0,551	0,563	0,539	0,553

On constate que pour le stock considéré, le coefficient  $Z$  est d'abord négatif c'est-à-dire que l'effectif du stock augmente au lieu de diminuer. Ceci est dû au recrutement, les jeunes quittant les eaux côtières et gagnant les lieux de pêche à partir de 2 ans. Les jeunes Plies sont pleinement recrutées et disponibles à partir d'un âge moyen de 3,7 ans mais elles ne sont pas immédiatement vulnérables. La taille minimale des mailles étant de 140 mm, l'âge à la première capture est en moyenne de 5,5 ans. Les valeurs faibles de  $Z$  entre 4 et 5 ans correspondent au fait que les Plies sont encore peu vulnérables aux chaluts. C'est seulement à partir de 5-6 ans que les valeurs de  $Z$  sont pratiquement stabilisées. On reviendra plus loin sur les raisons qui ont fait tomber la valeur moyenne de  $Z$  de 0,828 pour la période 1929-1938 à 0,553 pour la période 1950-1958.



### Estimation du coefficient instantané de mortalité totale $Z$

Le coefficient instantané de mortalité totale apparente  $Z$  a été défini de telle sorte que dans l'intervalle de temps  $(t_1, t_2)$  on ait  $N_2 = N_1 e^{-Z(t_2-t_1)}$  d'où  $Z = \frac{1}{(t_2-t_1)} \log \frac{N_1}{N_2}$ . Si l'on prend comme unité l'intervalle de temps  $(t_1, t_2)$  la relation précédente devient  $Z_{1-2} = \log \frac{N_1}{N_2}$  ou, en utilisant les logarithmes vulgaires  $Z_{1-2} = 2,30258 \log \frac{N_1}{N_2}$ . Si, au lieu des effectifs globaux du stock  $N_1$  et  $N_2$ ,

on connaît les effectifs moyens  $\bar{N}_1$  et  $\bar{N}_2$  de deux classes annuelles successives par exemple et sous réserve que le recrutement soit constant c'est-à-dire la structure démographique stable, on a  $\bar{N}_1 Z_1 = N_1 - N_2$  et  $\bar{N}_2 Z_2 = N_2 - N_3$ .

Comme  $N_2 = N_1 e^{-Z_1}$  et  $N_3 = N_2 e^{-Z_2}$ , on a  $\bar{N}_1 = \frac{N_2}{Z_1} (1 - e^{-Z_1})$  et

$\bar{N}_2 = \frac{N_3}{Z_2} (1 - e^{-Z_2})$  d'où  $\frac{\bar{N}_1}{\bar{N}_2} = e^{Z_1} \frac{Z_1}{Z_2} \frac{1 - e^{-Z_2}}{1 - e^{-Z_1}}$ . Si pour les deux classes d'âge considérées le coefficient instantané de mortalité totale garde une valeur constante,

c'est-à-dire si  $Z_1 = Z_2$  on a  $\frac{\bar{N}_1}{\bar{N}_2} = e^{Z_1}$  et on retrouve la relation  $Z_1 = \log \frac{\bar{N}_1}{\bar{N}_2}$ .

Cette relation est encore approximativement vérifiée lorsque  $Z_1$  et  $Z_2$ , tout en étant différents, sont tous deux très petits car alors  $1 - e^{-Z_1}$  peut être remplacé par  $-Z_1$  et  $1 - e^{-Z_2}$  par  $-Z_2$ . Par conséquent le logarithme népérien du rapport des abondances instantanées fournit une bonne estimation du coefficient de mortalité totale dans un intervalle de temps donné, suffisamment court pour que ce coefficient y garde une valeur constante. Le rapport des abondances annuelles fournit de même une bonne estimation de  $Z$  lorsque ce coefficient reste constant ou très faible.

En général, on ne connaît ni les effectifs globaux du stock à deux instants donnés  $t_1$  et  $t_2$ , ni les effectifs d'une cohorte à deux instants donnés, ni les effectifs moyens de deux classes d'âge successives. Il convient donc pour estimer  $Z$  de

remplacer les rapports  $\frac{N_1}{N_2}$  ou  $\frac{\bar{N}_1}{\bar{N}_2}$  par des rapports qui leur soient égaux.

#### 1. Méthode des abondances relatives dans une série d'échantillons. —

Elle permet, toujours en supposant le recrutement constant, d'obtenir une ou plusieurs estimations de  $Z$  à partir des effectifs observés pour diverses classes d'âge dans une série d'échantillons. Lorsqu'il s'agit de classes d'âge pleinement recrutées pour lesquelles la disponibilité reste la même et dans la mesure où la vulnérabilité aux engins de capture utilisés reste constante, les effectifs  $n_t$  et  $n_{t+1}$  observés pour deux classes d'âge successives sont proportionnels aux effectifs globaux  $N_t$  et  $N_{t+1}$  de ces classes au moment où l'échantillon a été

prélevé. On a donc  $Z = \log \frac{n_t}{n_{t+1}}$ . Comme les nombres  $n_t$  et  $n_{t+1}$  sont toujours

faibles par rapport à  $N_t$  et  $N_{t+1}$ , le hasard de l'échantillonnage fait varier les valeurs observées pour le rapport  $n_t/n_{t+1}$  de part et d'autre de la valeur  $N_t/N_{t+1}$  vers laquelle il tendrait si la taille de l'échantillon devenait suffisamment grande. Il est donc nécessaire de recourir aux méthodes statistiques pour obtenir la meilleure estimation de  $Z$  à partir des valeurs observées et pour savoir si  $Z$  varie ou non de façon significative en fonction de l'âge dans l'intervalle de temps considéré.

A partir de 26 échantillons de *Pseudotolithus elongatus* récoltés au Congo en 1965, 1966 et 1967, composés d'individus nés en grande crue et dont on savait qu'ils étaient pleinement recrutés à l'âge de deux ans, les quatre séries d'estimations suivantes ont été obtenues pour  $Z$  (Le Guen, 1971).

$Z_{2-3}$	$Z_{3-4}$	$Z_{4-5}$	$Z_{5-6}$
—	0,356	0,579	0,820
—	0,653	0,083	0,693
—	0,941	0,544	0,916
—	1,203	0,597	0,910
0,322	0,300	0,223	—
1,203	0,342	0,693	—
—	0,693	0,248	0,820
0,559	0,477	0,916	—
0,732	0,185	0,693	—
0,576	0,223	0,916	—
0,672	0,506	0,083	0,916
0,506	0,185	1,347	0,693
0,327	0,223	0,615	1,203
1,078	0,287	0,916	—
—	0,477	1,560	1,660
0,280	0,916	1,514	—
0,579	1,560	1,347	1,386
0,385	0,445	2,302	—
0,356	1,347	0,000	—
0,597	1,049	1,514	—
0,597	0,445	0,941	—
0,653	0,223	1,469	—
—	0,693	0,916	—
0,477	0,653	0,776	—
0,477	0,693	1,049	1,000
—	0,693	0,916	—
0,576	0,606	0,875	1,002

Malgré la grande dispersion des valeurs données par les différents échantillons (de 0,000 à 2,302), les moyennes augmentent avec l'âge et il est facile de vérifier par une analyse de variance que cette augmentation est hautement significative. Les meilleures estimations de  $Z$  sont donc 0,576 entre 2,5 et 3,5 ans, 0,606 entre 3,5 et 4,5 ans, 0,875 entre 4,5 et 5,5 ans, 1,002 entre 5,5 et 6,5 ans.

