

"This paper not to be cited without
prior reference to the authors".

Symposium on
The Biological Basis of
Pelagic Fish Stock Management

ETUDE DE LA STABILITE DE MODELES

N° 20

STOCHASTIQUES AUTOREGENERANTS.

Par A. LAUREC (1), A. FONTENEAU (2) et C. CHAMPAGNAT (3)

Fonds Documentaire IRD

Cote: B * 22972 Ex: unique

(1) A. LAUREC : Chercheur C.N.E.X.O.; Centre Océanologique de Bretagne -
B.P. 337 - 29273 BREST CEDEX.

(2) A. FONTENEAU : Chercheur O.R.S.T.O.M. Centre Océanologique de Bretagne.
B.P. 337 - 29273 BREST CEDEX.

(3) C. CHAMPAGNAT : Chercheur O.R.S.T.O.M. - Centre de Recherches Océanographiques
B.P. V 18 - ABIDJAN - COTE D'IVOIRE.

Fonds Documentaire IRD



010022972

Deterministic self regenerating models appear to be useful for investigating the basic facts in population dynamics. In a second step it appears that such models give only rough approximations and that stochastic models are more realistic. Since they are also more complicated, one should wish first to know whether or not they are necessary in this sense that they would have a significantly different behaviour from deterministic models. This paper doesn't try to answer to that question in all its generality, it aims to highlight some basic facts, about an especially important point ; fish stock stability.

If this paper is especially interested in stability problems within stochastic models, it also pays considerable attention to the construction of such models. This is the purpose of the first part. Basically a simple self-regenerating model will be considered, where recruitment is obtained from a spawning stock with a Ricker stock recruitment curve. This model can be randomized first at the level of the recruitment. For a given stock it is considered that if the average value is given by the Ricker curve, there exist a random multiplicative factor ; this factor is considered to follow a log-normal distribution, the variance of $\text{Log}(ra)$ can change with the level of the parental stock : $\text{var}(\text{Log } ra) = a+b/S$. The catchability may also be affected by a random component. It is assumed that this correspond to a multiplicative factor which affects the effective fishing mortality vector. It is assumed again than this factor rq follows a log-normal distribution, with a mean equal to 1. The variance of $\text{Log}(rq)$ is considered to be constant (independent from the level of the stock and from fishing mortality). The second part of this paper is devoted to the study of some basic facts about fish stock stability problems within stochastic models built as shown within the first parts. Two hypothetical stocks are considered as examples, with different life span (8 and 3 years) and natural mortalities (7 and 1.0). Under the assumptions of the model and given our data, it appears that a moderate fishing effort associated with a random variability of recruitment will produce a significant number of stock collapses. Variability of recruitment always increased the danger of stock collapse for all fishing efforts. Frequencies of stock collapse is increased with higher fishing effort or if effort is applied for a longer period. This difference between deterministic and stochastic model is greater with a 3 year classes stock. Stocks which are not yet collapsed appears to be in a semi stationary state, fluctuating around the mean of the deterministic model.

The effects of a random catchability are less significant than the previous ones : there is a danger of collapse with effort slightly smaller than the critical deterministic effort, but also some opportunities to sustain a fishery with efforts slightly greater than this level.

Combining variabilities of recruitment and catchability does not produce any dangerous synergy and gives results similar to random recruitment alone.

Possible effects of a random variability upon a Ricker stock-recruitment curve with an inflexion point in its left part (as described by GULLAND 77) have been briefly explored. Differences between stochastic and deterministic models appears to be relatively small, probably because there are in that model less subcritical situations that can become critical with a stochastic component.

A model assuming increasing catchability with decreased stock sizes (as described in FOX 1974) has been also explored and show minor differences between deterministic and stochastic models, probably for the same reason.

All these results are provisional ones, depending of the assumptions of the model and of the data. However they indicate that variability of recruitment produces a danger of collapse which much be estimated carefully in the management of stocks, especially pelagic ones.

RESUME

Les modèles déterministes autorégénérants sont utilisés pour explorer dans un premier temps les règles de base de la dynamique des populations. Dans une deuxième étape il semble que les modèles stochastiques peuvent apporter des conclusions plus réalistes. L'emploi de ce deuxième type de modèles étant plus complexe, il est nécessaire de déterminer si ces deux catégories arrivent à des conclusions divergentes et ceci dans quelles conditions. Cette note a pour seule ambition de dégager certaines différences de base, principalement dans le domaine important de la stabilité des stocks de poissons. Cet article prête tout d'abord une certaine attention à la construction de ces modèles stochastiques. Fondamentalement un simple modèle autorégénérant est employé dans lequel le recrutement est calculé à partir d'une courbe stock-recrutement de Ricker. Ce modèle peut être rendu aléatoire tout d'abord en ce qui concerne le recrutement : pour chaque niveau du stock, le recrutement est multiplié par un facteur aléatoire de moyenne égale à 1 et qui suit une loi lognormale. La variance du recrutement est accrue aux niveaux décroissants du stock pour tenir compte des faits observés. La capturabilité du stock peut aussi varier aléatoirement grâce à un facteur multiplicatif du vecteur des mortalités par pêche qui suit aussi une loi lognormale de moyenne 1.

La deuxième partie de cette note est consacrée à l'analyse de certains résultats de base. Deux stocks hypothétiques l'un à 8 classe d'âges et $M = 0.7$, l'autre à 3 classes et $M = 1.0$ ont été employés. Les modèles et les données employées conduisent aux conclusions suivantes : le danger d'extinction des stocks est accru par l'introduction d'un recrutement stochastique : On constate ainsi pour des efforts inférieurs au niveau critique de l'effort un régime déterministe ; un certain nombre de stocks demeurent un certain temps dans un régime quasi stationnaire alors que d'autres stocks s'effondrent. La fréquence des effondrements s'accroît avec la durée de l'exploitation. Les divergences entre les conclusions des régimes déterministes et stochastiques sont particulièrement importantes dans le cas du stock à 3 classes d'âge.

Les effets d'une capturabilité -q- aléatoire du stock sont moins significatifs et semblent être tantôt positifs, tantôt négatifs pour l'effondrement des stocks. La combinaison d'un recrutement et d'une capturabilité aléatoires n'introduit par de synergie notable dans la dynamique du modèle et donne des résultats comparables à ceux obtenus avec la variabilité du recrutement seule.

L'effet d'une variabilité du recrutement dans la relation de Ricker modifiée par GULLAND 77, qui y introduit un point d'inflexion, sont jugés peu importants. Il en est de même dans le modèle où la capturabilité du stock est accrue quand le stock décroît. Ceci peut s'expliquer simplement par le fait que dans ces deux modèles il existe moins de situations subcritiques que l'introduction d'une composante aléatoire pourra rendre instable. Toutes ces conclusions sont provisoires et dépendent à la fois du modèle employé et des données de base. Ils semblent indiquer que la variabilité du recrutement introduit pour une pêche en exploitation une probabilité d'extinction des stocks non négligeable. Dans ces conditions il serait important d'employer ce modèle (ou des modèles dérivés) à l'analyse de la dynamique de certains stocks précis, spécialement les stocks de pélagiques côtiers qui semblent les plus sensibles aux dangers d'un effondrement brutal.

INTRODUCTION

Comme le souligne CUSHING (in GULLAND ed, 1976), l'intégration de relations stocks-recrutement aux études de dynamique des populations apparaît désormais de plus en plus nécessaires. L'intérêt se reporte donc des modèles décrivant simplement la phase recrutée vers les modèles autorégénérant. Pour l'essentiel les modèles utilisés jusqu'à présent sont déterministes.

Il suffit pourtant d'examiner un diagramme expérimental stock-recrutement pour se convaincre qu'une forte composante aléatoire existe. Par ailleurs, notamment en liaison avec des phénomènes hydrologiques, sur nombre de stocks la capturabilité peut notablement fluctuer d'une année sur l'autre. Ces deux domaines apparaissent comme ceux où la dimension aléatoire des phénomènes est la plus importante. Si l'on envisage l'établissement de modèles visant à posteriori à expliquer l'évolution d'un stock, on peut envisager de réduire l'importance de la composante aléatoire, en examinant finement l'impact des facteurs hydrologiques ou des relations interspécifiques. Il demeure, au moins en ce qui concerne les facteurs hydrologiques, que tant que l'on n'est pas à même de prévoir les phénomènes hydrologiques, et donc pratiquement climatiques, en projetant dans le futur l'évolution d'un stock, l'aspect aléatoire restera important.

Le présent article ne vise nullement à épuiser le thème des modèles autogénération stochastiques, mais très modestement à prolonger un débat. Il le fera d'abord en présentant quelques points fondamentaux pour la construction de tels modèles. Il envisagera ensuite les éventuelles divergences dans les conclusions apportées par les modèles déterministes et stochastiques sur un problème essentiel, récemment mis en avant par CLARK (1974) et GULLAND (1977) : celui de la stabilité des stocks.

1 - Construction de modèles autorégénérants stochastiques

1.1. Modèles déterministes de référence

Nous avons fait appel à un modèle analytique classique, distinguant une phase recrutée, simplement décrite par un modèle exponentiel de RICKER (1957), et une relation stock-recrutement.

1.1.1. Modélisation de la phase recrutée

Le modèle exponentiel utilisé a comme pas de temps l'année. Les animaux sont recrutés à un an. Le nombre de classes d'âges prises en compte est variable, et noté NB. La mortalité naturelle est supposée constante et notée

comme à l'accoutumée M . Les poids individuels sont regroupés dans le vecteur W , où W_i est le poids d'un animal d'âge i . Dans le modèle de base, F_i étant la mortalité subie par une cohorte entre les âges i et $i+1$, est proportionnelle à l'effort nominal, f , et à la capturabilité q_i correspondante.

