

Un modèle empirique du recrutement pour le stock de coquilles Saint-Jacques, *Pecten maximus* (L.) en baie de Saint-Brieuc (Manche, France)

Spyros Fifas, Jean-Claude Dao
et Jean Boucher

IFREMER, Laboratoire Pêche, B.P. n° 70, 29280 Plouzané, France.

Reçu le 6 juin 1989, accepté le 28 novembre 1989.

An empirical model of recruitment for scallop the stock, Pecten maximus (L.) in Saint-Brieuc Bay (English Channel, France).

Fifas S., J.-C. Dao, J. Boucher. *Aquat. Living Resour.*, 1990, 3, 13-28.

Abstract

This paper proposes an empirical model for the recruitment of the scallop stock, *Pecten maximus* (L.), in Saint-Brieuc Bay (English Channel, France). This stock shows important fluctuations in recruitment. The use of traditional models for fish population dynamics based upon an equilibrium state were inadequate. This model includes three independent variables: spawning biomass, effects of fishing effort on the unexploited year classes, and temperature. Correlations between these expressions of independent parameters and recruitment are systematically analysed. The choice of the final model relies on minimization of the total variance unexplained portion. Introduction of fishing pattern into the model is realized by testing fishing effort effects upon two seasons of the unexploited cohort life (0 and 1-age groups). This procedure shows a more significant effect of fishing effort upon the 0-age group. The expressions of temperature are first tested on the seasonal anomalies defined by differences between monthly or bi-weekly temperature periods and the mean value for the same period. Seasonal anomalies do not give a significant explanation of recruitment, and other temperature expressions are defined. They are called thermal residues and are defined as seasonal anomalies weighted by anomalies of the corresponding year. Thermal residues are used as algebraic or absolute values for monthly and bi-weekly periods. Absolute values of residues for bi-weekly periods give results that fit best. Only bi-weekly periods with a significant contribution to the recruitment explanation are retained. Detection of these critical values is carried out using Fisher-Snedecor test.

This procedure leads to a multiplicative combination of the spawning biomass, the 0-age group mortality due to fishing effort and exponential functions of absolute values for the thermal residues. Two critical periods are detected by the statistical operation: the first fortnight of March and the second of July. Correspondence between the two critical periods and stages of the reproduction cycle (start of sexual maturation, first spawning and larval development) is discussed. Analysis of absolute values shows scallops are adapted to mean thermal conditions. Temperature appears to be a regulating factor of sexual maturation and spawning. The exponential multiplicative functions for the spawning biomass translates the interannual fluctuations of the population fecundity.

Keywords : Recruitment, empirical model, *Pecten maximus*, temperature, spawning biomass, fishing effort.

Résumé

Cet article propose un modèle empirique du recrutement du stock de coquilles Saint-Jacques, *Pecten maximus* (L.) en baie de Saint-Brieuc (Manche, France). Ce stock présente de fortes fluctuations du recrutement qui rendent inadéquates l'utilisation des modèles traditionnels de la dynamique des

populations exploitées faisant appel à un état d'équilibre. Le modèle intègre trois variables : la biomasse féconde, les effets de l'effort de pêche sur les classes d'âge non exploitées et la variable « température ». Les corrélations entre les différentes expressions des paramètres et le recrutement sont systématiquement analysées. Le choix du modèle final repose sur la minimisation de la part inexpliquée de la variance totale. L'impact de l'effort de pêche sur les fluctuations du recrutement est testé sur deux saisons de pêche avant la mise en exploitation d'une cohorte (groupes d'âge 0 et 1), afin d'intégrer le régime d'exploitation dans le modèle final. Cette procédure révèle un effet plus significatif de l'effort de pêche exercé sur le groupe d'âge 0 de la cohorte.

Pour la température, les expressions initialement retenues sont les anomalies saisonnières, définies comme les écarts de température, par période mensuelle ou bimensuelle, par rapport à la température moyenne de la même période.

Les anomalies saisonnières n'ont pas conduit à une explication significative du recrutement; d'autres expressions de la température ont été recherchées. Elles sont définies comme des anomalies saisonnières pondérées par l'anomalie de l'année correspondante et sont appelées résidus thermiques. Les résidus thermiques sont utilisés sur des périodes mensuelles et bimensuelles en valeur algébrique et en valeur absolue. Les valeurs absolues des résidus thermiques par période bimensuelle fournissent les meilleurs résultats lors des ajustements. Seules les périodes contribuant significativement à l'explication du recrutement sont retenues. La détection de ces périodes critiques est faite par un test de Fisher-Snedecor. Cette procédure conduit à une combinaison multiplicative de la biomasse féconde, de la mortalité provoquée sur le groupe d'âge 0 par l'effort de pêche et des fonctions exponentielles de résidus thermiques en valeur absolue. Deux périodes critiques sont identifiées, la première quinzaine de mars et la seconde de juillet. La correspondance entre les deux périodes critiques d'anomalie thermique et des étapes du cycle de reproduction de l'animal (le début de la maturation sexuelle, la première ponte et le développement larvaire) est discutée. Le fait que les valeurs absolues semblent plus adéquates indique une adaptation de l'animal aux conditions thermiques moyennes du milieu. La température intervient donc comme un facteur régulant la dynamique de maturation sexuelle et de ponte. Sa rétention sous forme exponentielle multipliant la biomasse féconde traduit les fluctuations inter-annuelles de la fécondité réelle de la population.

Mots-clés : Recrutement, modèle empirique, *Pecten maximus*, température, biomasse féconde, effort de pêche.

INTRODUCTION

Les modèles analytiques traditionnels, appliqués en dynamique des populations exploitées, évaluent les prises annuelles, l'abondance du stock et la biomasse féconde, pendant la phase exploitée, comme simple fonction du régime d'exploitation (Troade, 1985); de ce point de vue, une prédiction des prises annuelles futures nécessite de négliger les variations du recrutement et d'introduire la notion de rendement par recrue (Y/R) (Beveton et Holt, 1957).

L'état d'équilibre indispensable pour la validité de cette hypothèse de base est, le plus souvent, loin d'être réaliste : en particulier, Dickie (1955) a signalé il y a longtemps les très fortes fluctuations du recrutement chez les Pectinidés.