#### 2. Méthode des prises par unité d'effort. — Au lieu de calculer $Z$

à partir des nombres d'individus des diverses classes d'âge observés dans une série d'échantillons, on utilise les nombres d'individus d'une même classe de recrutement capturés par unité d'effort durant une période déterminée. Si un nombre  $n$  a été observé dans une série d'échantillons de poids total  $p$ , prélevés au cours de la période considérée et si, durant cette période, un tonnage  $P$  a été débarqué, correspondant à un effort total  $j$ , le nombre d'individus capturés

par unité d'effort est  $N = \frac{nP}{pj}$ . Dans le cas des *Pseudotolithus elongatus* du Congo,

l'unité d'effort de pêche choisi était le jour de pêche et les observations ont porté sur les captures débarquées durant les mois de novembre et décembre des années 1964, 1965, 1966. Durant ces deux mois, la disponibilité du stock sur les fonds de pêche a été supposée identique d'une année à l'autre. La date d'éclosion des *P. elongatus* ayant été fixée en moyenne au 1<sup>er</sup> janvier de chaque année, le recrutement étant terminé à deux ans et les individus de plus de six ans n'ayant pas été pris en considération à cause de leur trop faible nombre, les captures portaient en 1964 sur les cohortes des 1<sup>er</sup> janvier 1959-60-61-62-63, en 1965 sur les cohortes des 1<sup>er</sup> janvier 1960-61-62-63-64 et en 1966 sur les cohortes des 1<sup>er</sup> janvier 1961-62-63-64. Les nombres d'individus  $N$  pris par jour de pêche

et calculés par la formule  $N = \frac{nP}{pj}$  étaient les suivants (Le Guen, 1971).

Période de capture	Année d'éclosion des cohortes					
	1964	1963	1962	1961	1960	1959
Nov.-Déc. 1964	—	2768	2088	1094	875	199
Nov.-Déc. 1965	3006	1638	1104	505	259	—
Nov.-Déc. 1966	1860	933	530	172	—	—

Pour le coefficient instantané de mortalité entre 2 et 3 ans par exemple, on dispose des nombres d'individus de la cohorte du 1<sup>er</sup> janvier 1963 capturés en 1964 et 1965 ainsi que de ceux de la cohorte du 1<sup>er</sup> janvier 1964 capturés en 1965 et

1966. On a donc pour  $Z_2$  les deux estimations  $\text{Log} \frac{3006}{1860} = 0,480$  et  $\text{Log} \frac{2768}{1638} =$

0,524. On calcule de même des estimations de  $Z_3$ ,  $Z_4$  et  $Z_5$  et dans chaque cas la meilleure estimation à retenir est la moyenne.

	$Z_2$	$Z_3$	$Z_4$	$Z_5$
	0,480	5,563	0,734	1,077
	0,524	0,637	0,773	1,217
Moyenne	0,502	0,600	0,754	1,147

Les valeurs moyennes qui figurent dans le tableau ci-dessus ne sont pas directement comparables à celles obtenues par la méthode précédente. La comparaison

doit être faite entre  $Z_{2-3} = 0,576$  et  $(Z_2 + Z_3)/2 = 0,551$ , entre  $Z_{3-4} = 0,606$  et  $(Z_3 + Z_4)/2 = 0,677$ , entre  $Z_{4-5} = 0,875$  et  $(Z_4 + Z_5)/2 = 0,950$ .

**3. Méthode des prises annuelles, l'effort de pêche restant constant d'une année sur l'autre.** — Elle est basée sur les prises annuelles estimées à partir d'échantillons prélevés d'un bout de l'année à l'autre. Les estimations

obtenues par la formule  $N = \frac{nP}{pj}$  sont calculées mois par mois ou trimestre par

trimestre et additionnées. De cette façon, les nombres de *Pseudotolithus elongatus* nés au 1<sup>er</sup> janvier 1963 et capturés en 1965, 1966, 1967 et 1968 ont été estimés respectivement à 653 147, 376 212, 200 144 et 79 857. On en déduit

$$Z_{2-3} = \text{Log} \frac{653\ 147}{376\ 212} = 0,552 \quad Z_{3-4} = \text{Log} \frac{376\ 212}{200\ 144} = 0,631 \quad \text{et}$$

$$Z_{4-5} = \text{Log} \frac{200\ 144}{79\ 857} = 0,919. \text{ Ces valeurs sont cohérentes avec celles fournies}$$

par les méthodes précédentes mais les estimations auraient été meilleures si les observations avaient porté sur un plus grand nombre d'individus et surtout sur un plus grand nombre d'années.

#### 4. Méthode graphique en coordonnées semi-logarithmiques. —

Lorsque  $Z$  reste constant dans un certain intervalle, on a  $N_t = N_0 e^{-Zt}$  et  $\text{Log} N_t = \text{Log} N_0 - Zt$ . Les points de coordonnées  $\text{Log} N_t$  et  $t$  sont donc alignés sur une droite de pente  $-Z$ . La méthode consiste à porter sur un graphique  $t$  en abscisse et  $\text{Log} N_t$  en ordonnée. On obtient autant de points qu'il y a de couples de valeurs observées et la pente de la droite d'ajustement qui représente au mieux l'ensemble de ces points donne, au signe près, la valeur moyenne de  $Z$  cherchée. Si l'échelle des ordonnées est logarithmique, on porte directement  $N_t$ . Enfin rappelons qu'en utilisant les logarithmes vulgaires l'équation de la droite s'écrit  $\log N_t = \log N_0 - Zt \log e$  la pente étant  $-Z \log e = -0,43429 Z$ . Naturellement  $N_t$  est inconnu mais la pente de la droite ne change pas lorsqu'on remplace les valeurs de  $N_t$  par les prises par unité d'effort sur une même cohorte à différentes époques ou par les abondances relatives des diverses classes d'âge à un moment donné.

De 1929 à 1938, les nombres moyens de Plies débarquées à Lowestoff par 100 heures de pêche et pour les classes d'âge de 5 à 10 ans sont indiqués dans le tableau suivant (Gulland, 1969).

$t$	5	6	7	8	9	10
$n_t$	1761	786	339	159	70	28
$\log n_t$	3,24576	2,89542	2,53020	2,20140	1,84590	1,44716

Les points de coordonnées  $t$  et  $\log n_t$  sont suffisamment bien alignés pour que l'on puisse tracer à vue la droite d'ajustement et déterminer graphiquement sa pente que l'on trouve égale à  $-0,36$ . On en déduit  $Z = 0,36/\log e = 0,828$ . En

adoptant comme droite d'ajustement l'axe majeur réduit, on trouve par le calcul une pente de 0,3564.

5. **Méthode de Jackson.** — Lorsque le coefficient instantané de mortalité garde une valeur constante, le rapport entre les effectifs de classes d'âge successives reste également constant de sorte que l'on peut écrire :

$$e^{-Z} = \frac{N_1}{N_0} = \frac{N_2}{N_1} = \frac{N_3}{N_2} = \dots = \frac{N_1 + N_2 + N_3 + \dots}{N_0 + N_1 + N_2 + \dots}$$

Ces relations restent valables si l'on remplace les effectifs  $N$  par les prises par unité d'effort, sous réserve que la vulnérabilité reste constante. Avec les données de l'exemple précédent, on a  $e^Z = \frac{1761 + 786 + 339 + 159 + 70}{786 + 339 + 159 + 70 + 38} = \frac{3315}{1382}$   
 $\log e = \log 3315 - \log 1382 = 0,35295$ .

La méthode de Jackson permet d'avoir une valeur approchée de  $Z$  lorsque les premières classes d'âge seules peuvent être identifiées. Elle est encore applicable lorsque seule la première classe d'âge est reconnaissable. On peut en effet écrire  $e^{-Z} = \frac{\Sigma N}{N_0 + \Sigma N}$  en désignant par  $\Sigma N$  la somme de toutes les classes d'âge sauf la première dont l'effectif est  $N_0$ .