L'accent étant mis sur les problèmes de stabilité du stock il a paru utile d'envisager la possibilité de variations de la capturabilité avec la taille du stock. L'importance de ce phénomène a en effet été mise en évidence par FOX (1974) et GULLAND (1977). Le facteur à prendre en considération a été supposé être la biomasse exploitée, égale à la somme du poids de toutes les classes d'âge exploitées, même partiellement. Cette biomasse sera notée B_e , et reprenant le formalisme de FOX 74 il a été supposé que pour un effort nominal f , et une biomasse exploitée B_e , l'effort de pêche effectif f_e était égal à c/B_e^d (1). Par convention il a été décidé qu'au niveau d'abondance du stock vierge, pour $B_e = B_0$, $f = f_0$. Ceci implique que $c = B_0^d$. Il existe alors un seul paramètre d . Pour $d = 0$ on est ramené au modèle simple. Nous n'envisagerons pour d que des valeurs positives ou nulles. En toute rigueur, au long d'une année de pêche B_e varie, f étant constant, ceci fait nécessairement évoluer f_e . Pour simplifier nous avons supposé que f_e gardait au long d'une année sa valeur initiale. Ceci n'est qu'une approximation, qui peut introduire des biais. Ces biais pourraient aisément être réduits en opérant avec un pas de temps inférieur à l'année.

Enfin, pour les besoins de la relation stock-recrutement la biomasse féconde doit être prédite. Il sera admis que la ponte intervient au début de l'année. C'est donc à ce moment que la fécondité totale doit être calculée. Si l'effectif de la classe d'âge i est à ce moment N_i , le poids individuel étant alors W_i , un facteur correctif fcr_i sera utilisé qui fera que la contribution de la classe i à la fécondité totale sera $N_i \cdot W_i \cdot fcr_i$, fcr_i est appelée fécondité relative. C'est un facteur qui fait intervenir éventuellement le sex-ratio, et le degré relatif de maturité. Il est évidemment nul pour les classes immatures. Concrètement on peut ramener $N_i \cdot W_i \cdot fcr_i$ au nombre d'oeufs pondus par la classe d'âge i , comme l'on fait GARROD et JONES (1974), si l'on admet qu'il n'existe pas de mécanisme d'autorégulation en amont de la ponte. Si de tels mécanismes existent, la fécondité calculée n'est qu'une fécondité potentielle.

La fécondité totale, S , équivalent pour nous à une biomasse féconde sera donc donnée par
$$S = \sum_{i=1}^{NR} N_i \cdot W_i \cdot fcr_i$$
 En notant $fca_i = W_i \cdot fcr_i$, fca_i désignant ainsi une fécondité absolue, la fécondité totale sera encore donnée par
$$S = \sum N_i \cdot fca_i$$

(1) Lorsque B_e tend vers 0, q tend vers l'infini. Ce fait paradoxal n'est probablement pas la règle. En revanche, il est plus courant que q tend vers une valeur finie ; ceci sera le cas pour les pêcheries où un phénomène de saturation vient diminuer q quand le stock augmente. Pour une gamme donnée de valeur B_e , excluant les très faibles valeurs, le formalisme utilisé cons-

1.1.2. Relations stocks-recrutement

Nous n'entrerons pas dans le détail des phénomènes de maturation, de survie des oeufs et larves. Ceci n'est pas notre propos. On supposera donc simplement qu'il existe une relation entre la biomasse féconde S , et le recrutement qui en est issu un an plus tard, noté comme à l'accoutumée R .

A) Relation de base de RICKER

Nous avons utilisé comme modèle de base la classique relation stock-recrutement de RICKER (1958) $R = \alpha S e^{-\beta S}$. Nous n'avons pas fait appel à des relations de type BEVERTON et HOLT (1957), car nous nous situons en général sur la partie gauche des courbes stocks-recrutement, en considérant des niveaux d'exploitation élevés susceptibles de mettre en danger les stocks. Sur cette partie gauche, l'allure des courbes de RICKER et de BEVERTON et HOLT sont extrêmement voisines. On sait que dans la relation de RICKER le recrutement maximal est atteint lorsque $S = 1/\beta$, et est alors égal à α/β . On pourra mieux saisir la signification concrète de α en se référant à la notion de fécondité par recrue (LE GUEN, 1971), obtenue si l'on suppose le stock en équilibre, le régime d'exploitation étant invariable dans le temps, en divisant la fécondité totale S par le recrutement. On vérifie alors aisément (cf par exemple LAUREC, 1977) que la fécondité par recrue minimale, en dessous de laquelle il n'y a plus de survie du stock, est égale à $1/\alpha$. Le recrutement maximal est atteint lorsque la fécondité par recrue est égale à e/α .

B) Introduction d'un point d'inflexion dans la partie ascendante.

Une méthode simple a été utilisée : elle consiste à multiplier une fonction de RICKER simple, $\alpha S e^{-\beta S}$ par $(1 - e^{-\delta S})$. Un paramètre supplémentaire δ est donc introduit. Lorsque δ tend vers l'infini on tend vers la relation de RICKER ordinaire.

L'introduction d'un point d'inflexion correspond à la prise en compte dans les relations stocks-recrutement non seulement de phénomènes compensatoires, mais encore de phénomènes d'autoaccélération ("depensatory phenomena"), qui sont prépondérants dans les bas niveaux du stock.

Vis à vis des problèmes de stabilité du stock le point le plus important n'est pas tant le point d'inflexion, que le point où la tangente à la courbe stock-recrutement passe par l'origine (GULLAND, 1977). La pente de cette

tangente particulière correspond à l'inverse de la fécondité par recrue minimale que puisse supporter de façon durable le stock. Elle correspond au niveau du stock où le nombre de recrues par unité de biomasse féconde est maximale. En dessous de ce niveau R/S n'augmente plus ce qui pourrait permettre au stock de supporter sa raréfaction. Il est intuitivement normal que le stock ne puisse résister de façon durable.

Le niveau correspondant du stock est calculable de façon relativement simple: si la relation stock-recrutement est donnée par $\alpha S (1 - e^{-\beta S})$ $e^{-\beta S}$, il est égal à $\frac{1}{S} \text{Log}(1 + \beta/S)$.

Sur la figure 1 a été reportée une courbe stock-recrutement du type de celles utilisées. Cette figure correspond directement à la figure 1 de GULLAND (1977), où cependant la relation stock-recrutement a reçu une formalisation mathématique précise. On se reportera à cet auteur pour la discussion des différences entre les points A et B: seul le point B correspond à un équilibre stable du stock, pour un effort f inférieur au f_1 limite correspondant au cas limite antérieurement évoqué.

1.2. Introduction de composantes aléatoires

1.2.1. Dans la phase recrutée

A) Modèle de base: capturabilité indépendante de la taille du stock.

A ce niveau, ainsi qu'évoqué dans l'introduction, la capturabilité pourra être rendue aléatoire d'année en année. Il sera alors supposé que les q_i correspondent à des capturabilités moyennes, qui chaque année pourront être multipliées par un facteur correctif aléatoire q_a , d'espérance égale à 1. Reste à choisir une distribution pour q_a . Il nous a paru utile de recourir à une distribution dissymétrique, opposant l'éventualité de capturabilités très élevées, mais peu probables, à la possibilité de capturabilité plus médiocres que mauvaises, mais relativement plus fréquentes. Dans cet esprit nous avons utilisé une distribution log-normale; $\text{Log}(q_a)$ suit alors une loi normale dont l'écart-type sera noté σ_q , et la moyenne q_m . On sait que q_a aura alors pour espérance $e^{q_m + \sigma_q^2/2}$, pour que q_a soit en moyenne égale à 1 il faut donc que $q_m = -\sigma_q^2/2$. Un seul paramètre reste donc à choisir σ_q , qui définira en fait l'importance des variations aléatoires de capturabilité. On peut pour percevoir cette variabilité se rapporter à la variance de $q_a = e^{\sigma_q^2} - 1$. Il est préférable de se rapporter à la distribution complète, et sur la figure 2 nous avons fait figurer la densité de probabilité de q_a , associé à des valeurs croissantes de σ_q .

.../...

On remarquera le décalage entre valeur modale et la valeur moyenne de ces distributions, lié à leur dissymétrie. Cette dissymétrie est importante sur le plan de la dynamique des populations: elle correspond au fait que l'on oppose quelques années d'exploitation intense, à des années plus nombreuses d'exploitation d'intensité inférieure à la moyenne.

Il a été admis que la capturabilité pouvait varier de façon aléatoire d'une année sur l'autre, mais restait constante à l'intérieur d'une année. Par ailleurs il a été supposé que les variations aléatoires étaient d'une année sur l'autre indépendantes. Les facteurs aléatoires q_a forment donc une série annuelle, qui est supposée constituer un bruit blanc. Ceci ne peut correspondre qu'à une première approximation. Il doit nécessairement exister des variations à l'intérieur de l'année, et d'autre part une certaine continuité dans le temps, et non un basculement au début de chaque année. Il faudrait en toute rigueur considérer un processus à temps continu pour décrire les variations aléatoires de capturabilité. Nous avons en quelques sortes discrétisé un tel processus. Sur chaque stock précis le procédé, et l'hypothèse d'indépendance des variations dans les divers intervalles de temps devrait être repensé. Le cadre simple défini nous paraît suffisant pour un premier survol des problèmes.

Là encore sur chaque cas précis le choix d'une loi aléatoire précise pour décrire les variations de capturabilité devrait être repensé.

B) Capturabilité variable selon le niveau du stock

Il a été admis que la capturabilité était pour chaque année multipliée par un facteur r_a aléatoire, présentant les mêmes caractéristiques que lorsque la capturabilité était indépendante de l'état du stock.

Ainsi, B_a étant la biomasse exploitée au début d'une année, la capturabilité réelle du stock durant cette année sera donnée par:

$c/Be^d q_a$, $\text{Log}(q_a)$ suivant une loi log-normale d'écart-type et d'espérance σ_{q_a} .

L'hypothèse selon laquelle la variance de $\text{Log}(q_a)$ ne dépend pas de l'état du stock ne va pas nécessairement de soi. Il est possible d'imaginer notamment des situations où σ_q pourrait tendre à augmenter lorsque le stock se raréfie. Là encore l'hypothèse simple doit être réexaminée pour chaque cas particulier.