Le recours à la notion de relation « stock-recrutement » (S/R) (Ricker, 1954; Beverton et Holt, 1957; Shepherd, 1982) a partiellement résolu le problème. Une nouvelle famille de modèles de gestion, appelés « autorégénérants », a été créée pour reconstituer et décrire la totalité du cycle vital (Laurec et Le Guen, 1981); dans ce type de modèle, une formulation empirique de la relation entre le stock des géniteurs et le recrutement est introduite sans faire intervenir l'influence des facteurs externes.

Pour surmonter la difficulté, due à l'incertitude concernant les paramètres externes deux voies sont, en général, empruntées. Selon la première, une intégration d'une composante aléatoire aux relations classiques S/R, est souvent proposée : cette composante aléatoire suit une loi de probabilité bien définie et des distributions log-normales (Laurec *et al.*, 1980) ou β (Bard, 1981) sont notamment retenues.

Dans la seconde approche, des relations entre l'évolution des paramètres externes (écologiques) et les fluctuations du recrutement sont souvent proposées. Dickie (1955) a établi une telle relation fondée sur les anomalies thermiques au cours de la période de ponte et de développement larvaire planctonique pour *Placopecten magellanicus* (L.). Ménesguen (1985), Ménesguen et Drévès (1987) ont aussi établi des relations de cette nature pour trois espèces de bivalves (*Tapes rhomboïdes*, *Spisula ovalis*, *Glycymeris glycymeris*) des côtes françaises du golfe normand-breton. Dans l'approche de ces auteurs la décomposition de l'année calendaire en périodes mensuelles a mis en évidence l'existence de périodes critiques vis-à-vis de l'impact de la température : ces périodes correspondent au mois de la ponte de chacune de ces populations.

Cette étude porte sur la population de coquilles Saint-Jacques *Pecten maximus* (L.) en baie de Saint-Brieuc (Manche France, fig. 1). Les travaux bibliographiques montrent que cette population constitue un stock pratiquement isolé. D'une part, les animaux qui la constituent présentent une particularité biologique qui les singularise par rapport aux autres gisements français de la même espèce : ils gagnent, en fait, leur maturité sexuelle uniquement en période estivale (Huelvan, 1985). D'autre part, le régime hydrodynamique dominant dans le secteur analysé par Thouzeau et Lehay (1988), limite les pertes larvaires vers l'extérieur de la baie : celles-ci peuvent être considérées comme négligeables.

Dans le cas du stock étudié, les hypothèses définies préalablement à un programme d'analyse du déterminisme du recrutement mettent l'accent sur la régulation de la maturation sexuelle et de la ponte par le gradient du réchauffement thermique et par la température absolue (Boucher *et al.*, 1985; Boucher, 1985). Une coïncidence est soulignée entre les anomalies du réchauffement thermique saisonnier et les fluctuations du recrutement de la population.

Le modèle empirique du recrutement proposé, inclut, à la fois, les paramètres concernant le stock exploité de coquilles Saint-Jacques en baie de Saint-Brieuc (recrutement, biomasse féconde); son régime d'exploitation (effort de pêche) et un paramètre écologique, la température.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Présentation du modèle

Trois types de variables sont introduites dans le modèle. La première se réfère à l'état du stock parental (biomasse féconde); la deuxième intègre l'impact du régime d'exploitation (effort de pêche) depuis la naissance d'une cohorte, jusqu'à son exploitation; la troisième correspond à la variable « température ».

Le principe de la démarche suivie est le suivant : les corrélations entre différentes expressions des paramètres explicatifs et le recrutement sont systématiquement analysées. Cette procédure a conduit à diversifier les types d'expressions utilisées pour minimiser la part inexplicée de la variance totale. Elle a abouti à un modèle multiplicatif combinant la biomasse féconde, la mortalité exercée par l'effort de pêche et des fonctions exponentielles de différentes expressions de la température en déterminant les périodes critiques selon le principe de Ménesguen et Drévès (1987).

Le modèle se présente sous la forme générale :

$$R = u \cdot \Phi_1(BF) \cdot \Phi_2(Z) \cdot \Phi_3(T^0) \quad (1)$$

R : recrutement; u : résidu inexplicé multiplicatif; Φ_1 , Φ_2 et Φ_3 sont des fonctions liées respectivement

à la biomasse féconde de (BF), à la mortalité (Z) et à la température (T^0).

Paramètres et données concernant le stock et son exploitation

Le laboratoire « Pêche » du Centre IFREMER de Brest dispose d'estimations de la structure démographique des captures commerciales de coquilles Saint-Jacques, en baie de Saint-Brieuc, pour les années 1974 à 1988. Les échantillonnages ont été réalisés par l'Institut scientifique et technique des Pêches maritimes, puis par le laboratoire « Pêche » du Centre IFREMER de Brest et le Comité d'expansion économique des Côtes-du-Nord. Les paramètres concernant le stock (abondances, recrutement, mortalités) ont été calculés suivant une méthode d'analyse des cohortes. Cette méthode est développée en tenant compte du profil spécifique d'exploitation de ce stock.

Les données relatives à l'effort de pêche sont de deux sources différentes; avant 1978, en l'absence de vente en criée, les données sont enregistrées par les Affaires maritimes des Côtes-du-Nord; à partir de 1978, elles sont délivrées par les criées (Chambre de Commerce et d'Industrie des Côtes-du-Nord).

Le recrutement

La détermination de l'âge de la coquille Saint-Jacques est une opération aisée en raison de la présence sur la partie extérieure de la coquille des anneaux concentriques liés au ralentissement hivernal de la croissance. L'âge de première capture de la coquille Saint-Jacques en baie de Saint-Brieuc, ainsi défini, est approximativement égal à 2,5 ans, et sera considéré, ici, comme âge du recrutement. Par simplification, tous les individus issus de la période estivale de ponte (juin à septembre) sont supposés nés au même moment : la naissance étant ainsi fixée au mois de juillet, l'âge du recrutement correspondra au groupe d'âge 2 (troisième 1^{er} novembre de la vie de l'espèce : ouverture de la saison de pêche).