6. **Méthode des longueurs moyennes.** — Connaissant la loi de croissance linéaire  $L_t = L_\infty [1 - e^{-k(t-t_0)}]$  et par conséquent les longueurs moyennes de diverses classes d'âge, il est facile de comprendre qu'il existe une relation entre la longueur moyenne des captures et la structure démographique du stock exploité c'est-à-dire le coefficient instantané de mortalité totale : plus cette mortalité sera forte, plus la taille moyenne des captures sera faible et vice versa.

A l'instant  $t$  l'effectif du stock est  $N_t = N_0 e^{-Zt}$  et le nombre total d'individus capturés à partir de l'âge moyen à la première capture  $t_c$  est  $F \int_{t_c}^{\infty} N_t dt$ ,  $F$  étant le coefficient instantané de mortalité due à la pêche. La longueur moyenne de

$$\text{tous ces individus est } \bar{L} = \frac{F \int_{t_c}^{\infty} N_t L_t dt}{F \int_{t_c}^{\infty} N_t dt}$$

En remplaçant  $L_t$  par  $L_\infty [1 - e^{-k(t-t_0)}]$  et  $N_t$  par  $N_0 e^{-Zt}$  et en faisant apparaître la longueur moyenne à la première capture  $L_c = L_\infty [1 - e^{-k(t_c-t_0)}]$  on trouve finalement  $\bar{L} = \frac{kL_\infty - ZL_c}{k + Z}$  d'où  $Z = \frac{k(L_\infty - \bar{L})}{\bar{L} - L_c}$

Cette formule n'est applicable que si le stock est pleinement recruté à l'âge  $t_c$  et si  $Z$  reste constant à partir de cet âge. Si le stock n'est pas pleinement recruté à l'âge  $t_c$ , il faut remplacer  $L_c$  par  $L_r$  longueur correspondant à l'âge moyen

de recrutement  $t_r$ . Or il est toujours difficile de déterminer directement et avec précision  $L_c$  ou  $L_r$ . Par contre,  $Z$  étant estimé par une autre méthode, les relations précédentes permettent de calculer  $L_c$  ou  $L_r$  et par conséquent  $t_c$  ou  $t_r$  à partir de  $k$ ,  $L_\infty$  et de la longueur moyenne  $\bar{L}$  des captures supérieures à  $L_c$  ou  $L_r$ .

### Estimations des coefficients instantanés de mortalité naturelle $M$ et de mortalité due à la pêche $F$

1. **Méthode du stock vierge.** — On a vu plus haut que le coefficient instantané de mortalité totale  $Z$  peut se décomposer en un coefficient instantané de mortalité naturelle  $M$  et un coefficient instantané de mortalité due à la pêche  $F$ ,  $Z = M + F$ . Lorsqu'il s'agit d'un stock vierge,  $F = 0$  et par conséquent  $Z = M$ . Si l'on connaît une population ou une fraction de stock non exploitée et qu'on lui applique l'une des méthodes d'estimation du coefficient instantané de mortalité totale qui ont été exposées dans le paragraphe précédent, on obtiendra  $M$ . Sous réserve que la mortalité naturelle soit indépendante de la pêche et en appliquant les mêmes méthodes à une autre population ou une autre fraction du stock qui soit exploitée, on obtiendra  $M + F$  et par différence  $F$ .

Au Congo, deux populations de *Pseudotolithus elongatus* ont pu être étudiées, conjointement. L'une, à l'embouchure du Kouilou, n'était pas exploitée ; l'autre, à l'embouchure du Congo, était exploitée. Pour la première on a trouvé  $M = 0,254$  entre 2,5 et 3,5 ans,  $M = 0,336$  entre 3,5 et 4,5 ans,  $M = 0,439$  entre 4,5 et 5,5 ans. Pour les mêmes âges et pour la seconde population, la méthode des abondances relatives dans une série d'échantillons avait donné comme valeurs moyennes de  $Z$  : 0,576, 0,606 et 0,875. On en déduit :

$$F = 0,576 - 0,254 = 0,322 \text{ entre 2,5 et 3,5 ans}$$

$$F = 0,606 - 0,336 = 0,270 \text{ entre 3,5 et 4,5 ans}$$

$$F = 0,875 - 0,439 = 0,436 \text{ entre 4,5 et 5,5 ans}$$

En partant des valeurs moyennes de  $Z$  obtenues par la méthode des prises par unité d'effort, on trouve :

$$F = 0,551 - 0,254 = 0,297 \text{ entre 2,5 et 3,5 ans}$$

$$F = 0,667 - 0,336 = 0,331 \text{ entre 3,5 et 4,5 ans}$$

$$F = 0,950 - 0,439 = 0,511 \text{ entre 4,5 et 5,5 ans}$$

Enfin en partant des valeurs moyennes de  $Z$  obtenues par la méthode des prises annuelles, on trouve :

$$F = 0,552 - 0,254 = 0,298 \text{ entre 2,5 et 3,5 ans}$$

$$F = 0,631 - 0,336 = 0,295 \text{ entre 3,5 et 4,5 ans}$$

$$F = 0,919 - 0,439 = 0,480 \text{ entre 4,5 et 5,5 ans}$$

On constate que la mortalité due à la pêche c'est-à-dire la vulnérabilité aux chalutiers est plus élevée pour les *P. elongatus* de 4-5 ans que pour ceux de 2-4 ans. Ceci pourrait provenir du fait que les pêcheurs au Congo recherchent les concentrations de gros individus et n'échantillonnent pas au hasard l'ensemble du stock disponible (Le Guen, 1971).

**2. Méthode des efforts de pêche variables.** — En désignant par  $f$  l'effort total de pêche exercé sur un stock, on peut définir par la relation  $q = F/f$  un coefficient instantané de mortalité dû à la pêche par unité d'effort. Tout changement dans l'effort total de pêche annuel  $f$  entraîne une variation de  $F$  et par conséquent de  $Z$ . En admettant que la mortalité naturelle reste inchangée et que la vulnérabilité reste constante c'est-à-dire que les techniques de pêche restent identiques ou tout au moins de même nature, on peut écrire  $Z = qf + M$ . Si l'on possède deux couples de valeurs de  $Z$  et  $f$ , on aura deux équations à deux inconnues pour déterminer  $q$  et  $M$ . Plus généralement si l'on possède une série de couples de valeurs de  $Z$  et de  $f$ , la droite d'ajustement qui représente au mieux l'ensemble des points de coordonnées  $Z$  et  $f$  a pour pente  $q$  et pour ordonnée à l'origine  $M$ .

En ce qui concerne la Plie en Mer du Nord, on a trouvé pour  $Z$  la valeur moyenne 0,828 pour la période 1929-1938 et 0,553 pour la période 1950-1958. Les efforts de pêche ont été estimés en moyenne à 5 millions d'heures de pêche des chalutiers britanniques à vapeur pour la première période et à 3,1 millions d'heures pour la seconde période (Gulland, 1969). On en déduit les deux équations :  $0,828 = 5q + M$  et  $0,553 = 3,1q + M$  d'où l'on tire  $q = 0,275/1,9 = 0,144$  et  $M = 0,108$ . Le coefficient instantané de mortalité due à la pêche a donc diminué de  $F = 0,828 - 0,108 = 0,720$  durant la période 1929-1938 à  $F = 0,553 - 0,108 = 0,445$  durant la période 1950-1958.

On aurait pu aussi calculer la relation  $Z = qf + M$  comme l'équation d'une droite de régression de  $Z$  en  $f$  en prenant pour chaque couple d'années successives  $f = (f_1 + f_2)/2$  et  $Z$  égal à la moyenne des valeurs calculées à partir de l'âge de plein recrutement.