1.2.2. Relations stock-recrutement aléatoires

Nous nous référerons essentiellement au cas où le modèle de base est offert par la relation stock-recrutement de RICKER. Pour prolonger ce modèle déterministe en un modèle aléatoire deux voies sont envisageables:

- on peut pour tout niveau du stock faire intervenir ex-abrupto un résidu aléatoire d'espérance nulle, ou un facteur multiplicatif d'espérance 1, que l'on ajoutera, ou que l'on multipliera par la valeur moyenne prédite par le modèle déterministe αS .

- la seconde démarche conduit à considérer comme aléatoire les paramètres α et β de la relation de RICKER.

La seconde démarche peut être considérée comme plus satisfaisante du point de vue théorique. Si l'on était à même de relier les valeurs de α et β par exemple à des vitesses de développement ou à l'abondance de nourriture, facteur aléatoire parce que dépendant par exemple de la température on pourrait même déduire la loi de α et β , de la distribution de la température.

Il pourrait dans cet esprit être intéressant de reprendre les modèles consacrés à la survie des oeufs et larves (Jones, 1973 ; Cushing et Harris, 1973 ; Lett, al, 1975 ; Winters, 1976)

Faute de connaissances suffisamment détaillées, et n'ayant pas vocation à l'étude d'un stock précis nous avons suivi la première démarche. Sur un stock précis, il pourrait être intéressant, sinon de suivre strictement la seconde approche, du moins de se rappeler son existence. Nous avons considéré que pour tout niveau S de la fécondité totale, si la valeur moyenne du recrutement était égale à $\alpha S e^{-\beta S}$, intervenait également un facteur multiplicatif aléatoire r_a .

Il a été admis que d'une année sur l'autre les valeurs prises par r_a étaient indépendantes. Là encore sur chaque cas précis cette hypothèse doit être remise en question. Tout dépend en fait des causes de la variabilité du recrutement. Si par exemple elle est due à l'abondance d'un prédateur de forte longévité, ceci induira une certaine continuité d'une année sur l'autre. Même si c'est le plancton qui est en jeu, on sait que ces variations pluriannuelles ne constituent pas nécessairement un bruit blanc. Si l'on en revient aux causes premières, telles que les variations hydrologiques, l'existence de variations à plus ou moins long terme est couramment évoquée. Là encore, si dans un premier temps nous nous en sommes tenus au modèle le plus simple, sur chaque stock il peut apparaître nécessaire d'adapter ce modèle de base.

Pour préciser le modèle stochastique dont les grands traits viennent d'être décrits qualitativement, il est nécessaire de choisir pour chaque niveau du stock parental S la distribution de r_a .

Là encore il a paru utile de recourir à une distribution dissymétrique, et nous avons à nouveau choisi des distributions log-normales. $\text{Log}(r_a)$ suit donc une loi normale, d'écart-type $\sigma_r(S)$, susceptible comme on le verra de varier avec S. Pour que r_a ait pour espérance 1, il faut là encore choisir la moyenne de $\text{Log}(r_a)$ égale à $-\sigma_r^2(S)/2$

Reste encore à fixer les variations de l'écart type de $\text{Log}(r_a)$ avec S. Si l'on suppose simplement que cet écart-type est constant, la variabilité du recrutement tend à diminuer trop vite dans la partie gauche de la courbe stock-recrutement, compte tenu des données existantes en la matière.

Pour pallier cet inconvénient il faut faire augmenter $\sigma_r(S)$ lorsque S diminue. Le procédé le plus simple amène à poser $\sigma_r(S) = b/S$.

Cette fois c'est dans la partie droite que la variabilité apparaît comme la plus faible. On peut combiner les mérites respectifs des deux solutions précédentes en posant $\sigma_r(S) = a+b/S$. Ceci est illustré sur la figure 3, avec $a = 0,2$ et $b = 38$.

Il est évidemment possible d'envisager des variations plus compliquées de σ_r selon S. La formule proposée est la plus simple qui ne soit pas en contradiction évidente avec les faits connus. A titre d'exemple on pourra vérifier que le diagramme stock-recrutement présenté par GARROD et JONES (1974) semble entrer dans le cadre ainsi défini. De façon plus générale elle rend compte d'une très forte variabilité dans la partie gauche de la courbe, qui rend possible, même si en moyenne le recrutement est médiocre, des recrutements annuels très élevés. Peut-être est-ce en ces termes qu'il faudrait interpréter l'opinion parfois avancée, selon laquelle d'excellents recrutements pourraient précéder la chute du recrutement. Il est en effet possible, dans le cadre du modèle utilisé, de reconstituer par simulation des scénarios analogues. Le modèle stochastique proposé pourrait d'ailleurs être utilisé pour l'estimation, à partir de diagrammes expérimentaux, de relations stock-recrutement. L'ajustement classique par les moindres carrés n'est une procédure optimale que dans le cadre d'un modèle stochastique précis, où les résidus aléatoires sont additifs, distribués normalement, et de variance indépendante de la taille du stock. L'inadéquation de ce modèle est flagrante, et il serait intéressant d'en évaluer les répercussions sur l'estimation des paramètres de la relation stock-recrutement moyenne.

Si les raisonnements présentés l'on été en se référant à une relation stock-recrutement moyenne selon RICKER, nous avons suivi exactement la même procédure dans les relations comportant un point d'inflexion dans la partie gauche. Pour un stock parental de niveau S, le recrutement moyen est donc à $\alpha S (1 - e^{-\beta S}) e^{-\frac{\beta S}{2}}$, un facteur multiplicatif aléatoire r_a . L'écart type de $\text{Log}(r_a)$, qui suit une loi normale est ainsi égal à $a+b/S$.

Enfin, il arrivera que l'on suppose aléatoires, la relation stock-recrutement et la capturabilité. Les facteurs aléatoires correspondant ont été supposés indépendants. Ceci pourrait sur chaque cas être discuté : il est concevable que recrutement et capturabilité soient soumis à de mêmes phénomènes hydrologiques. Dans ce cas on ne peut pas à priori admettre l'indépendance. Un modèle incluant une dépendance entre variabilité du recrutement et capturabilité serait d'ailleurs intéressant, car il peut conduire à accuser l'importance des phénomènes aléatoires, si par exemple une capturabilité anormalement forte est associée à un recrutement médiocre, on saisit intuitivement les dangers que ceci pourrait comporter.

II - Stabilité des stocks et modèles stochastiques.

Si les problèmes de stabilité ne sont les seuls qui mériteraient d'être étudiés dans le cadres des modèles stochastiques, ils revêtent une importance particulière. Le concept d'équilibre, est différent dans un contexte stochastique, les conditions d'équilibre peuvent être différentes. L'exemple le plus célèbre à cet égard est fourni par le modèle de Lotka Volterra, qui s'il est complété de composantes aléatoires prédit systématiquement l'extinction à terme de l'une ou l'autre des deux populations intéressées (cf par exemple Bartlett, 1960). D'autres exemples pourront être trouvés chez May (1974).

Cette discussion des problèmes de stabilité débutera par quelques généralités. Dans un second temps on s'intéressera au modèle dit de base, qui combine une relation stock-recrutement de Ricker, avec un modèle exponentiel de Ricker, où la capturabilité ne dépend pas de la taille du stock. On abordera enfin l'influence des complications discutées par Gulland : existence d'un point d'inflexion dans la relation stock-recrutement et variations de la capturabilité selon la taille du stock.

II. 1. Généralités

II.1.1. Etudes d'équilibre et situations de transition.

Dans le cadre d'un modèle autorégénérant déterministe, la définition d'un équilibre stable est simple. Un stock est en équilibre s'il reste en le même état année après année, hors de toute perturbation extérieure. L'équilibre est stable si lorsque le stock est légèrement écarté de son état d'équilibre, il tend spontanément à y revenir, tant que la perturbation est suffisamment légère pour que le stock reste en un domaine dit d'attraction, entourant l'état d'équilibre. La plus ou moins grande attraction de l'état d'équilibre correspond à la notion d'élasticité. Pour plus de détail, dans un domaine dépassant le cadre de l'halieutique, on pourra se référer par exemple à ORIANS (1974).

Si l'on considère un schéma d'exploitation d'un stock, la première étape conduit à étudier si oui ou non il existe un état d'équilibre correspondant à ce schéma d'exploitation. Ceci n'est pas suffisant. Il est nécessaire d'étudier les situations de transition, pour savoir si dans le court et

le moyen terme, un stock est mis en danger par la pêche. Ceci est d'autant plus vrai qu'il est inconcevable qu'un modèle reste intégralement vrai pour un stock sur une très longue période. Dans cet esprit nous avons mis l'accent non pas tant sur le fait de savoir qu'il y aurait ou non extinction au bout d'une période peut être très longue, pour nous intéresser au devenir du stock sur quelques dizaines d'années. Plus précisément nous avons limité l'étude à cinquante ans d'un régime donné. Si l'évolution tout au long de ces cinquante années a été étudiée, une attention particulière a été accordée à la situation après vingt ans.

Pour être complète une étude sur la stabilité des stocks exploités devrait comporter une investigation de la récupération des stocks dont l'exploitation a été réduite. Cette restauration peut en effet être inégalement difficile, selon la relation stock-recrutement, selon d'éventuelles variations de la capturabilité avec la taille du stock (FOX, 1974) ; GULLAND, 1977). La dimension stochastique des phénomènes vient là encore compliquer les évolutions. Pour limiter le volume du présent document nous avons repoussé ces investigations pour de prochaines études.

II.1.2. Equilibre et pseudo-équilibre dans les modèles stochastiques.

Si pour un moment on exclue la possibilité d'une extinction des stocks, on peut aisément transposer la notion d'équilibre telle qu'elle fut définie à propos des modèles déterministes. Il n'est plus question de stock restant identique à lui-même ; mais si l'état du stock, qui subit des fluctuations aléatoires, est décrit par des séries annuelles stationnaires, on pourra parler d'état d'équilibre. Ceci correspond à l'existence d'une distribution stationnaire : concrètement si des changements sont possibles d'une année sur l'autre ils ne marquent aucune évolution (May, 1973, 1974).