Les estimations du recrutement des cohortes nées entre 1974 et 1983 sont obtenues par une méthode d'analyse des cohortes. Par contre, les estimations du recrutement des cohortes 1984 à 1986 sont les résultats de trois campagnes d'évaluation directe de juin 1986 à juin 1988, réalisées à bord des navires océanographiques de l'IFREMER *Gwen Drez* et *Thalia*. Ces dernières estimations donnent l'abondance des animaux d'une cohorte à l'âge de 2 ans; pour estimer les abondances à l'âge de 2,5 ans, un modèle exponentiel d'évolution des effectifs a été utilisé comme suit :

$$R = N_2 \cdot \exp(-Z \cdot Dt) \quad (2)$$

où R : recrutement (abondance d'une cohorte à l'âge de 2,5 ans); N_2 : abondance évaluée à l'âge de 2 ans; Z : coefficient instantané de mortalité totale; Dt : intervalle de temps entre la campagne d'observation

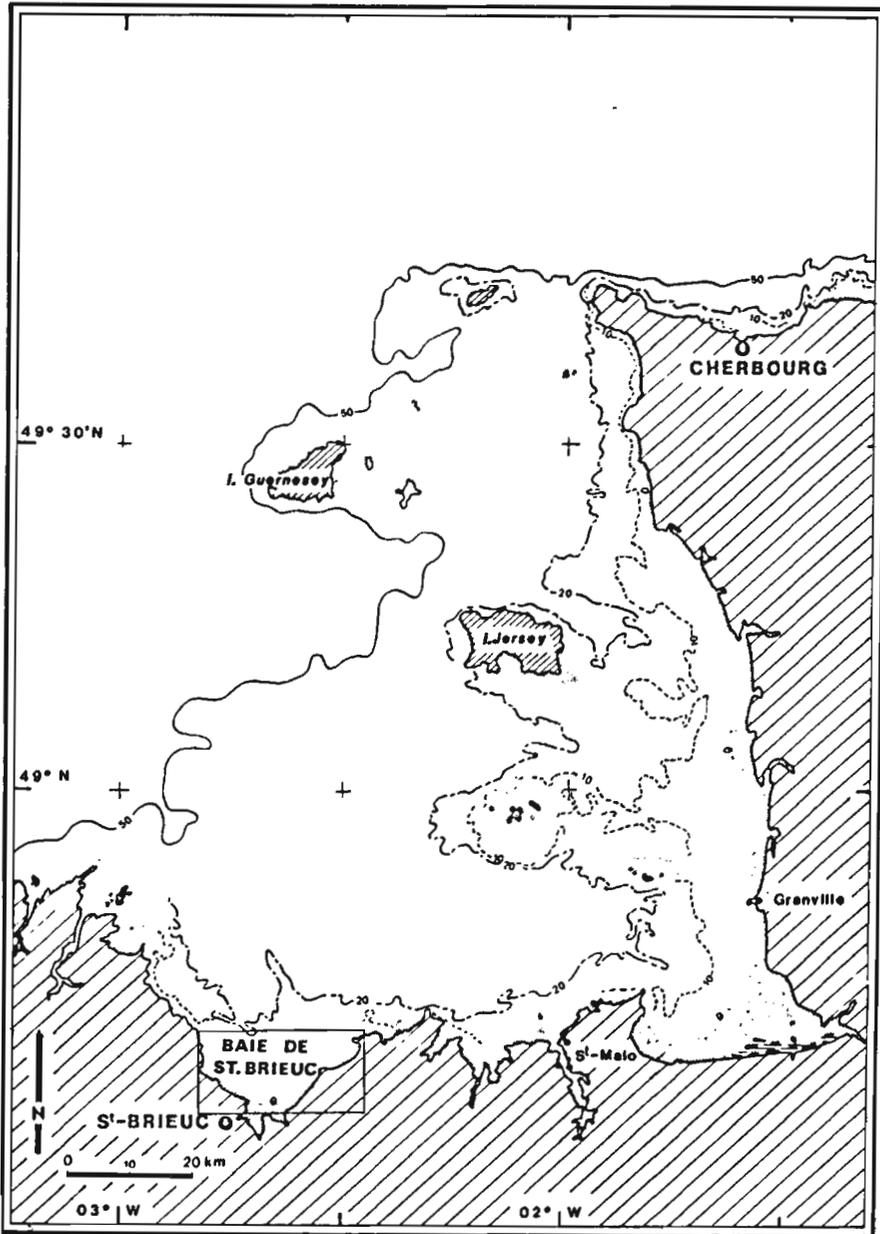


Figure 1. — Présentation du secteur étudié.
 Map of the studied area.

de juin et l'ouverture de la saison de pêche (cet intervalle est considéré ici approximativement égal à 6 mois).

En l'absence d'exploitation légale entre les mois de juin et novembre, la valeur de Z est considérée égale au coefficient instantané de mortalité naturelle (M). La valeur de M considérée ici est celle utilisée lors de l'analyse des cohortes ($M=0,15$). Les estimations du recrutement sont présentées dans le *tableau 1*; elles sont exprimées en millions d'individus.

Le stock des géniteurs et la biomasse féconde

La coquille Saint-Jacques est une espèce hermaphrodite se reproduisant en période estivale (Lucas, 1965); à Saint-Brieuc, elle atteint sa première maturité à l'âge de 2 ans (Dao, 1985).

D'après Laurec et Le Guen (1981), la notion de la « biomasse féconde » (ou « fécondité potentielle théorique ») est définie par l'intégrale du poids total

des femelles pendant la période de ponte, soit :

$$Bf_i = \int_{t_1}^{t_2} O_i \cdot SR_i \cdot N_i \cdot W_i \cdot dt \quad (3)$$

pour le groupe d'âge i , et une période de ponte entre t_1 , t_2 . O_i : pondérateur de fécondité indiquant l'état de maturité du groupe d'âge i ($0 \leq O_i \leq 1$); SR_i : sex-ratio pour le groupe d'âge i ; N_i : effectif du groupe d'âge i à l'instant t_1 (début de la période de la ponte); W_i : poids moyen individuel pour le groupe d'âge i .

Chez la coquille Saint-Jacques le sex-ratio, $SR_i = 1$ puisque l'animal est hermaphrodite. Le pondérateur de fécondité, O_i , est considéré égal à 0 avant l'âge de première maturité sexuelle, 1 au-delà. La période entre t_1 et t_2 englobe les phénomènes essentiels du processus de la reproduction (maturation, ponte); par convention, $t_2 - t_1 = 6$ mois, centrés au 1^{er} juillet. L'équation (3) devient donc :

$$Bf_i = \int_0^{0.5} N_i W_i dt \quad (4)$$

soit, pour l'ensemble de la population :

$$Bf = \sum_{i=2}^6 Bf_i \quad (5)$$

avec $i=2$, âge de première maturité, $i=6$ correspondant au groupe final de l'analyse des cohortes.