**3. Méthode par marquage** — Le marquage est très souvent utilisé dans l'étude des stocks exploités car il permet d'aborder de nombreux problèmes concernant les migrations, la croissance, l'évaluation de la taille des stocks, les coefficients de mortalité, etc. En ce qui concerne la détermination de  $F$  et  $M$ , il faut supposer que les individus marqués sont soumis aux mêmes mortalités que les non marqués et que les individus des deux catégories se mêlent intimement de sorte que la proportion d'individus marqués dans les captures soit la même que dans l'ensemble du stock. Dans ces conditions, si  $N_0$  est le nombre d'individus qui ont été marqués à un moment donné, au bout d'un temps  $t$  il en restera en vie  $N_t = N_0 e^{-(F+M)t}$ . Appelons  $n$  le nombre d'individus marqués recapturés. Le taux instantané de recapture est  $\frac{dn}{dt} = FN_t = FN_0 e^{-(F+M)t}$  et le nombre total d'individus recapturés durant un intervalle de temps  $(t_1, t_2)$

$$\text{est } \int_{t_1}^{t_2} FN_0 e^{-(F+M)t} dt = \frac{FN_0}{F+M} [e^{-(F+M)t_1} - e^{-(F+M)t_2}]$$

Si l'on pose  $t_1 = rt$  et  $t_2 = (r+1)t$ , on a

$$n_r = \frac{FN_0}{F+M} [e^{-(F+M)rt} - e^{-(F+M)(r+1)t}] = \frac{FN_0}{F+M} e^{-(F+M)rt} [1 - e^{-(F+M)t}]$$

En prenant les logarithmes népériens, il vient :

$$\text{Log } n_r = -(F+M)rt + \text{Log} \left[ \frac{FN_0}{F+M} (1 - e^{-(F+M)t}) \right]$$

cette relation est de la forme  $\text{Log } n_r = art + b$  avec  $a = -(F+M)$ . Les points de coordonnées  $rt$  et  $\text{Log } n_r$  sont donc alignés sur une droite de pente  $-(F+M)$ . De plus, le nombre total d'individus marqués recapturés durant un temps  $T$  à partir du marquage sera  $\frac{FN_0}{F+M} [1 - e^{-(F+M)T}]$ . Lorsque  $T$  devient très grand, ce nombre tend vers  $\frac{FN_0}{F+M}$ .

En Mer du Nord, 1.000 Cabillauds (*Gadus callarias*) ayant été marqués, les nombres  $n_r$  de Poissons recapturés par trimestre durant une année ont été les suivants (Graham, 1938).

Trimestre	$n_r$	$r$	$rt$	$\text{Log } n_r$
1 <sup>er</sup>	139	1	0,25	4,93447
2 <sup>e</sup>	91	2	0,50	4,51086
3 <sup>e</sup>	52	3	0,75	3,95124
4 <sup>e</sup>	40	4	1,00	3,68888
	312			

Ici  $t$  en années étant égal à 0,25 il faut prendre 1, 2, 3, 4 comme valeurs successives de  $r$  pour obtenir des valeurs de  $F$  et  $M$  relatives à une année. L'équation de la droite de régression de  $\text{Log } n_r$  en  $rt$  est :

$$\text{Log } n_r - 4,27136 = -\frac{0,5370}{0,3125} (rt - 0,625)$$

$$\text{On en déduit } F + M = \frac{0,5370}{0,3125} = 1,72 \text{ et } 312 = \frac{1000 F}{1,72} [1 - e^{-1,72}]$$

$$\text{d'où } F = \frac{0,53664}{0,8209} = 0,65 \text{ et finalement } M = 1,72 - 0,65 = 1,07.$$

Dans la pratique, les taux de reprise sont souvent beaucoup plus faibles que ceux de l'exemple précédent, de sorte que les estimations de  $F$  et de  $M$  sont beaucoup moins précises. En outre, il arrive fréquemment que les hypothèses sur lesquelles repose la méthode ne soient pas rigoureusement vérifiées ce qui peut biaiser soit l'estimation de  $M$ , soit celle de  $F$ , soit celles de  $F$  et de  $M$ . Gulland a classé les erreurs qui peuvent se produire selon leurs effets sur les différentes estimations.

1. Erreurs affectant l'estimation de la mortalité due à la pêche  $F$  mais non l'estimation de la mortalité totale  $Z$  : mort de certains individus juste après le

marquage ou connaissance incomplète du nombre des recaptures en supposant constante la proportion des recaptures non signalées par les pêcheurs.

2. Erreurs affectant l'estimation de  $Z$  mais non celle de  $F$  : perte des marques selon un taux constant durant toute l'expérience ou mortalité plus grande des individus marqués ou encore migrations des individus marqués.

3. Erreurs affectant à la fois  $Z$  et  $F$  : les individus marqués sont plus vulnérables que les non marqués ou les individus marqués ne se mêlent pas intimement aux non marqués.

Bien souvent, notamment lorsqu'il s'agit de stocks occupant de vastes zones et intensément exploités, une grande partie des reprises se fait avant que les populations marquées aient eu le temps de se mélanger aux non marquées. Toutes les estimations de mortalités sont alors entachées d'erreurs et les opérations de marquage ne sont pas rentables. Aussi ne sont-elles utilisées que dans des cas très précis et relativement exceptionnels.

#### V. — MODÈLES DE RENDEMENT ÉQUILIBRÉ PAR RECRUE

Ces modèles utilisent les paramètres de croissance et les coefficients instantanés de mortalité estimés pour l'ensemble des captures. Suivant les cas, et aussi les problèmes à résoudre, on aura recours aux modèles de Beverton et Holt ou aux modèles de Ricker.

##### Modèles de Beverton et Holt

Pour ces modèles, on suppose, ce qui n'est parfois qu'une première approximation, que les paramètres biologiques restent constants d'une année à l'autre et d'une classe d'âge à la suivante. On peut alors calculer la production d'une seule classe de recrutement durant toute la durée de son existence et cette production sera identique à la production annuelle de toutes les classes d'âge présentes dans les captures. Le nombre de recrues étant  $R$  à l'âge  $t_r$ , le nombre de survivants à l'âge de la première capture  $t_c$  est  $R' = Re^{-M(t_r-t_c)}$ . Le nombre d'individus pêchés entre les temps  $t$  et  $t + dt$  est  $FN_t dt$  et le nombre total d'individus pêchés entre l'âge à la première capture  $t_c$  et l'âge maximal  $t_M$  atteint dans la pêcherie est

$$C = \int_{t_c}^{t_M} FN_t dt = \int_{t_c}^{t_M} FR' e^{-(F+M)(t-t_c)} dt \quad \text{d'où en intégrant}$$

$$C = R' \frac{F}{F+M} [1 - e^{-(F+M)(t_M-t_c)}]. \text{ Si } t_M \text{ est suffisamment grand pour que le terme } e^{-(F+M)(t_M-t_c)} \text{ soit négligeable, } C \text{ est approximativement égal à}$$

$R' \frac{F}{F+M}$ . Beverton appelle taux d'exploitation la quantité  $E = \frac{F}{F+M}$  de sorte qu'en définitive  $C = ER'$  et dans le cas particulier où  $t_c = t_r$ ,  $C = ER$ .