Si l'extinction est possible, elle est d'autant plus probable que l'on attend plus longtemps. Pour un délai donné on peut donc évaluer la probabilité d'extinction. Cette probabilité va naturellement croissant au fil des années.

On peut encore s'intéresser à la distribution des situations en excluant les cas où l'extinction est consommée. Dans certains modèles stochastiques (Processus de ramification monotype) on démontre (Yaglom, 1947, in Lebreton, 1978) que la distribution de ces situations se stabilise, et l'on parle alors de distribution quasi-stationnaire. Lebreton (1975) constate sur l'exemple d'une population de cigognes que ceci reste vrai pour un processus multitype.

Sans entrer dans une étude mathématique dont la complexité nous dépasse, il est donc intéressant d'étudier l'évolution de la probabilité d'extinction au fil des années, et celle de la distribution des reliquats (extinction exclue). Enfin pour obtenir une image complète de ce qu'apporte la dimension stochastique, quelques évolutions typiques doivent être envisagées.

II.1.3. Etude pratique par la méthode de Monte-Carlo.

La complexité des modèles stochastiques utilisés est suffisante pour que la résolution explicite dépasse nos capacités mathématiques. Nous avons donc fait appel à des simulations selon la méthode de Monte-Carlo, en utilisant un algorithme générant des nombres pseudo-aléatoires.

Considérant l'effort f on partira d'un stock au niveau correspondant au stock vierge dans le modèle déterministe. Pendant dix années, le stock évoluera lors de toute exploitation. Pendant les dix années suivantes le stock est soumis à une exploitation au niveau $f/2$. Ce n'est qu'à la vingt et unième année que l'effort se stabilise au niveau f . Les dix années sans exploitation visent à respecter le fait que le stock vierge du modèle déterministe n'est pas exactement celui du modèle peuvent apparaître lorsque l'effort varie trop brutalement.

Pour chaque valeur de l'effort f , la simulation a été répétée cent fois, la limitation correspondant aux temps de calculs nécessaire. Nous avons plus précisément suivi l'évolution de la biomasse féconde S . Nous n'avons pas, pour une année donnée, considéré l'extinction absolue, correspondant à un stock rigoureusement nul, mais une extinction virtuelle. Nous avons en effet considéré que si la biomasse féconde était inférieure à $1/50$ de ce qu'elle était sur le stock vierge, le stock était virtuellement éteint. C'est en ce sens qu'il faut interpréter les fréquences d'extinction présentées ultérieurement. Puisque l'on utilise la méthode de Monte-Carlo, ces fréquences sont des estimations des probabilités, à partir d'échantillons de taille 100. Il est facile de bâtir des intervalles de confiance. Nous ne les avons pas réparti sur les figures pour ne pas surcharger les graphiques. La moyenne des biomasses fécondes, en excluant les cas d'extinction justifie de la même remarque.

II.1.4. Stocks théoriques retenus comme exemples.

Deux stocks ont été étudiés différent essentiellement par leur longévité. Le facteur apparaît a priori comme essentiel, car un stock de forte longévité apparaît comme plus capable de tamponner les variations aléatoires.

Nous parlerons des stocks 1 et 2, qui comportent respectivement 8 et 3 classes d'âges. Le stock 1 sera suivi avec une attention particulière. Nous nous sommes inspirés, pour la phase recrutée, de l'exemple de l'albacore (*Thunnus albacares*) pour le stock 1, et de celui de la sardinelle du Ghana (*Sardinella aurita*) pour le stock 2. Nous ne prétendons en aucune façon décrire ces stocks, où la relation stock-recrutement, voire la structure, reste largement inconnue.

Pour le stock 1 les vecteurs indiquant croissance pondérale, fécondités relatives et absolues, et capturabilité sont regroupés dans le tableau 1. Le tableau 2 est de même associé au stock 2. On remarquera que dans les deux cas, l'âge de première capture est antérieur à la maturité. Ceci a pour but d'accuser les problèmes de stabilité. autre que cela correspond aux observations.

Pour la relation stock-recrutement, dans le modèle de base nous avons utilisé pour le stock 1 la relation $R = \alpha e^{-\beta S}$: $\alpha = 1.47$, $\beta = 0.006$

La fécondité par recrue minimale est donc égale à 0.68. Elle correspond sensiblement à un effort de 810. La mortalité totale ne peut donc guère atteindre le double de la mortalité naturelle.

Pour le stock 2 la relation stock-recrutement de base est $R = \alpha_2 S e^{-\beta_2 S}$: $\alpha_2 = .45$, $\beta_2 = .0025$

La fécondité par recrue limite est 2.22. Ceci correspond sensiblement à un niveau d'effort de 1500. Ce stock est supposé capable de supporter, dans le modèle déterministe, une mortalité totale $Z = 2.5 \times M$, M étant la mortalité naturelle.

II.2. Modèle de base

II.2.1. Influence de la variabilité du recrutement

A) Stock 1 :

A l'intérieur du modèle déterministe, on l'a dit, l'effort limite est sensiblement égal à 810. Si l'on considère l'extinction virtuelle, au sens défini en II-1, ceci correspond sensiblement à l'effort conduisant à l'extinction virtuelle sur 50 ans. Pour obtenir une extinction virtuelle sur 20 ans, il faut un niveau d'effort égal à 900.

La relation stock-recrutement à été rendue aléatoire selon le procédé indiqué dans la première partie de cet article, avec $a = .2$ et $b = 30$. On se reportera donc à la figure 3 pour juger par les quantiles de la dispersion des recrutements. Les conclusions relatives à la stabilité dépendent évidemment de la variabilité, et surtout de b qui gouverne cette variabilité aux bas niveaux d'abondance. Selon que b est fort, ou faible, les traits directe-

.../...

ment liés à la composante aléatoire s'accusent ou s'estompent.

Sur la figure 4 apparaissent les fréquences d'extinction virtuelle sur vingt et cinquante ans, pour divers niveaux de l'effort. Les courbes sigmoïdales ainsi obtenues sont à rapprocher des courbes en "escalier" obtenues dans le modèle déterministe. Si l'on considère l'extinction virtuelle sur cinquante ans, elle apparaît possible dès l'effort 600. Au niveau 650 elle est relativement fréquente. Au niveau 800, soit sensiblement celui de l'extinction dans le modèle déterministe de l'extinction est quasi-systématique. Le décalage le fait donc pratiquement à sens unique (1) : la composante aléatoire déstabilise des stocks que le modèle déterministe considérerait comme stable. La gamme des efforts intéressés n'est pas négligeable, puisque pour un effort égal à 650, soit de 20 % inférieur à l'effort critique déterministe, le risque d'extinction sur 50 ans est important. Comme le note May (1973, 1974), pour qu'un équilibre existe dans un cadre aléatoire, il faut que le pouvoir d'attraction de la situation d'équilibre sur les situations voisines soit suffisamment fort. En d'autres termes l'élasticité doit être suffisante. Ceci mériterait d'être affiné mathématiquement, mais peut intuitivement aider à admettre que pratiquement il n'y ait pas d'équilibre possible si la fécondité par recrue est trop proche de la limite.

Sur le plan théorique ceci montre encore qu'il n'est pas nécessaire d'attribuer systématiquement le déclin d'un stock soit à l'action de la pêche, soit à celles d'accidents hydrologiques ou climatiques. Il y a interaction quand un accident hydrologique intervient sur un stock préalablement rarifié par la pêche ; ce stock aurait survécu sans cet accident, mais il aurait également pu supporter cet accident si la pêche ne l'avait pas rarifié.

Si l'on s'intéresse aux probabilités d'extinction sur vingt ans, on parvient à des conclusions analogues. On peut même remarquer qu'il est possible dans le modèle stochastique, d'éteindre en vingt ans, un stock que le modèle

(1) Plus l'on considère de longues périodes et plus le décalage s'accroît (fait sur un siècle, il serait beaucoup plus fort).

.../...

déterministe prédit comme stable pour l'effort considéré. Ceci est vrai notamment pour le niveau 750.

Si maintenant on s'intéresse au devenir des stocks non encore éteints, on peut se reporter à la figure 5. Sur cette figure apparaissent après cinq, dix, vingt et cinquante ans, l'histogramme de la valeur de la biomasse féconde. Si la classe la plus à gauche définit donc l'extinction virtuelle, ces histogrammes sont tracés pour trois niveaux de l'effort : 650, 750 et 850. En ce qui concerne ce dernier niveau on voit que l'extinction est relativement rapide et ne tolère guère d'exception. Comme on l'on vu le hasard ne peut guère assurer la survie d'un stock condamné par le modèle déterministe. Si l'on considère le niveau 750, on voit apparaître après vingt ans des cas où non seulement le stock n'est pas éteint, mais encore où il est à un niveau d'abondance relativement élevé, dans l'ensemble comparable à celui prédit par le modèle déterministe. Après cinquante ans cependant, la survie est beaucoup moins vraisemblable. Le niveau 650 est plus intéressant encore, car l'on voit plus nettement diverger les cas d'extinction, et ceux où le stock survit, et se maintient à un bon, voire pour certains cas à un très bon niveau. Si l'on considère la distribution des stocks non éteints on voit que, de la vingtième à la cinquantième année, si la fréquence d'extinction a augmenté, cette distribution n'a guère évolué. Ceci est à rapprocher de l'existence des distributions quasi-stationnaire évoquée dans les généralités. L'évolution des stocks dans le cadre de nos hypothèses ne se fait pas par diminution systématique année après année de leur niveau. Sur nombre de cas les stocks se maintiennent sans évolution notable, mais au fur et à mesure que le temps passe il y a des décrochages de plus en plus fréquents. Il est donc relativement normal qu'un stock puisse se maintenir plus ou moins longtemps en dépit de l'exploitation, pour s'effondrer ensuite brutalement. Ceci n'implique pas nécessairement une évolution définitive de l'environnement, liée par exemple à un phénomène plurispécifique mais un simple accident où le stock, diminué par la pêche, n'est pas capable de récupérer.