En considérant une croissance pondérale isométrique présentée par la relation

$$W(t) = W_\infty \cdot [1 - \exp(-k \cdot (t - t_0))]^3$$

ainsi qu'un modèle exponentiel pour décrire l'évolution des effectifs, l'équation (5) se transforme à :

$$Bf = W_\infty \sum_{i=2}^6 N_i \sum_{n=0}^3 \Omega_n \exp(-nk(t_i - t_0)) \times \left[\left(1 - \exp\left(-\frac{1}{2}(Z_i + nk)\right) \right) / (Z_i + nk) \right] \quad (6)$$

Cette équation dérive du modèle de Beverton et Holt (1957), avec :

$$\Omega_0 = 1, \quad \Omega_1 = -3, \quad \Omega_2 = 3 \quad \text{et} \quad \Omega_3 = -1,$$

W_∞ , k et t_0 : paramètres de croissance pondérale du modèle de Von Bertalanffy; t_i : âge des animaux du groupe i ; Z_i : coefficient instantané de mortalité totale estivale (le calcul intègre les captures frauduleuses pendant l'interdiction de la pêche évaluées par l'analyse des cohortes).

Les paramètres de croissance pondérale isométrique introduits dans l'équation (6) sont obtenus par ajustement des données recueillies par Véron (1979).

La valeur fournie par la formule (6) est une estimation non pondérée de la biomasse du stock mature (tableau 1). Il aurait été possible de proposer une estimation pondérée par l'utilisation d'un indice relatif de fécondité individuelle par groupe d'âge; celui-ci serait fonction de la production individuelle par groupe d'âge en œufs viables. Il pourrait être calculé à l'aide d'une relation allométrique entre la hauteur de la coquille Saint-Jacques et le nombre d'œufs prêts à être émis (Paulet et Fifas, 1988). Cette option (donnant une estimation de la « fécondité potentielle théorique » de la population et non plus de la « biomasse mature » ou « biomasse féconde »; Le Guen, comm. pers.) n'a pas été retenue, notre étude porte sur une période de 13 ans alors que celui de Paulet et Fifas (1988) est réalisée sur des données de 2 années uniquement; les extrapolations ne sont donc pas autorisées. De plus, pour convertir la fécondité individuelle selon la taille à une fonction de l'âge, il serait nécessaire d'utiliser une clé taille-âge. Les fonctions existantes permettant de prédire la taille connaissant l'âge n'autorisent pas la procédure inverse (Antoine, 1979).

La biomasse féconde du stock parental au cours des étés 1974 à 1986 est exprimée en milliers de tonnes (tableau 1).

Tableau 1. — Biomasse féconde calculée et recrutement (obtenu par analyse de cohortes jusqu'en 1983 et recrutement observé de 1984 à 1986) du stock de coquilles Saint-Jacques en baie de Saint-Brieuc (ex. 1974: 7914 t; 27945000).

Spawning (Fecund) biomass and recruitment (by cohort analysis until 1983 and recruitment observed between 1984 and 1986) of the scallop stock in Saint-Brieuc Bay (e.g. 1974: 7914 t; 27945000).

Année	Biomasse féconde du stock parental (10 ³ t)	Recrutement (10 ⁶ individus)
1974	7,914	27,945
1975	15,189	39,974
1976	11,527	96,918
1977	8,380	15,043
1978	9,573	43,270
1979	6,456	34,450
1980	5,705	41,730
1981	5,406	42,021
1982	5,457	51,691
1983	5,360	46,209
1984	5,976	44,233
1985	6,189	74,147
1986	5,570	11,320

L'effort de pêche

L'effort de pêche pour les saisons de 1974-75 à 1987-88 exprimé en milliers d'heures de pêche est présenté dans le tableau 2.

Tableau 2. — Effort de pêche (en heures) développé en baie de Saint-Brieuc de 1974 à 1988.

Fishing effort (in hours) developed in Saint-Brieuc Bay between 1974 and 1988.

Saison de pêche	Effort de pêche (10 ³ h)
1974-1975	50,400
1975-1976	25,600
1976-1977	32,731
1977-1978	45,600
1978-1979	32,996
1979-1980	20,770
1980-1981	22,425
1981-1982	25,504
1982-1983	20,846
1983-1984	20,694
1984-1985	21,943
1985-1986	21,269
1986-1987	19,000
1987-1988	8,500

La température

Il n'existe pas de série chronologique suffisamment longue de relevés systématiques de la température de l'eau de mer dans le secteur étudié. Ce problème a été résolu en faisant appel aux travaux d'Agoumi (1982) qui a proposé une modélisation du régime thermique de la Manche permettant de disposer des estimations de température en tout point de cette zone. Les données utilisés pour le secteur de la baie de Saint-Brieuc de 1962 à 1986 ont été calculées et fournies par l'Électricité de France.

Expressions de la variable température

Une première expression de la température est fondée sur l'idée de Ménesguen (1985) et de Ménesguen et Drévès (1987) de calculer des écarts de température par période mensuelle ou bimensuelle par rapport à la température moyenne de la même période sur 25 ans. Ces estimateurs, par période j de l'année i , illustrant les « anomalies saisonnières », notés ici s_{ij} , sont donnés par la formule suivante :

$$s_{ij} = \frac{1}{n_j} \sum_{k=1}^{n_j} T_{ijk} - \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N \frac{1}{n_j} \sum_{k=1}^{n_j} T_{ijk} \quad (7)$$

n_j : nombre de jours de la période j ; T_{ijk} : température du jour k appartenant à la période j (année i); N : nombre total d'années considérées (25 ans).

Une expression, voisine de l'équation (7), peut également être calculée sur une période plus longue, à savoir sur tout l'intervalle englobant l'essentiel des phénomènes de la maturation, de la ponte et du développement larvaire. Si la durée de la période considérée est de N_c jours, l'anomalie thermique appelée « anomalie globale », désignée par a_i , serait égale

à :

$$a_i = \frac{1}{N_c} \sum_{k=1}^{N_c} T_{ik} - \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N \frac{1}{N_c} \sum_{k=1}^{N_c} T_{ik} \quad (8)$$

N_c : nombre de jours de l'intervalle englobant l'essentiel des phénomènes de la reproduction; T_{ik} : température du jour k faisant partie de l'intervalle (année i).