Le poids total capturé entre les temps  $t$  et  $t + dt$  est  $FN_t W_t dt$  et le poids total capturé entre les temps  $t_c$  et  $t_M$  est  $Y = \int_{t_c}^{t_M} FN_t W_t dt$ . Dans le cas

général  $W_t = W_\infty [1 - e^{-k(t-t_0)}]^b$  et  $N_t = R e^{-M(t-t_0)} e^{-(F+M)(t-t_0)}$

En écrivant  $(t-t_c) = (t-t_0) - (t_c-t_0)$ , on a  $N_t = R e^{M(t-t_0)} e^{F(t-t_0)} e^{-Z(t-t_0)}$

Si l'on pose  $y = e^{-k(t-t_0)}$ , pour  $t_M = \infty$  on a  $y = 0$  et pour  $t = t_c$ ,

$$y = e^{-k(t-t_0)} = 1 - \frac{L_c}{L_\infty}. \text{ En posant } C = \frac{L_c}{L_\infty} \text{ on peut alors écrire } N_t \text{ sous}$$

la forme suivante :  $N_t = R e^{M(t-t_0)} (1-C)^{\frac{F}{k}} y^{\frac{F}{k}}$  et comme  $W_t = W_\infty (1-y)^b$

et  $dt = -\frac{dy}{ky}$  le rendement pondéral est

$$Y = \int_{1-C}^0 FR e^{M(t-t_0)} W_\infty (1-C)^{\frac{F}{k}} \frac{z}{y^k} (1-y)^b \frac{dy}{ky}$$

en posant  $g = \frac{F}{k}$  et  $m = \frac{M}{k}$  on a finalement :

$$Y = RW_\infty e^{M(t-t_0)} g (1-C)^{-g} \int_0^{1-C} y^{(m+g-1)} (1-y)^b dy$$

L'expression précédente se compose de trois termes. Le premier terme  $RW_\infty e^{M(t-t_0)}$  ne contient aucun des deux paramètres  $F$  ou  $t_c$  qui dépendent de l'intensité et du mode de pêche. Lorsqu'on étudie l'incidence sur le rendement des différents modes de pêche, ce terme est donc constant. Le second terme  $g(1-C)^{-g}$  dépend des deux paramètres  $g = \frac{F}{k}$  et  $C = \frac{L_c}{L_\infty}$ . Holt (1957) a publié des tables qui donnent la valeur de ce terme en fonction des valeurs des deux paramètres. Quant au troisième terme c'est une fonction  $\beta$  incomplète, définie par la relation

$$B_x(p, q) = \int_0^x y^{(p-1)} (1-y)^{(q-1)} dy \quad \text{avec } b = q-1, p = m+g \text{ et } x = 1-C$$

Il existe des tables (Jones, 1957; Wilimovsky et Wicklund, 1963) qui donnent les valeurs de cette fonction. Finalement, le rendement pondéral est le produit du terme constant par les deux termes donnés par les tables correspondantes.

Lorsque  $b = 3$ , on peut utiliser la relation  $W_t = W_\infty \sum_0^3 U_n e^{-nk(t-t_0)}$

on obtient alors comme expression du rendement pondéral :

$$Y = FRW_\infty \sum_0^3 U_n \int_{t_c}^{t_M} e^{-(F+M+nk)(t-t_0)} e^{-nk(t-t_0)} dt$$

et en intégrant

$$Y = FRW_\infty \sum_0^3 \frac{U_n}{F+M+nk} e^{-nk(t_0-t_0)} [1 - e^{-(F+M+nk)(t_M-t_0)}]$$

Si  $t_M$  est suffisamment grand, l'expression précédente se simplifie et devient

$$Y = FRW_\infty \sum_0^3 \frac{U_n e^{-nk(t_0-t_0)}}{F+M+nk}$$

Les équations précédentes, dites équations de production permettent dans tous les cas de calculer  $\frac{Y}{R}$  c'est-à-dire le rendement pondéral par Poisson recruté en

fonction des deux paramètres  $F$  et  $t_c$  qui dépendent du mode d'exploitation du stock et en fonction des paramètres  $k$ ,  $L_\infty$  (ou  $W_\infty$ ),  $t_0$  et  $M$  qui sont caractéristiques du stock étudié et bien souvent de l'espèce considérée. Les calculs assez compliqués se font sur ordinateur (programme CIAT DO 9 de l'I.A.T.T.C., La Jolla, Californie). Ils permettent pour une ou plusieurs valeurs de  $M$  choisies proches de la valeur estimée directement, des réseaux de courbes isoplèthes ou d'égale production, en fonction de  $t_c$  en ordonnée et de  $F$  en abscisse. Ces courbes permettent de prévoir l'augmentation ou la diminution de rendement que l'on obtiendrait en modifiant seulement l'âge à la première capture (point représentatif se déplaçant sur une verticale) ou seulement l'intensité de la pêche (point représentatif se déplaçant sur une horizontale) ou les deux simultanément.

Le diagramme (fig. IX.8) est relatif aux *Pseudotolithus elongatus* et à un coefficient instantané de mortalité naturelle  $M = 0,3$ . La situation de la pêcherie de Pointe-Noire de 1965 à 1968 et celle de la pêcherie de Sierra Leone en 1963 y sont indiquées. A Pointe-Noire, l'âge à la première capture était de 2 ans et le coefficient de mortalité dû à la pêche  $F = 0,4$ . La production était comprise entre 80 et 85 g par recrue. Une augmentation de l'effort de pêche entraînant une augmentation de  $F$  n'aurait pu aboutir à un rendement dépassant 85 g. Pour obtenir une valeur plus élevée, atteignant au maximum 95-100 g, il aurait fallu maintenir  $F$  au voisinage de 1,0 et simultanément, par une réglementation de la taille des mailles, amener l'âge à la première capture au voisinage de 3,4 ans. Or dans l'immédiat, il n'était pas possible d'envisager une modification des mailles des chaluts employés parce que les pêcheurs recherchent en même temps différentes espèces de tailles variées dont l'étude dynamique est loin d'être achevée. D'autre part, la présence de nombreux Requins susceptibles de déchirer les chaluts dont les mailles sont trop grandes ferait perdre aux pêcheurs, générale-

ment à la remontée du chalut, tout le bénéfice de leur travail. Il n'était donc guère possible d'améliorer le rendement par recrue à la pêcherie de Pointe-Noire.

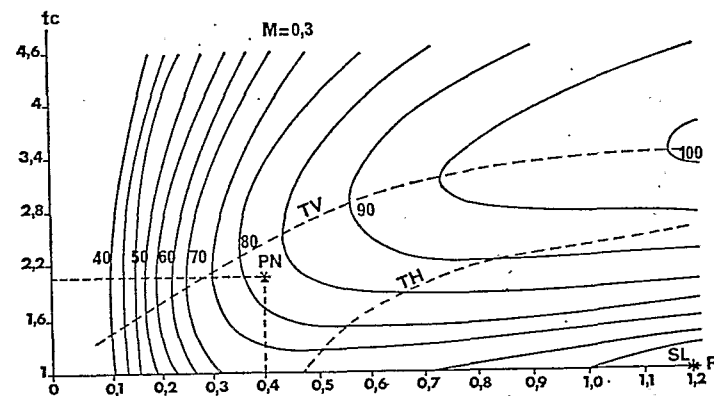


FIG. IX. 8. — Modèle de BEVERTON et HOLT relatif aux *Pseudotolithus elongatus* pour un coefficient de mortalité naturelle  $M = 0,3$ .

En abscisse le coefficient de mortalité dû à la pêche  $F$  et en ordonnée l'âge à la première capture  $t_c$ . Les courbes isoplèthes sont des courbes de rendement par recrue, en grammes: TV et TH sont les lieux des tangentes verticales et horizontales. PN = pêcherie de Pointe-Noire ( $t_c = 2$  ans,  $F = 0,4$ ); SL = pêcherie de Sierra Leone ( $t_c = 1$  an,  $F = 1,2$ ) (d'après LE GUEN, 1971).