B - Stock 2.

Les coefficients a et b ont été choisis de façon à obtenir une variabilité relative comparable à celle du stock 1. Ainsi pour que cette variabilité soit la même pour les hauts niveaux d'abondance nous avons gardé la même valeur pour a, soit 0.2. Pour que, au niveau du recrutement moyen maximal, la variabilité relative soit la même, nous avons choisi pour b la valeur 72 au lieu de 30. La variabilité relative est alors la même, au point que si l'on traçait pour le stock 2 l'analogue de la figure 3, qui correspond au stock 1, on obtiendrait γ , γ compris pour les quantiles, les mêmes courbes au prix d'un changement d'échelle en abscisse.

Comme le laisseraient entendre les généralités, à variabilité égale, les différences entre modèles déterministes et stochastiques s'accroissent par rapport au stock 1. Ceci apparaît sur la figure 6, analogue de la figure 4, où sont reportées les fréquences d'extinction virtuelle. Sur cinquante années cette fois l'extinction apparaît à plusieurs reprises dès le niveau 800, au lieu de 1500 dans le modèle déterministe. Le danger apparaît donc de façon non totalement négligeable lorsque l'on se situe à 53 % du niveau critique dans le modèle déterministe. La fréquence d'extinction est très importante dès l'effort 1000, alors que l'on se situe à 66 % du niveau critique déterministe. Dès l'effort 1200, l'extinction est pratiquement systématique.

Si l'on considère la situation après vingt ans de pleine exploitation, on aboutit à des conclusions analogues.

Si l'on suit comme pour le stock 1, l'évolution de la biomasse féconde par l'intermédiaire des histogrammes, on voit plus notablement encore apparaître la divergence entre les cas d'extinction, et les cas où survivrait un stock relativement abondant. Ceci apparaît sur la figure 7, ou si l'on compare la situation après 5, 10 et 50 années d'exploitation avec cet effort de 1000, la situation rappelle en tous points les distributions quasi-stationnaires évoquées dans les généralités.

Ceci peut être mieux perçu si l'on se reporte à quelques cas typiques. Ces cas sont reportés sur la figure 8 où l'on peut suivre, dans cette même colonne l'évolution de l'effort, de la biomasse féconde, du recrutement, des captures pondérales, et des captures par unité d'effort. La pêcherie est analysée pendant 70 ans avec 10 années sans effort de pêche, suivies de 10 années avec un effort de pêche égal à 500 unités d'effort précédent elles-mêmes 50 ans d'effort à 1000 unités. La colonne de gauche correspond au modèle déterministe, celle du milieu à un cas favorable, où le stock se maintient à un niveau élevé après 50 ans d'effort de pêche élevé. La colonne de droite correspond à un cas où une extinction brutale est obtenue rapidement après 22 années d'exploitation. Si l'on se reporte par exemple aux c.p.u.e., on peut voir dans le cas défavorable un décrochage brutal, d'origine strictement aléatoire.

L'examen comparé de ces figures montre bien la dynamique comparée de ces deux destins de stocks selon les séquences observées de recrutements supérieurs ou inférieurs à la moyenne.

II.2.2. Capturabilité aléatoire.

A) Recrutement déterministe, capturabilité aléatoire.

L'écart-type du logarithme de r_q , σ_{r_q} a été choisi égal à 0.2. Là encore selon que l'on augmente ou diminue σ_{r_q} l'originalité du modèle aléatoire est plus forte ou moins marquée.

Si l'on considère le stock 1, on peut là encore étudier la fréquence d'extinction virtuelle sur vingt et cinquante ans, selon les niveaux de l'effort. Ces fréquences sont réparties sur la figure 9. On peut comparer cette figure 9 à la figure 4, relative au cas où le recrutement était aléatoire. L'originalité du modèle, stochastique apparaît cette fois comme beaucoup moins marquée.

Si l'on s'intéresse à la fréquence d'extinction sur vingt ans, il faut atteindre un niveau d'effort 850 pour qu'elle soit conséquente. Le risque d'extinction n'est pas propagé, de façon importante, sur des efforts inférieurs à l'effort critique du modèle déterministe.

Par ailleurs on voit aussi qu'au delà de l'effort limite du modèle déterministe, le stock peut avoir une chance de survie dans le modèle stochastique. Cette fois le décalage n'est pas systématique. Sur les cas étudiés il y a même quasiment symétrie.

Si l'on dépasse les probabilités d'extinction pour étudier la distribution des reliquats on voit là encore des histogrammes empiriques dont les variations rappellent une distribution quasi-stationnaire.

Si l'on en vient au stock 2, là encore l'originalité du modèle stochastique s'accroît. Elle reste cependant beaucoup moins marquée que lorsque le recrutement est aléatoire. (figure 10 comparée à figure 6.)

B) Recrutement et capturabilité aléatoires.

Que l'on considère le stock 1 ou le stock 2, il n'apparaît pas d'effet synergique dangereux. On retrouve sensiblement les mêmes résultats que lorsque seul le recrutement était aléatoire. Ceci est illustré pour les fréquences d'extinction sur le stock 1 par la figure 11 et sur le stock 2 fig. 12.

Bien entendu ceci ne vaut que si les composantes aléatoires du recrutement et de la capturabilité sont indépendantes.

On peut également retrouver le phénomène de quasi-stabilisation du niveau des stocks lorsqu'il n'y a pas de fluctuations aléatoires de la capturabilité.

Globalement donc, avec les hypothèses, et notamment les distributions choisies, avec les valeurs retenues pour les paramètres caractérisant les diverses variabilités, les fluctuations aléatoires du recrutement sont plus importantes que celles de la capturabilité. Par ailleurs, sur les périodes étudiées les fluctuations aléatoires de capturabilité, peuvent aussi bien sauver un stock condamné par le modèle déterministe, que mettre en danger un stock considéré comme stable par ce même modèle déterministe. Par ailleurs on retrouve toujours le phénomène d'accroissement progressif de la fréquence d'extinction au cours des années, qui fait contraste avec une apparente stabilisation de la distribution des reliquats. Dans tous les cas donc on tendra à assister, si le stock peut être atteint, à des décrochages brutaux plus qu'à des raréfactions progressives.

II.3. Impacts sur les modèles sophistiqués.

On examinera successivement l'interaction des phénomènes aléatoires avec les deux sophistications discutées par GULLAND (1977) introduction d'un point d'inflexion dans la relation, stock recrutement et variation de la capturabilité selon la taille du stock.

II.3.1. Introduction d'un point d'inflexion dans la relation stock recrutement.

Nous avons choisi pour δ la valeur 0.01 ; la relation stock recrutement moyenne est donc celle indiquée par la figure 1. Les valeurs de α et β ont été modifiées pour que l'extinction survienne au même niveau d'effort qu'avec une relation de RICKER simple.

Nous étudierons essentiellement les interactions avec la composante aléatoire du recrutement. Dans ce cas donc le modèle déterministe prédit une extinction si l'effort dépasse le niveau 805. L'introduction d'une composante aléatoire ne vient pas propager le danger de façon très importante sur des niveaux d'effort inférieur : la propagation est même beaucoup moins marquée qu'avec une relation de RICKER simple. (Fig. 13).

Ceci peut être dû au fait que les conséquences d'une composante aléatoire sont surtout importantes quand l'équilibre du stock est faiblement stable. Si l'on introduit un point d'inflexion dans la relation stock recrutement, il existe alors peu de situations subcritiques, que l'introduction d'une composante aléatoire rendraient instables.

En revanche si l'on étudie la valeur de la biomasse féconde après par exemple vingt ans, où la valeur moyenne dans le modèle stochastique, on peut en étudier les variations selon l'effort.

Dans le modèle simple, sans composante aléatoire, il y a décroissance plus ou moins rapide vers une valeur nulle au-delà de l'effort critique. Si l'on introduit un point d'inflexion dans la relation stock-recrutement, la décroissance est beaucoup plus brutale. Comme le note GULLAND (1977) une variation mineure de l'effort peut entraîner une évolution spectaculaire du stock. Si, sans introduire un point d'inflexion, on considère le recrutement comme aléatoire on assiste à un phénomène voisin. Pour un effort donné le stock est à un niveau relativement élevé : un accroissement relativement faible de l'effort peut alors introduire un risque et non une certitude, d'extinction.

II.3.2. Variations de la capturabilité avec la taille du stock.

En principe ces variations sont un important facteur de déstabilisation. En effet, une réduction aléatoire du stock entraîne une augmentation de la capturabilité qui accroît la mortalité et accentue dans le temps l'effet de la réduction. Les interactions avec les fluctuations aléatoires du recrutement et de la capturabilité ne sont toutefois pas considérables. Là encore ceci peut être attribué au fait qu'il existe une gamme limitée d'efforts conduisant à des équilibres "faiblement" stables dans un modèle déterministe. et susceptibles d'être déstabilisés par l'introduction d'une composante aléatoire.

CONCLUSIONS

Les conclusions qui ont été obtenues grâce à l'introduction de phénomènes aléatoires dans un modèle stock-recrutement autorégénérant dépendent vraisemblablement des hypothèses de base relatives au modèle et aux données utilisées.

Cette étude montre cependant que le modèle stochastique peut conduire à des conclusions différentes de celles obtenues par un modèle déterministe. En particulier l'introduction d'un recrutement aléatoire conduit à une déstabilisation du modèle pouvant entraîner la disparition des stocks pour des efforts de pêche permettant une exploitation stable en régime déterministe. L'introduction d'un recrutement aléatoire doit donc amener à une prudence supplémentaire dans la gestion des ressources : le présent modèle montre clairement que selon le hasard des séquences de recrutement un stock pourra avec un même effort de pêche, soit rester dans un équilibre stationnaire à un bon niveau apparent, soit s'effondrer rapidement. La probabilité pour un stock de s'effondrer s'accroît avec la durée d'exploitation.