Cette anomalie thermique globale est donc l'écart entre la température moyenne d'une année i et la température moyenne générale des N années considérées, pour un intervalle qui comprend l'essentiel des phénomènes de la reproduction. Cet intervalle s'étend ici du 1^{er} janvier au 31 août, période correspondant, *a priori*, à l'essentiel des phénomènes biologiques influençant la maturation, la ponte et le développement larvaire.

En pondérant les anomalies de chaque période par l'anomalie globale, une nouvelle expression est introduite. Elle peut être calculée par période distincte en faisant varier les bornes journalières de début et de fin d'intervalle du calcul suivant l'équation (7).

Cette expression appelée ici « résidu thermique » d'une période j de l'année i , notée u_{ij} , est égale à :

$$u_{ij} = s_{ij} - a_i \quad (9)$$

a_i : anomalie globale; s_{ij} : anomalie saisonnière.

De cette manière, une anomalie saisonnière négative lors d'une année froide n'aura pas la même signification que celle également négative, durant une année chaude.

L'utilisation du terme « résidu » ne signifie pas obligatoirement que les hypothèses usuelles (moyennes nulles, variances égales, distributions gaussiennes, absence d'autocorrélations) soient respectées. Parmi cet éventail d'hypothèses, seule l'existence des moyennes nulles et l'égalité des variances sont valables. La précision sur la loi de distribution ne fait pas toujours partie de l'ensemble des hypothèses de base. De plus, le cas d'une périodicité ne peut être exclu.

Les valeurs des résidus thermiques dépendent de la soustraction des deux types d'anomalie, par période et globale. Dans le cas où ces anomalies sont de même signe il y a une compensation conduisant à de faibles valeurs de résidus thermiques; par contre, si les deux écarts sont de signe différent, les résidus atteignent de fortes valeurs, positives ou négatives.

Construction du modèle

Le recrutement en fonction de la biomasse féconde et de l'effort de pêche

En partant d'une formulation générale, le recrutement peut, sous sa forme la plus simple, être exprimé

comme suit :

$$R = a_0 \cdot Bf \quad (10)$$

où a_0 est une constante.

En première approche, le recrutement est considéré comme une fonction linéaire de la biomasse du stock parental. En rappelant que le recrutement est défini comme l'abondance après 2,5 ans de vie d'une cohorte, il paraît utile d'intégrer dans l'équation (10) un paramètre décrivant la décroissance de l'effectif d'une cohorte avant son entrée en phase exploitable. Pour introduire la mortalité exercée sur la cohorte entre l'âge de 0 et de 2,5 ans, une fonction exponentielle est utilisée. Ainsi (10) devient :

$$R = a_0 \cdot Bf \cdot \exp(-2,5 Z) \quad (11)$$

Z : constante correspondant au coefficient instantané de mortalité totale entre l'âge de 0 et 2,5 ans.

$$Z = M + F$$

(M et F sont les coefficients instantanés de mortalité naturelle et par pêche).

Si la mortalité naturelle est supposée intervenir comme un « bruit blanc », sans affecter préférentiellement certaines cohortes, le terme $\exp(-2,5 M)$ pourra être incorporé dans la constante a_0 de la formule (11). Par contre, le coefficient F est supposé varier proportionnellement à l'effort de pêche :

$$F = q \cdot f \quad (12)$$

q : constante (appelée « capturabilité ») ; f : effort de pêche.

La combinaison de (11) et (12) donne :

$$R = a_0 \cdot Bf \cdot \exp(-q \cdot f) \quad (13)$$

Avant son entrée en phase exploitable, une cohorte subit à deux reprises l'influence de l'effort de pêche. Son incidence éventuelle dans les fluctuations du recrutement a été examinée au cours du premier hiver de la vie d'une cohorte (groupe d'âge 0; âge théorique de 0,5 ans) et au cours du second hiver (groupe d'âge 2; âge de 1,5 ans).

L'intégration des expressions de la température

Le rôle de l'effort de pêche étant étudié, il est possible d'intégrer dans l'équation (13) une composante liée à l'influence de la température :

$$R = a_0 \cdot Bf \cdot \exp(-q \cdot f) \cdot \Phi(T^0) \quad (14)$$

où $\Phi(T^0)$ est une fonction liée à l'influence de la température.

L'expression de température finalement retenue est celle des résidus thermiques définis précédemment (9). Soit j une période (mensuelle ou bimensuelle) dont le

résidu thermique contribue significativement à l'explication du recrutement. L'équation (14) devient :

$$R = a_0 \cdot Bf \cdot \exp(-q \cdot f) \cdot \Phi(U_j) \quad (15)$$

$\Phi(U_j)$: fonction utilisant l'expression « résidu thermique de la période j ».

Seules les périodes j du cycle saisonnier dont les résidus (u_{ij}) contribuent significativement à l'explication du recrutement sont prises en compte. La détermination des périodes critiques est effectuée sur des intervalles mensuels, puis bimensuels lorsque les résultats obtenus avec ces derniers se sont avérés plus significatifs au cours de différentes étapes de calcul. Les résidus thermiques ont été, tout d'abord, utilisés en valeur algébrique, puis en valeur absolue pour étudier si les corrélations entre ces expressions de la température et le recrutement montrent une isotropie unilatérale ou bilatérale.

Dans cette équation (15), le résidu thermique d'une période critique est introduit sous forme exponentielle.

● Si le résidu thermique de la période j, exprimé en valeur algébrique, contribue significativement à l'explication du recrutement :

$$R = a_0 \cdot Bf \cdot \exp(-q \cdot f) \cdot \exp(c_j \cdot U_j) \quad (16)$$

(b et c_j sont des coefficients de l'équation; a_0 : constante)
ou

● Si le résidu thermique est exprimé en valeur absolue :

$$R = a_0 \cdot Bf \cdot \exp(-q \cdot f) \cdot \exp(c_j \cdot |U_j|) \quad (17)$$

Méthode statistique pour la recherche des périodes critiques

La détermination des périodes critiques (significatives) est fondée sur l'idée de Ménesguen et de Ménesguen et Drévès (1987). Ces auteurs ont identifié les périodes critiques à introduire dans leur modèle à l'aide d'un test de Fisher-Snedecor après avoir procédé à une transformation semi-logarithmique.