Par contre, en Sierra Leone, l'âge à la première capture était de 1 an et  $F$  atteignait 1,2. Le rendement correspondant était inférieur à 60 g par recrue. Il aurait pu être amélioré en ramenant l'âge à la première capture de 1 à 2 ans. On serait ainsi passé de 60 à 85 g par recrue. Il aurait ensuite été possible de réduire l'effort de pêche, faisant passer  $F$  de 1,2 à 0,6 ou 0,5, le rendement par recrue n'aurait pratiquement pas changé mais le rendement par unité d'effort aurait été grandement amélioré (Le Guen, 1971).

Les conclusions précédentes ne sont valables que pour une valeur de  $M$  constante et égale à 0,3. Elles seraient légèrement différentes pour  $M$  égal à 0,2, 0,4 ou toute autre valeur pour laquelle un réseau de courbes d'égale production pourrait être calculé. Dans certains cas il est possible d'utiliser l'équation réduite de Beverton (1963) qui donne un indice de la prise par recrue  $Y' = \frac{Y}{R W_\infty}$ .

$$\text{Dans l'expression } Y' = \frac{Y}{R W_\infty} = F \sum_0^3 \frac{U_n e^{-nk(t_0-t_0)}}{F+M+nk}$$

il suffit de faire apparaître  $E = \frac{F}{F+M}$  et de remplacer  $\frac{1}{F+M}$  par  $\frac{1-E}{M}$

ainsi que  $e^{-k(t-t_0)}$  par  $1 - \frac{L_c}{L_\infty}$ . On obtient alors la relation

$$Y' = E \sum_0^3 \frac{U_n \left(1 - \frac{L_c}{L_\infty}\right)^n}{1 + \frac{nk}{M}(1-E)}$$

la sommation  $\sum_0^3$  s'étend aux quatre termes du développement de  $\left(1 - \frac{L_c}{L_\infty}\right)^3$  avec  $U_n = +1, -3, +3, -1$  pour  $n = 0, 1, 2, 3$ .

Pour la pêcherie de Pointe-Noire,  $L_c = 24$  cm,  $L_\infty = 46,74$  cm,  $k = 0,26$  et il a été estimé que la mortalité naturelle moyenne se situait entre 0,12 et 0,36. Les indices de rendement  $Y'$  peuvent donc être calculés (Programme CIAT BO 1) pour différentes valeurs de  $M$ . On a choisi les trois suivantes :  $M = 0,12$ ,  $M = 0,24$  et  $M = 0,36$ . A chacune de ces valeurs sont associées des valeurs de  $E = \frac{F}{F+M}$  variant de 0,1 à 1,0. Les indices de rendement calculés par l'ordinateur figurent dans le tableau ci-dessous (Le Guen, 1971).

E \ M	0,12	0,24	0,36
0,1	0,062	0,046	0,038
0,2	0,119	0,088	0,072
0,3	0,170	0,123	0,101
0,4	0,212	0,152	0,125
0,5	0,244	0,174	0,143
0,6	0,264	0,187	0,156
0,7	0,267	0,191	0,162
0,8	0,250	0,185	0,162
0,9	0,209	0,170	0,157
1 0	0,147	0,147	0,147

Sachant qu'au Congo la mortalité totale  $Z$  était de l'ordre de 0,7 durant la période 1965-1968, si l'on prend pour  $M$  les valeurs 0,12-0,24 et 0,36 les valeurs de  $E$  sont alors respectivement 0,82-0,65 et 0,48. Les valeurs de l'indice de rendement  $Y'$  correspondantes sont entourées d'un rectangle dans le tableau. On constate qu'une augmentation de l'effort de pêche ( $E$  croissant) n'entraînerait qu'une faible augmentation des rendements si  $M$  est égal à 0,36 et ferait décroître la production si  $M$  est égal à 0,12. Pour  $M = 0,24$  le rendement est maximal et l'on peut conclure que la situation de la pêcherie de *Pseudotolithus elongatus* au Congo, pour la période 1965-1968, était très proche de son optimum.

#### Modèles de Ricker

Dans les modèles de Beverton et Holt, on suppose que les mortalités gardent une valeur moyenne constante quel que soit l'âge des individus et qu'il existe

une loi de croissance pondérale moyenne valable pour tous les âges. Ces hypothèses peuvent être assez proches de la réalité dans certains cas mais dans d'autres elles en sont plus ou moins éloignées et risquent de conduire à des interprétations erronées. Si la mortalité due à la pêche est fonction de l'âge  $t$ , le rendement

$$\text{pondéral est donné par l'intégrale } Y = \int_{t_0}^{t_M} F_t N_t W_t dt$$

La méthode arithmétique de Ricker (1958), développée par Paulik et Bayliff (1967) consiste, pour obtenir une solution approchée de l'intégrale, à diviser l'intervalle total de temps durant lequel le Poisson est pêché ( $t_0, t_M$ ) en un certain nombre d'intervalles durant chacun desquels les paramètres biologiques (mortalité et croissance) restent constants ou peuvent être considérés comme tels. Il n'est pas nécessaire que les intervalles soient égaux. Le poids capturé pendant l'intervalle  $\Delta_i = t_i - t_{i-1}$  est  $Y_i = \bar{F}_i \bar{N}_i \bar{W}_i \Delta t_i$

$$\text{avec } \bar{F}_i = \frac{F_{t_{i-1}} + F_{t_i}}{2} \quad \bar{N}_i = \frac{N_{t_{i-1}} + N_{t_i}}{2} \quad \bar{W}_i = \frac{W_{t_{i-1}} + W_{t_i}}{2}$$

Le rendement total en poids est obtenu en additionnant les prises de chaque intervalle  $Y = \sum_{i=1}^{i=n} \Delta Y_i$

Une autre méthode, dite exponentielle, a été également indiquée par Ricker (1958) et développée par Paulik et Bayliff (1967). Elle tient compte du fait que les stocks croissent et décroissent de façon exponentielle. On peut écrire  $F_t = F_i$ ,  $N_t = N_{t_{i-1}} e^{-(F_i+M)(t-t_{i-1})}$  et  $W_t = W_{t_{i-1}} e^{g_i(t-t_{i-1})}$

$M_i$  et  $g_i$  étant respectivement le coefficient instantané de mortalité naturelle et le taux instantané de croissance, supposés l'un et l'autre constants dans le  $i$ ème intervalle de temps c'est-à-dire pour  $t_{i-1} < t < t_i$ . Dans cet intervalle la capture par pêche est :  $Y_i = F_i N_{t_{i-1}} W_{t_{i-1}} \frac{e^{(g_i - F_i - M_i)\Delta t_i} - 1}{g_i - F_i - M_i}$

Si le produit  $(g_i - F_i - M_i)\Delta t_i$  est petit,  $e^{(g_i - F_i - M_i)\Delta t_i} - 1$  tend vers  $(g_i - F_i - M_i)\Delta t_i$  et les deux méthodes conduisent à des résultats très voisins. Il est d'autre part évident que plus  $\Delta t_i$  est faible, plus les résultats seront comparables et proches de la réalité.

Les calculs se font sur ordinateur, par exemple avec le programme FRG 708 du « Fisheries Analysis Center » de l'University de Washington, établi par L. E. Gales pour la méthode arithmétique. Ce programme permet de calculer les rendements par recrue en fonction de l'âge à la première capture et de différents efforts de pêche. Il permet de construire point par point un réseau de courbes isoplèthes ou d'égale production pondérale par recrue.