Faute de maîtriser les mathématiques complexes inhérentes à un tel modèle, la méthode Monte Carlo retenue doit permettre à tous les chercheurs concernés une meilleure compréhension de l'impact des phénomènes aléatoires sur les modèles de dynamique des populations.

Dans la pratique ce modèle pourra être utilisé dans le cas de divers stocks en adaptant le modèle (si besoin est) et les données à ces stocks réels. Une telle méthode devrait permettre de mieux estimer les risques qui résultent du choix d'une stratégie d'exploitation.

REMERCIEMENTS :

Nos plus vifs remerciements sont adressés à BRANELLEC J., programmeur du C.O.B., qui a participé activement à la programmation du modèle et à l'obtention des résultats.

Note : Le programme d'ordinateur (FORTRAN IV) correspondant au modèle décrit peut être fourni sur demande par les auteurs.

- BARTLETT M.S. (1960). - Stochastic population models in Ecology epidemiology. Methuen Monographs on applied probability and statistics. 90 p.
- BEVERTON R.J.H. & HOLT S.J. (1957). - On the dynamics of exploited fish populations. Fishery Invest., Lond., Ser. 2, 19 : 553 p.
- CLARK C.W. (1974). - Possible effects of schooling on the dynamics of exploited fish populations. J. Cons. Int. Explor. Mer 36 : 7-14.
- CUSHING D.H. & HARRIS J.G.K. (1973). - Stock and recruitment and the problem of density dependence Rapp. Procès Verb. Cons. Int. Explor. Mer, 164, 142-55.
- GARROD K.J. & JONES B.W. (1974). - Stock and recruitment relationship in the northeast arctic cod stock, and the implications for management of the stock J. Cons. Int. Explor. Mer, 36 : 35-41.
- GULLAND J.A. - The stability of fish stocks. J. Cons. Int. Explor. Mer, 37 (3) : 199-204.
- HARRIS J.G.K. (1975). - The effect of density dependent mortality on the shape of the stock and recruitment curve. J. Cons. Int. Explor. Mer. 36 (2) 144-149.
- JONES, R (1973). - Stock and recruitment with special reference to cod and haddock. Rapp. p.V. Réu.n. Cons. Perr. Int. Explor. Mer 164 : 156-173.
- LEBRETON J.D. (1978). - Un modèle probabiliste de la dynamique des populations de cigogne blanche (*CICONIA CICONIA* L.) en Europe Occidentale. in Biométrie et Ecologie (LEGAY et TOMASIONE ed ; I.N.R.A., département de biométrie - 387 p : 277-244.
- LETT, P.F. KOHLER, A.C., FIDZGERALD, G.N. (1975). - Role of stock Biomass and Temperature on recruitment of Southern Gulf of St Lawrence Atlantic Cod, *Gadus morhua*. J. Fish. Res. Board of Canada. Vol. 32 n° 9 1613-1628.
- MAY, R.M. (1973). - Amer. Natur. 107, 621-650.
- MAY, R.M. (1974). - Ecosystem pattern in randomly fluctuating environments p 1-50.
- ORIANI G.M. (1974). - Diversity, stability and maturity in natural ecosystems. Proc. 1st Intern. Congr. Ecol. : 64-55.
- RICKER, W.E. (1958). - Handbook of computations for biological statistics of fish populations. Bull. Fish. Res. Bd Canada, 119 : 300 pp.
- WINTERS G.M. (1976). - Recruitment Mechanisms of Southern Gulf of St Lawrence Atlantic Herring (*Clupea harengus*) J. Fish. Res. Board of Can. Vol. 33. N° 8 p 1751-1763
- LE GUEN J.C. (1971) . - Dynamique des populations de *Pseudolithus elongatus*. Cah. OR.S.T.O.M., sér. Oceanogr. Vol IX, n° 1, pp 3-84.
- FOX W.W. (1974). - An overview of production modeling. Working doc. I.C.C.A.T. Doc. Scient. Vol III - p 142-156.

Tab 1 - Caractéristiques fondamentales du stock 1.

$$NB = 8, M = .7$$

$$\alpha = 1.47, \beta = 0.006$$

Age	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Poids à l'âge i	1	2.7	10.5	30	50	76	99	100	100
Fécondité relative à l'âge i.	0	0	57	666	1	79	61	-	
Fécondité absolue à l'âge i.	0	0	6	20	50	60	60	60	
Capturabilité pendant la lère année.	.1	.1	.1	.1	.1	.1	.1		

Tab2 - Caractéristiques fondamentales du stock 2

$$NB = 3, M = 1.0$$

$$\alpha = .45, \beta = .006$$

Age	1	2	3	4
Poids à l'âge i	5	40	80	120
Fécondité relative à l'âge i.	0	0.6	0.5	
Fécondité absolue à l'âge i	0	24	40	
Captureabilité pendant la 1 è année.	.1	.1	.1	

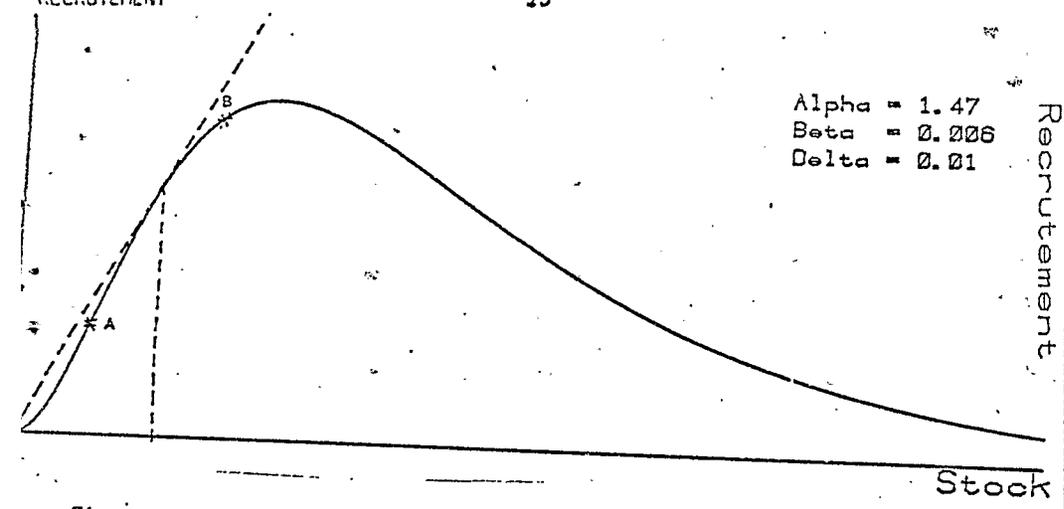


Figure 1 - Loi de Ricker avec inflexion.

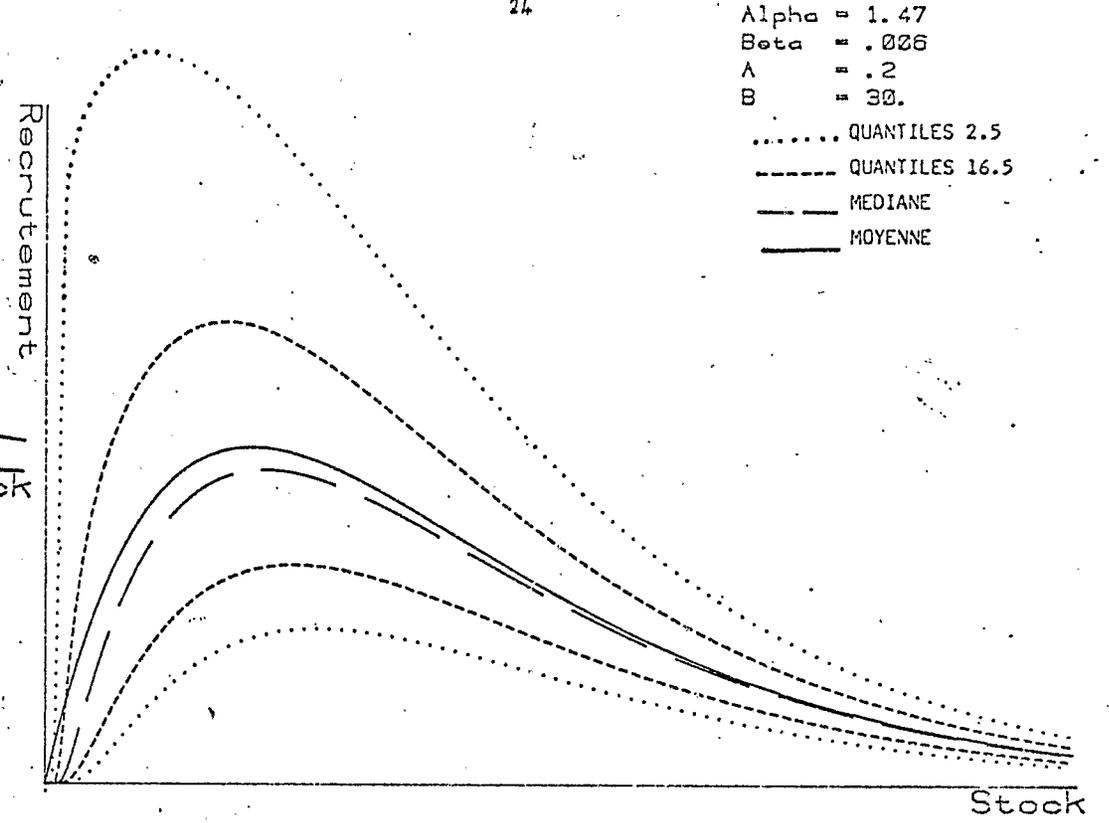


Figure 3 - Loi stock recrutement de Ricker. Moyenne, médiane, et quantiles de la distribution des points.