Soit l'équation (16) raisonnant sur les résidus thermiques en valeur algébrique. En effectuant une transformation semi-logarithmique, cette équation devient :

$$\ln(R) = \ln(a_0) + \ln(Bf) - q \cdot f + c_j \cdot U_j \quad (18)$$

De façon équivalente si les résidus thermiques sont introduits en valeur absolue, l'équation (17) donne :

$$\ln(R) = \ln(a_0) + \ln(Bf) - q \cdot f + c_j \cdot |U_j| \quad (19)$$

Les formules (18) et (19) correspondent à des relations linéaires pouvant être ajustés par une régression multiple selon la méthode des moindres carrés.

Le critère de minimisation de la somme des carrés des écarts résiduels (SCE) des équations (18) et (19) est identique à celui de la minimisation de la quantité de la même nature

$$\sum_{i=1}^n [\ln(R_i/Bf_i) - \ln(a_0) + q \cdot f_i - c_j \cdot u_{ij}]^2 \quad (20)$$

ou

$$\sum_{i=1}^n [\ln(R_i/Bf_i) - \ln(a_0) + q \cdot f_i - c_j \cdot |u_{ij}|]^2 \quad (21)$$

n : nombre d'années; u_{ij} : résidu thermique de la période critique j (année i).

La variable expliquée d'origine $\ln(R)$ est donc transformée en $\ln(R/Bf)$.

Ainsi pour déterminer une période critique, il suffit de tester si la variable explicative U_j (ou $|U_j|$) d'une période j (mensuelle ou bimensuelle) contribue significativement à l'explication de la variable $\ln(R/Bf)$. Le test sur la contribution significative de cette période sera fait en utilisant le critère :

$$F_{\text{obs}} = \frac{\text{SCE (1)} - \text{SCE (2)}}{\text{ddl (1)} - \text{ddl (2)}} \bigg/ \frac{\text{SCE (2)}}{\text{ddl (2)}} \quad (22)$$

où :

SCE (1) est la somme des carrés des écarts résiduels avant l'introduction de la température dans le modèle [celle-ci est obtenue à partir de l'équation (13) après transformation semi-logarithmique];

SCE (2) : somme des carrés des écarts résiduels après introduction de la température dans le modèle [formules (20) et (21) issues des modèles (18) et (19)];

ddl (1) et ddl (2) : nombre de degrés de liberté respectifs. En règle générale, le nombre de degrés de liberté est égal à $n - p - 1$ avec n : nombre d'années prises en compte dans le modèle et p : nombre de variables explicatives introduites; donc, $\text{ddl (1)} = n - 2$ et $\text{ddl (2)} = n - 3$.

La valeur du test de Fisher-Snedecor indique si la variable supplémentaire introduite (expression thermique) améliore significativement la qualité de l'ajustement ou si son introduction n'est pas justifiée (Tomasone et al., 1983). La valeur F_{obs} est comparée à la valeur théorique de la distribution de Fisher-Snedecor $F(1 - \alpha; 1; n - 3)$; $1 - \alpha$ est le seuil de confiance fixé a priori; 1 et $n - 3$ sont les nombres de degrés de liberté du numérateur et dénominateur, respectivement.

La décision statistique sera prise comme suit :

- si $F_{\text{obs}} > F(1 - \alpha; 1; n - 3)$, la période j contribue significativement, au seuil de $(1 - \alpha)$. 100 %, à l'explication du recrutement et sera retenue dans le modèle final;

- si $F_{\text{obs}} \leq F(1 - \alpha; n - 3)$, la période j ne contribue pas significativement, au seuil de $(1 - \alpha)$. 100 %, à

l'explication du recrutement et ne sera pas prise en compte.

Le modèle final

Supposons qu'il existe k périodes avec des expressions de température contribuant significativement à l'explication du recrutement. Ces k périodes critiques sont introduites dans le modèle final qui, pour une année i , se présente sous la forme suivante :

$$R_i = a_0 \cdot Bf_i \cdot \exp(-q \cdot f_i) \cdot \exp\left(\sum_{j=1}^k c_j \cdot \Phi(T_{ij}^0)\right) \quad (23)$$

$\Phi(T_{ij}^0)$: expression de la température (année i , période j) retenue dans le modèle (celle-ci peut être soit l'anomalie saisonnière de l'équation (7) soit le résidu thermique de l'équation (9), introduit en valeur algébrique ou absolue); a_0 : constante; q , c_1 , $c_2, \dots, c_j, \dots, c_k$: coefficients du modèle.

Après transformation semi-logarithmique :

$$\ln(R_i) = \ln(a_0) + \ln(Bf_i) - q \cdot f_i + \sum_{j=1}^k c_j \cdot \Phi(T_{ij}^0) \quad (24)$$

Les coefficients de l'équation (24) sont estimés par la méthode des moindres carrés.

RÉSULTATS

Relations stock/recrutement (S/R) et l'effort de pêche

Les essais de mise en évidence d'une relation S/R, soit en recourant au modèle de Beverton et Holt (1957), soit à celui de Ricker (1954), ne conduisent à

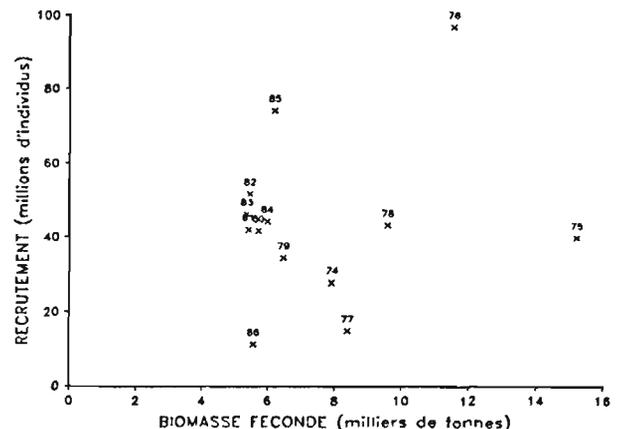


Figure 2. — Structure des couples de valeurs (Bf_i , R_i) correspondant aux années 1974 à 1986.

Arrangement of the value pairs (Bf_i , R_i), years 1974-1986.

aucun résultat significatif (fig. 2); le nombre limité d'années prises en compte et la complexité apparente

de la structure des couples (Bf_i , R_i) ne permettent pas une généralisation valable du résultat.

L'utilisation de l'effort de pêche comme variable explicative donne une relation significative décroissante lorsqu'il s'agit de l'effort développé sur le groupe d'âge 0; par contre, aucune tendance remarquable n'est révélée quand l'effort utilisé est celui exercé sur le groupe d'âge 1 (fig. 3 A et B).