Dans le cas traité plus haut des *Pseudotolithus elongatus* du Congo, on avait déjà constaté que les valeurs moyennes annuelles de  $M$  et de  $F$  variaient avec l'âge. D'autre part, le dépouillement des cahiers de chalutage avait montré

que la disponibilité du Poisson était nulle sur les fonds de pêche du 25 mai au 10 septembre en moyenne. Durant cette période de l'année, on avait  $F = 0$  et un rendement pondéral nul quelle que soit la valeur de l'effort total annuel de pêche  $f$ . Le modèle de Beverton et Holt ne correspondait donc pas aux conditions réelles d'exploitation du stock et le recours à un modèle de Ricker s'imposait. Pour n'avoir que des valeurs de  $t_i$  relativement simples, on a considéré chaque année les intervalles de temps allant du 1<sup>er</sup> janvier au 15 mars, du 15 mars au 20 mai, du 20 mai au 15 septembre, du 15 septembre au 20 novembre et du 20 novembre au 31 décembre. On a ainsi obtenu les données figurant dans le tableau suivant, de 2 ans à 6,4 ans, âge au-delà duquel les captures étaient nulles. Toutes ces valeurs ont été calculées pour la période 1965-1969 où le niveau d'exploitation du stock s'est maintenu à environ 300 jours de chalutage par an,

Âges en années	$F_i$	$Z_i$	$M_i$	$W_i$ en g
2,0 à 2,2	0,368	0,897	0,529	90-126
2,2 à 2,4	0,275	0,274	—,001	126-140
2,4 à 2,7	0,000	0,301	0,301	140-153
2,7 à 2,9	0,608	0,612	0,004	153-175
2,9 à 3,0	0,405	0,951	0,546	175-194
3,0 à 3,2	0,405	0,951	0,546	194-220
3,2 à 3,4	0,304	0,306	0,002	220-240
3,4 à 3,7	0,000	0,421	0,421	240-261
3,7 à 3,9	0,602	0,608	0,006	261-302
3,9 à 4,0	0,401	1,101	0,700	302-340
4,0 à 4,2	0,401	1,101	0,700	340-388
4,2 à 4,4	0,301	0,298	—,003	388-396
4,4 à 4,7	0,000	0,545	0,545	396-400
4,7 à 4,9	0,962	0,970	0,008	400-408
4,9 à 5,0	0,641	1,574	0,933	408-420
5,0 à 5,2	0,641	1,574	0,933	420-430
5,2 à 5,4	0,481	0,492	0,011	430-468
5,4 à 5,7	0,000	1,010	1,010	468-481
5,7 à 5,9	0,962	0,958	—,004	481-546
5,9 à 6,0	0,641	1,761	1,120	546-594
6,0 à 6,2	0,641	1,761	1,120	594-612
6,2 à 6,4	0,481	0,490	0,009	612-643

répartis de façon connue dans chacun des intervalles de temps considéré. Sur le diagramme (fig. IX.9) cet effort actuel a été choisi comme unité d'abscisse. On voit que pour un âge à la première capture de 2 ans, le rendement pondéral correspondant est proche de 120 g par recrue et il faudrait multiplier l'effort par 2,5 pour obtenir un rendement de 140 g. L'opération ne serait pas rentable. Pour l'effort de pêche considéré, une augmentation de l'âge à la première capture jusqu'à 3 ans n'entraînerait aucune augmentation ni diminution de rendement. Si cet âge était supérieur à 3 ans, le rendement diminuerait. Théoriquement, en multipliant l'effort de pêche par 5 et en fixant l'âge à la première capture à 4 ans, les rendements pourraient passer de 120 à 180 g par recrue ce qui constituerait un gain appréciable mais la prise par unité d'effort tomberait de 120 à 36 g et la pêche ne serait plus rentable dans les conditions actuelles. En conclusion,

la situation de la pêcherie telle qu'elle se présentait durant les années 1965-1969 était pratiquement optimale et n'aurait pu être améliorée de façon sensible.

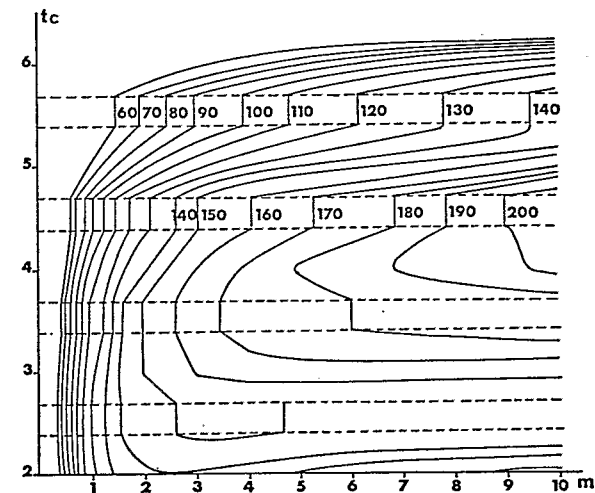


FIG. IX. 9. — Modèle de RICKER relatif aux *Pseudolithus elongatus* de Pointe-Noire. En abscisse taux d'exploitation ( $m = 1$  correspondant au niveau moyen des années 1965-à-1969) et en ordonnée âge à la première capture. Les courbes de rendement sont en grammes par recrue (d'après LE GUEN, 1971).

#### Conditions d'emploi des modèles de Beverton et Holt et des modèles de Ricker

Les modèles de Beverton et Holt sont d'un emploi relativement aisé mais leur validité repose sur l'hypothèse selon laquelle les différents paramètres biologiques restent constants quel que soit l'âge, ce qui est loin d'être toujours vérifié. Le grand intérêt de ces modèles est de mettre en évidence l'influence de la taille à la première capture et de la mortalité due à la pêche sur les rendements. Les diagrammes permettent des prévisions de rendement quelle que soit la technique de pêche utilisée, ce qui permet d'analyser simultanément et de comparer différentes pêcheries à l'aide d'un diagramme unique. Malheureusement l'élégance de ces modèles masque certaines réalités biologiques. Le coefficient de mortalité naturelle  $M$  varie souvent avec l'âge et sa valeur moyenne, pour un stock exploité, dépend de l'âge à la première capture. La vulnérabilité peut aussi varier avec l'âge et les saisons, ce qui se traduit par une forte variabilité des valeurs de  $F$ . Les lois de croissance pondérale déduites des lois de croissance linéaire de Von Bertalanffy ne tiennent pas compte des variations de condition, parfois brutales au cours de l'année. Enfin le plus grand reproche que l'on peut faire aux modèles de Beverton et Holt, particulièrement en ce qui concerne les



pêcheries temporaires, est de ne pas permettre de prévoir l'influence des dates de fermeture et d'ouverture de la pêche lorsque celle-ci est, ou peut être, interrompue dans le courant de l'année.

La méthode de Ricker, à condition que les intervalles d'observation soient suffisamment nombreux, permet de calculer les rendements sans connaître la loi de croissance pondérale en fonction de l'âge. Elle tient compte des variations de M et de F. Enfin l'emploi des coefficients de mortalité naturelle apparente, positifs ou négatifs, dans les différents intervalles de temps, permet de tenir compte de la disponibilité et de ses variations. Avec les modèles de Ricker, il est facile de prévoir les effets des arrêts saisonniers de pêche mais les résultats sont étroitement liés à une technique de capture déterminée, employée sur des lieux de pêche bien définis. Les modèles de Ricker, tout en étant très souples d'emploi, ne permettent donc pas de comparer entre elles plusieurs pêcheries.

En conclusion, on peut dire que les deux types de modèles sont en quelque sorte complémentaires. Ceux de Beverton et Holt, avec des données biologiques moins nombreuses et plus grossières, donnent une première approximation des prévisions de rendement en fonction de la mortalité due à la pêche et de l'âge à la première capture. Ces résultats ont l'avantage d'être généralisables et de permettre la comparaison de diverses pêcheries. Les modèles de Ricker s'écartent moins des réalités biologiques et donnent de meilleures estimations des rendements en fonction de l'effort de pêche et de l'âge à la première capture. Ils tiennent compte des arrêts éventuels de pêche à certaines époques de l'année. Cependant, ils nécessitent des échantillonnages beaucoup plus précis et plus nombreux et leur champ d'application se limite à une technique de pêche connue, employée sur un stock bien défini (Le Guen, 1971).