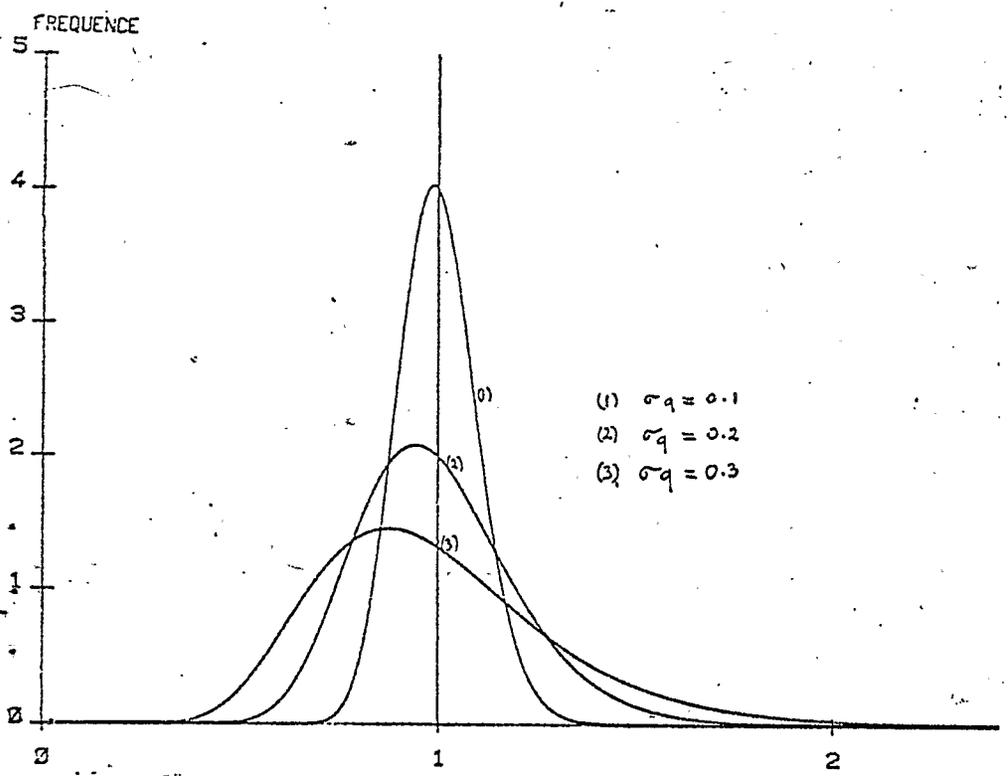


Figure 2 - Distribution des facteurs -q- (loi Log normale)

LOI DE RICKER CLASSIQUE. 3 classes d'age.

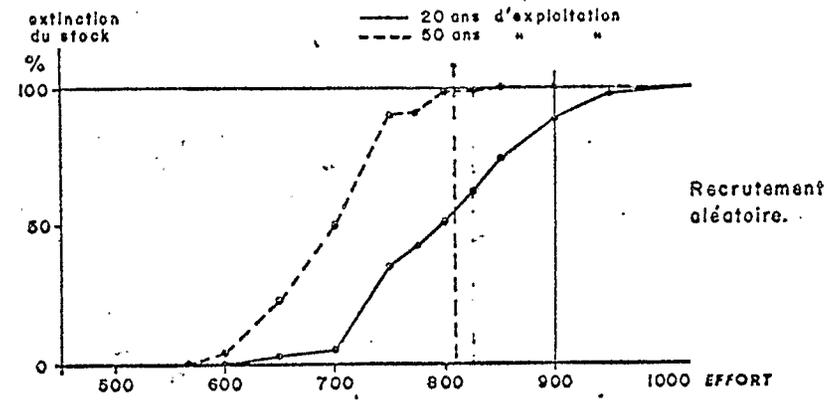


Figure 4 - Fréquence d'extinctions du stock l avec un recrutement aléatoire. (loi de Ricker classique)

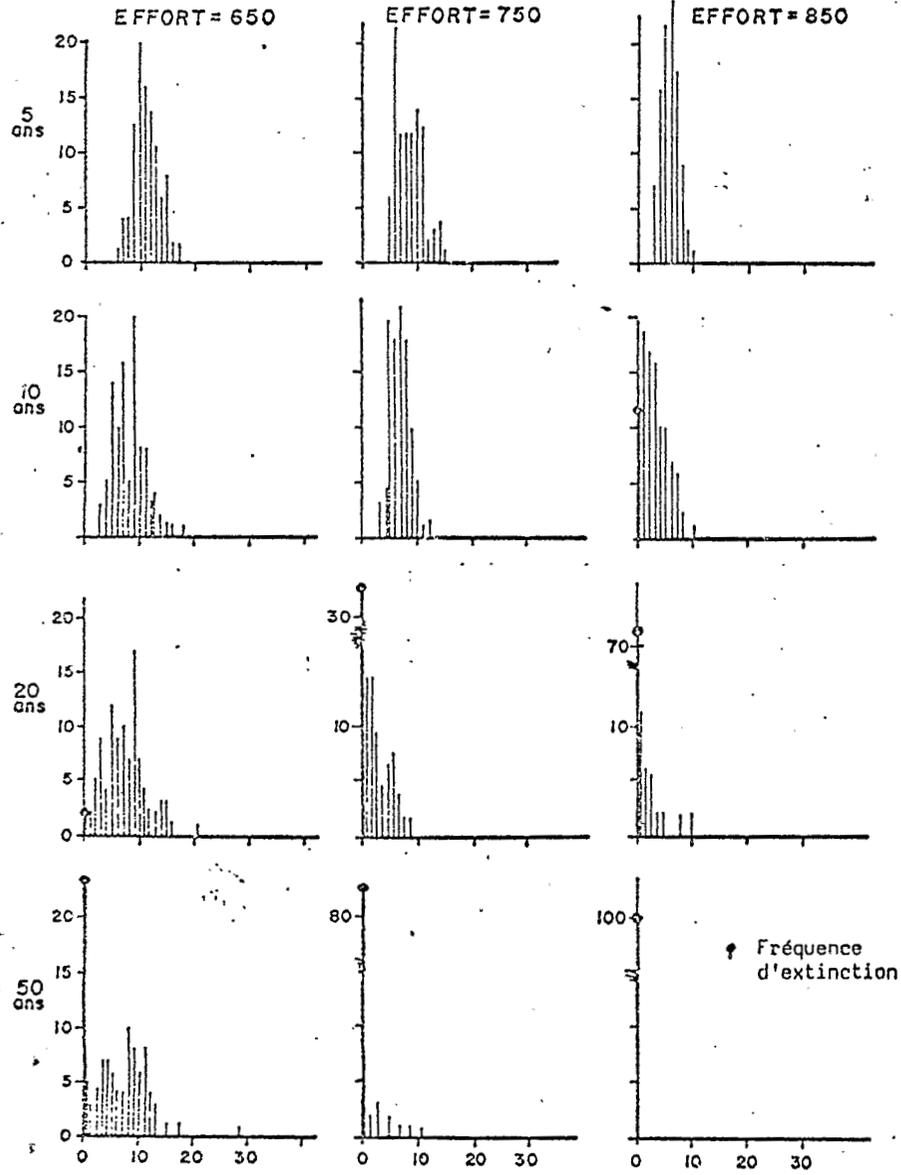
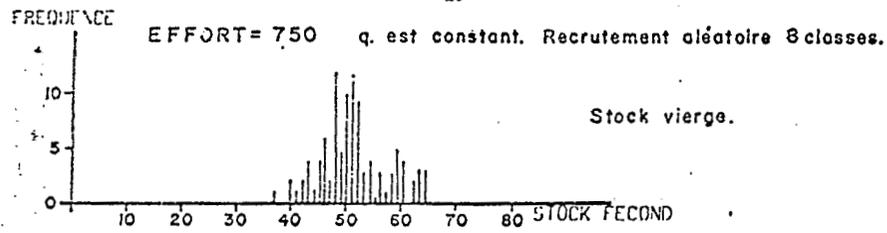


Fig. 5 - Histogrammes des biomasses fécondes des 100 stocks de type 1 après 5, 10, 20, 50 ans d'efforts de pêche égal à 650, 750, 850.

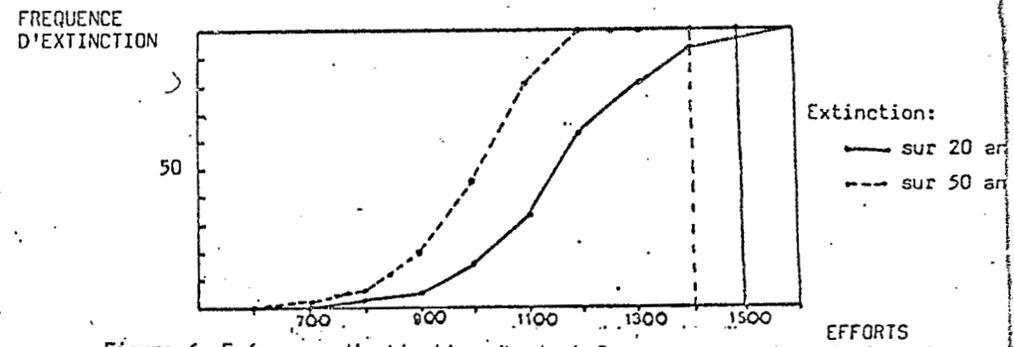


Figure 6 - Fréquence d'extinction du stock 2 avec un recrutement aléatoire. (Loi de Ricker classique)