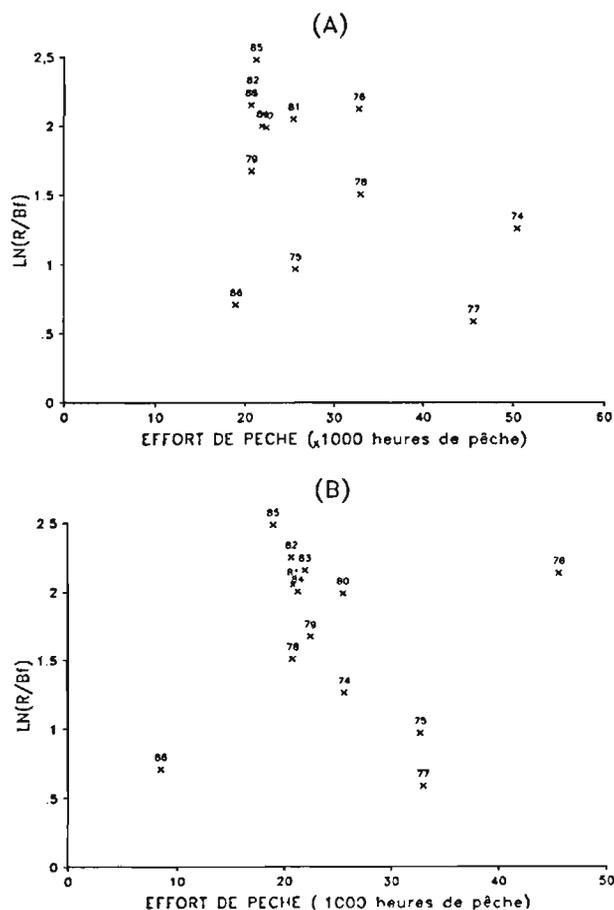


Figure 3. — Le rôle de l'effort de pêche à l'explication de la variable $\ln(R/Bf)$, R : recrutement, Bf : biomasse féconde; A : groupe d'âge 0 (somme des carrés des écarts, SCE=3,6121); B : groupe d'âge 1 (SCE=4,5847).

The role of the fishing effort in the explanation of the variable $\ln(R/Bf)$, R: recruitment, Bf: Fecund biomass; A: age group 0 (sum of the residual squares, SCE=3.6121); B: age group 1 (SCE=4.5847).

Introduction de la température

Détermination des périodes critiques

Dans l'ensemble des tests, le choix de la quinzaine comme unité de temps dans la recherche des périodes critiques amène aux meilleurs ajustements comparés à la semaine ou au mois. Pour les tests statistiques présentés ci-après, le seuil de confiance $1 - \alpha$ est fixé à 0,95.

Dans un premier temps, la température a été introduite dans le modèle en utilisant l'approche de Ménesguen et de Ménesguen et Drévès. Les résultats (tableau 3; fig. 4) mettent en évidence l'existence de certains pics significatifs à partir du mois d'avril; dans certains cas, il y a une explication de 45 à 50 % de la variance totale (valeurs du coefficient de détermination, r_j^2). La présence de plusieurs périodes à contribution significative ne permet pas de lier étroitement les fluctuations du recrutement à celles de la température pendant la période de la ponte. Toutefois, il est intéressant de souligner que les pics significatifs, s'étalant d'avril en juillet, couvrent l'ensemble de la période englobant les phénomènes essentiels de la maturation sexuelle et de la ponte. Les coefficients associés aux anomalies saisonnières (c_j) sont, dans leur quasi-totalité, positifs, cela signifie que de fortes valeurs de température favorisent l'abondance du recrutement sur l'ensemble de la période prise en compte (janvier à août).

En utilisant le même test statistique, l'opération a été répétée sur les résidus thermiques exprimés en valeur algébrique. Les résultats obtenus (tableau 4 A; fig. 5) ne révèlent pas, dans leur ensemble, une tendance significative notable. Les coefficients du modèle associés aux valeurs algébriques des résidus thermiques sont négatifs en hiver, puis positifs en été.

La dernière étape de l'opération consiste à introduire les résidus thermiques en valeur absolue lorsque, dans certains cas, une isotropie bilatérale est démontrée en comparant les fluctuations de ces expressions de la température à celles de la variable $\ln(R/Bf)$ (fig. 6 A et B). Les résultats (tableau 4 B, fig. 7) montrent l'existence d'une période critique en début mars avec un coefficient c_j négatif (explication de 85 % de la variance totale); un second pic d'un niveau inférieur de significativité apparaît dans la deuxième quinzaine de juillet.

En résumé, au cours des étapes successives du calcul, ce sont surtout les valeurs absolues des résidus thermiques qui se sont avérées significatives; cette constatation est notamment mise en évidence dans le cas de la première quinzaine de mars.

En tenant compte de cette conclusion, le modèle se présente sous la forme suivante :

$$R_i = 17,986 Bf_i \times \exp(-0,023 f_i) \cdot \exp(-2,078 |u_{i,1}|) \quad (25)$$

f_i : effort de pêche de l'année i .

Étape finale pour la construction du modèle

A la suite de la détermination de la période hautement significative du début mars, des combinaisons de celle-ci avec les autres périodes (15) sont réalisées dans le but d'une intégration dans le modèle final. Une contribution significative d'une seconde période quelconque est testée en utilisant comme critère la somme des carrés des écarts résiduels avant et après

Tableau 3. – Contribution des anomalies saisonnières à l'explication de la variabilité du recrutement (* : résultat significatif); r_j : coefficient de corrélation; r_j^2 : coefficient de détermination; c_j : coefficient du modèle; SCE : somme des carrés des écarts résiduels; F_{obs} : valeur critique du test de Fisher-Snedecor.