## BIBLIOGRAPHIE

- ALLEN (K.R.) (1966). — Some methods for estimating exploited populations. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 23 (10), 1533-1574. — BAUDIN-LAURENCIN (F.) (1967). — La sélectivité des chaluts et les variations nyctémérales des rendements dans la région de Pointe-Noire. *Cab. O.R.S.T.O.M., Sér. Océanogr.*, 5 (1), 85-121. — BEVERTON (R.J.H.) et HOLT (S.J.) (1957). — On the dynamics of exploited fish populations. *Fishery Invest.*, Lond., Ser., 2, 19, 1-533. — BEVERTON (R.J.H.) et HOLT (S.J.) (1964). — Tables of yield functions for fishery assessment. *FAO Fish. Tech. Pap.*, 38, 1-49. — CROSNIER (A.), FONTANA (A.), LE GUEN (J.C.) et WISE (J.P.) (1970). — Ponte et croissance de la crevette péneïde *Parapaneus longirostris* (Lucas) dans la région de Pointe-Noire (République du Congo). *Cab. O.R.S.T.O.M., Sér. Océanogr.*, 8 (4), 89-102. — DOMAIN (F.) (1972). — Evaluation du niveau optimum d'exploitation de deux stocks de *Penaeus duorarum* du plateau continental sénégalais. *Centre Rech. Océanogr. Dakar, D.S.P. n° 43*, 1-17. — FOX (W.W.) (1970). — An exponential surplus-yield model for optimizing exploited fish populations. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 99, 1, 80-88. — GARROD (D.J.) (1968). — « Schaefer-type » assessments of catch/effort relationships in North Atlantic Cod stocks. *Int. Comm. Northwest Atl. Fish., Res. Doc.* 68/51, 1-17. — GONZALES ALBERDI (P.) (1972). — Effort

et prise par unité d'effort dans la pêcherie sénégalaise du « sompat » *Pomadasys jubelini*. *Centre Rech. Océanogr. Dakar, D.S.P. n° 37*, 1-17. — GRAHAM (M.) (1938). — Rates of fishing and natural mortality from the data of marking experiments. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer.*, 13 (1), 76-90.

GRAHAM (M.) (1956). — Sea fisheries: their investigation in the United Kingdom. *London, Arnold*, 1-487. — GULLAND (J.A.) (1962). — The application of mathematical models to fish populations. In: *The exploitation of natural animal populations* (Ed. by Le Cren E.D. and Holdgate M.W.), Oxford, Blackwell Sc. Public., 204-217. — GULLAND (J.A.) (1964). — Variations in selection factors and mesh differentials. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer.*, 29 (2), 158-165. — GULLAND (J.A.) (1967). — The effects of fishing on the production and catches of fish. In: *The biological basis of freshwater fish production* (Ed. by Gerking S.D.), Oxford, Blackwell Sc. Public., 399-416. — GULLAND (J.A.) (1968). — Recent changes in the North Sea plaice fishery. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer.*, 31 (3), 305-322. — GULLAND (J.A.) (1969). — Manuel des méthodes d'évaluation des stocks d'animaux aquatiques. Première partie. Analyse des populations. *FAO Man. Fish. Sc.*, 4, 1-160. — GULLAND (J.A.) (1971). — Ecological aspects of fishery research. In: *Advances in Ecological Research* (Ed. by Cragg J.B.), London, Acad. Press, 7, 115-176. — HOLT (S.J.) (1957). — General tables for characteristics of steady state yield. *ICNAF/ICES/FAO Special Scientific Meeting, Lisbonne*, p. 21 (multicopié). — JACKSON (C.H.N.) (1939). — The analysis of an animal population. *J. Anim. Ecol.*, 8 (2), 238-246. — JONES (R.) (1957). — A much simplified version of the fish yield equation. *ICNAF/ICES/FAO Special Scientific Meeting, Lisbonne*, p. 21 (multicopié).

LE CREN (E.D.) et HOLDGATE (M.W.) (1962). — The exploitation of natural animal populations. *Oxford, Blackwell Sc. Public.*, 1-398. — LE GUEN (J.C.) (1968). — Etude du stock d'albacores (*Thunnus albacares*) exploité par les palangriers japonais dans l'Atlantique tropical américain de 1956 à 1963. *Cab. O.R.S.T.O.M., Sér. Océanogr.*, 6 (3-4), 27-30. — LE GUEN (J.C.) (1971). — Dynamique des populations de *Pseudotolithus (Pomticulus) elongatus* (Bowd. 1825). *Poissons-Sciaenidae. Cab. O.R.S.T.O.M., Sér. Océanogr.* 9 (1), 3-84. — LE GUEN (J.C.) et WISE (J.P.) (1967). — Méthode nouvelle d'application du modèle de Schaefer aux populations exploitées d'albacores dans l'Atlantique. *Cab. O.R.S.T.O.M., Sér. Océanogr.*, 5 (2), 79-93. — LOTKA (A.J.) (1923). — Contribution to quantitative parasitology. *J. Wash. Acad. Sc.*, 13, 8, 152-158. — MARCILLE (J.) (1972). — Les stocks de Crevettes Péneïdes côtières malgaches. *Bull. Madagascar*, 22 (311), 387-409. — PAULIK (G.J.) et BAYLIFF (W.F.) (1967). — A generalized computer program for the Ricker model of equilibrium yield per recruitment. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 24 (2), 249-259. — PEARL (R.) (1925). — The biology of population growth. *New York, Alfred A. Knopf*, 1-260. — POINSARD (F.) et LE GUEN (J.C.) (1970). — Observations sur la définition d'une unité d'effort de pêche applicable à la pêcherie de thon de l'Atlantique tropical africain. *Doc. Sc. Centre ORSTOM Pointe-Noire*, 5, 1-8. — PSAROPOULOS (C.T.) (1966). — Computer program manual. *IATTC internal Rep.*, 1, 1-59. — RICKER (W.E.) (1958). — Handbook of computation for biological statistics of fish population. *Bull. Fish Res. Bd. Can.*, 119, 1-300. — SCHAEFER (M.B.) (1954). — Some aspects of the dynamics of populations important to the management of the commercial marine fisheries. *IATTC Bull.*, 1 (2), 27-56. — SCHAEFER (M.B.) (1957). — A study of the dynamics of the fishery for Yellowfin tuna in the Eastern tropical Pacific ocean. *IATTC Bull.*, 2 (6), 245-285. — WILLIMOVSKY (N.J.) et WICKLUND (E.C.) (1963). — Tables of the incomplete Beta function for the calculation of fish population yield. *Vancouver, Univ. Brit. Columbia, Institute of Fisheries*, 1-291.

PUBLICATION SOUS LES AUSPICES DU COMITÉ FRANÇAIS  
DU PROGRAMME BIOLOGIQUE INTERNATIONAL

---

PROBLÈMES D'ÉCOLOGIE:  
LA DÉMOGRAPHIE  
DES POPULATIONS  
DE VERTÉBRÉS

SOUS LA DIRECTION DE

M. LAMOTTE  
Professeur  
à l'Université de Paris VI

et

F. BOURLIÈRE  
Professeur  
à l'Université de Paris V

MASSON ET C<sup>e</sup>, ÉDITEURS  
120, bd St-Germain, PARIS-VI<sup>e</sup>  
1975

B 4250 → 4251

B 4250 → 4251 ex 1