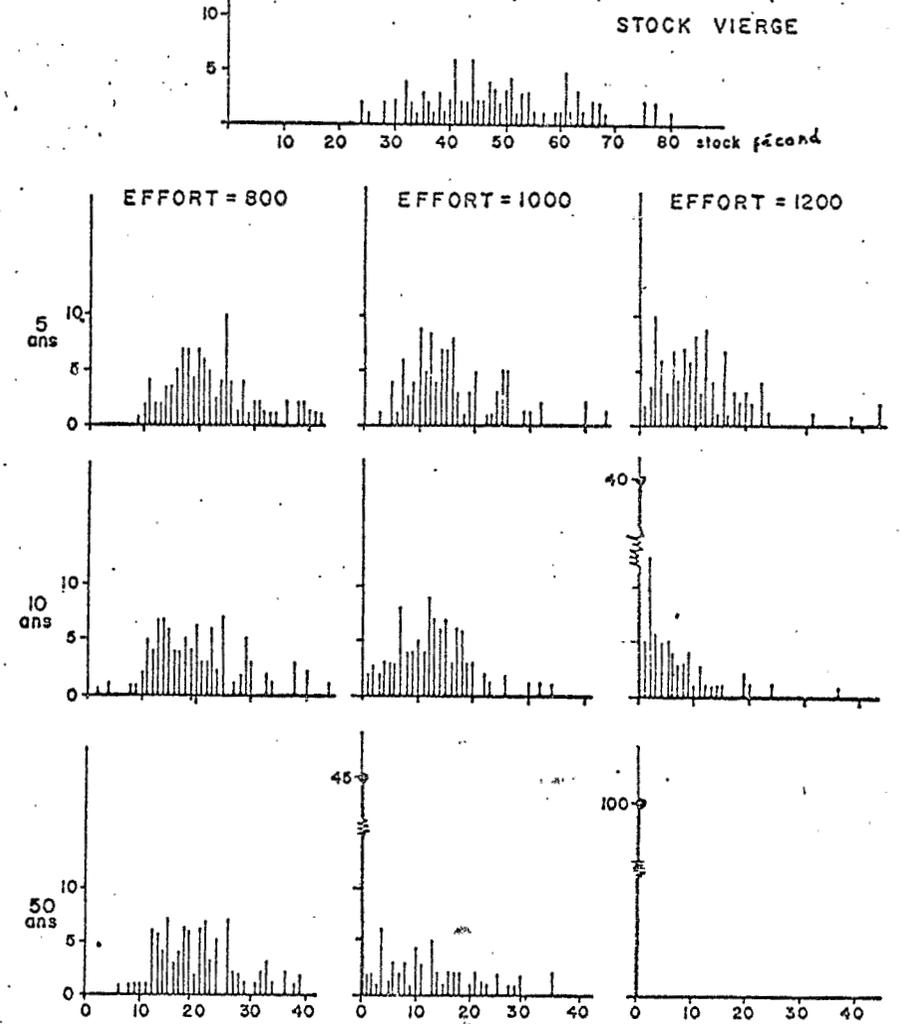


Figure 7 - Histogrammes des biomasses fécondes de 100 stocks après 5, 10 et 50 ans d'exploitation (effort = 800, 1000, 1200): Stock de type 2.

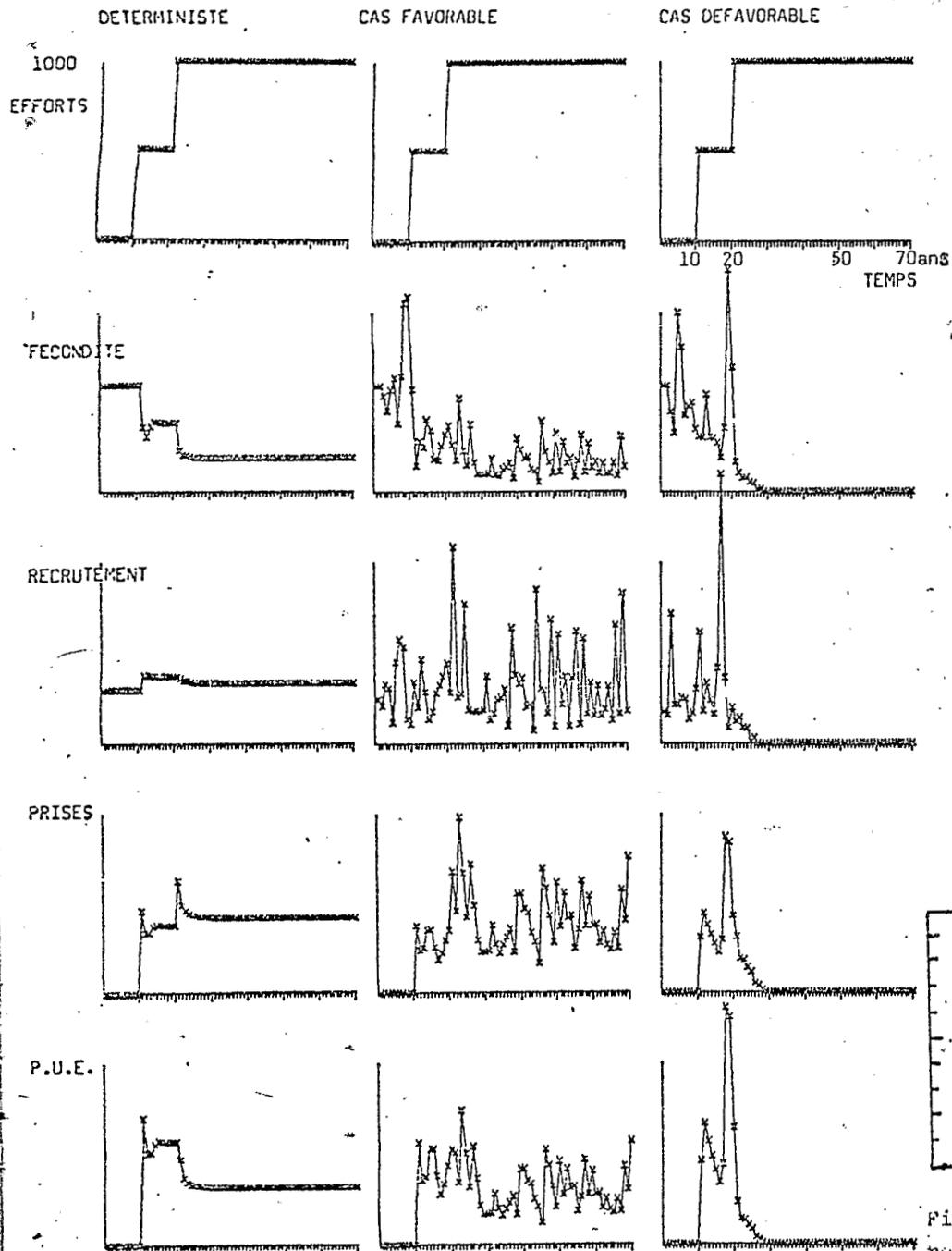


Figure 8 - Exemples de l'évolution temporelle des paramètres effort de pêche, fécondité du stock, recrutement, prise et pue pour un stock de type 2.

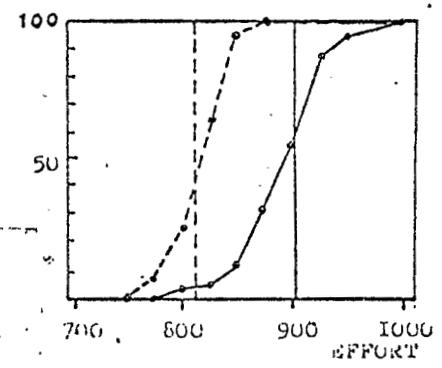


Figure 9 - Stock 1 Ricker classique capturabilité aléatoire.

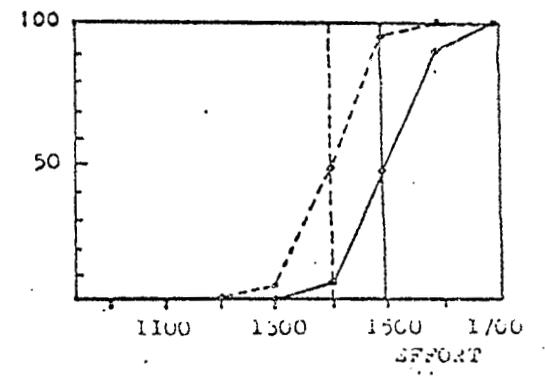


Figure 10 - Stock 2 Ricker classique capturabilité aléatoire.

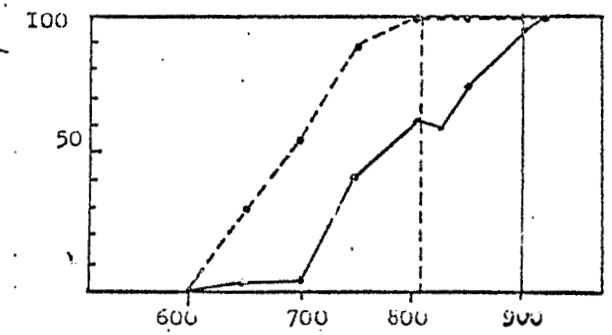


Figure 11 - Stock 1, Ricker classique, recrutement et recrutement aléatoires.

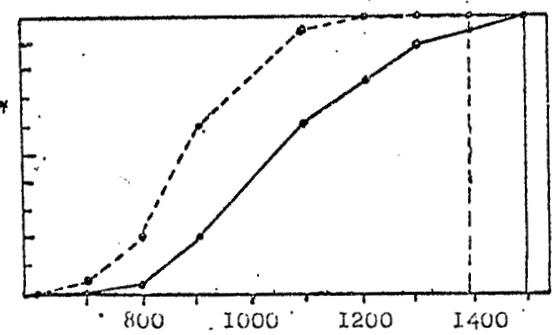


Figure 12 - Stock 2, Ricker classique, recrutement et capturabilité aléatoires

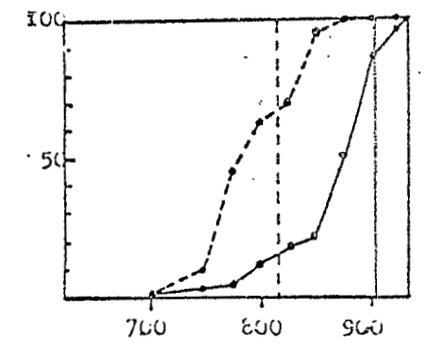


Figure 13 - Stock 1, Ricker avec inflexion, capturabilité et recrutement aléatoires.

Figures 9 à 13: Fréquences d'extinctions des stocks en fonction de l'effort de pêche.

sur 20 ans ———
sur 50 ans - - - -