Contribution of seasonal anomalies to the explanation of recruitment variability (: significant result); r_j correlation coefficient; r_j^2 determination coefficient; c_j coefficient of the model; SCE: sum of the residual squares; F_{obs} : critical value of the Fisher-Snedecor test.*

Période j (quinzaine)	r_j	r_j^2	c_j	SCE	F_{obs}
Début janvier	0,503	0,253	0,375	3,424	0,550
Fin janvier	0,461	0,212	-0,001	3,612	0,000
Début février	0,529	0,280	0,393	3,304	0,935
Fin février	0,516	0,266	0,233	3,365	0,734
Début mars	0,565	0,320	0,294	3,120	1,578
Fin mars	0,563	0,316	0,363	3,134	1,525
Début avril	0,738	0,545	0,634	2,086	7,319*
Fin avril	0,700	0,490	0,518	2,337	5,458*
Début mai	0,676	0,457	0,564	2,490	4,507
Fin mai	0,700	0,489	0,641	2,342	5,425*
Début juin	0,686	0,470	0,590	2,429	4,872
Fin juin	0,628	0,394	0,460	2,778	3,005
Début juillet	0,587	0,344	0,340	3,006	2,018
Fin juillet	0,689	0,474	0,413	2,410	4,990*
Début août	0,561	0,315	0,253	3,141	1,500
Fin août	0,591	0,349	0,284	2,986	2,098

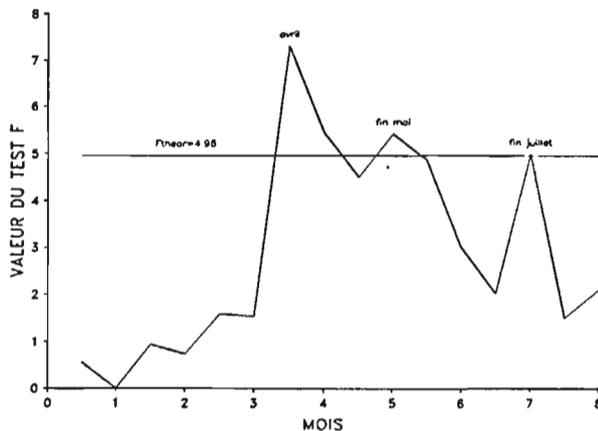


Figure 4. – Résultats du test de Fisher-Snedecor en utilisant les anomalies saisonnières.

Results of the Fisher-Snedecor test using the seasonal anomalies.

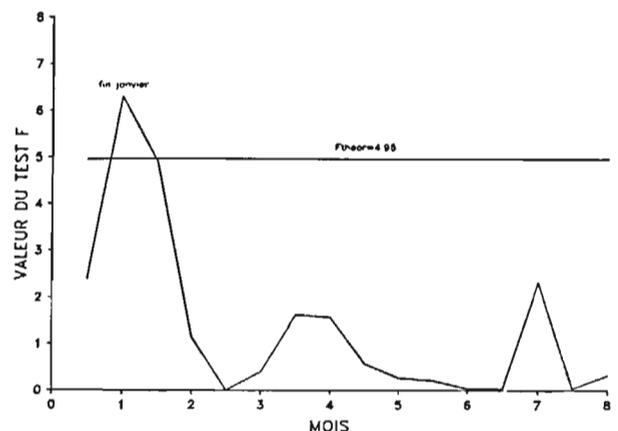


Figure 5. – Résultats du test de Fisher-Snedecor en utilisant la valeur algébrique des résidus thermiques.

Results of the Fisher-Snedecor test using the algebraic values of the thermal residues.

l'introduction de la seconde période et en recourant à la distribution de Fisher-Snedecor [cf. formule (22)].

Les résultats figurent dans le *tableau 5* (A : combinaison avec les anomalies saisonnières, B : prise en compte des résidus thermiques en valeur algébrique et C : combinaison avec les résidus thermiques en valeur absolue).

La prise en compte uniquement du début mars donne : $r=0,9206$; $r^2=0,8476$; SCE (1)=0,698 823.

Les résultats ne montrent une amélioration significative de l'ajustement qu'en utilisant les résidus en valeur absolue comme expression de la température. Au seuil de confiance de 95 %, l'introduction en période supplémentaire de la première ou de la

seconde quinzaine du mois de juillet donne les résultats les plus significatifs (valeur du rapport F_{obs} , test t de Student sur le coefficient c_j de la quinzaine supplémentaire). L'utilisation simultanée de la première quinzaine de mars et de la seconde de juillet semble être la mieux justifiée du point de vue statistique; ces deux périodes amènent à une explication de 94 % de la variance totale ($r^2=0,939$).

Le modèle se présente finalement sous la forme suivante :

$$R_i = 13,11 \text{ Bf. exp}(-0,022 f_i) \times \exp(-1,864 |u_{i1}| + 0,644 |u_{i2}|) \quad (26)$$

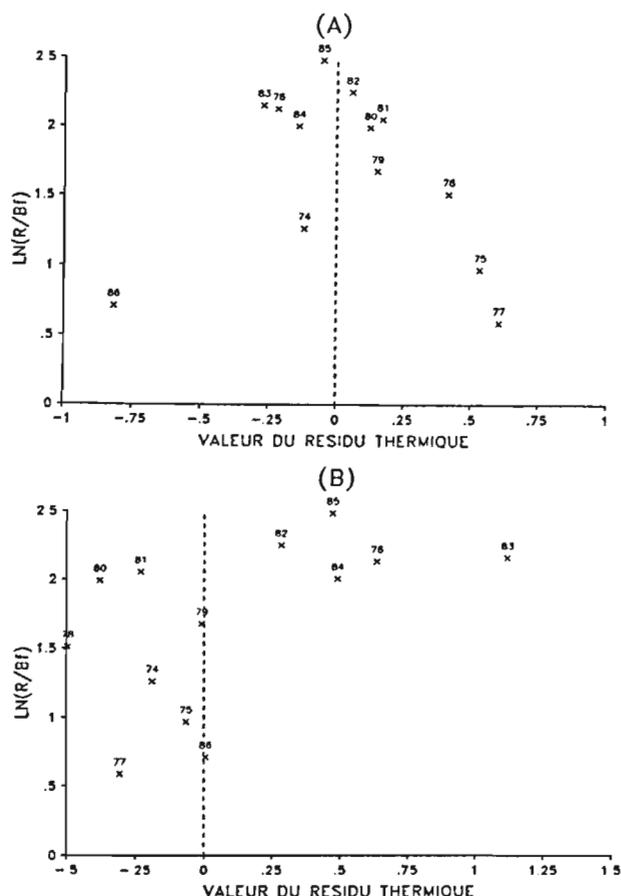


Figure 6. — Fluctuations de la variable $\ln(R/Bf)$ en fonction des résidus thermiques; A : 1^{re} quinzaine de mars; B : 2^e quinzaine de juillet.

Fluctuations of the variable $\ln(R/Bf)$ as a function of the thermal residues; A: the first fortnight of March; B: the second fortnight of July.

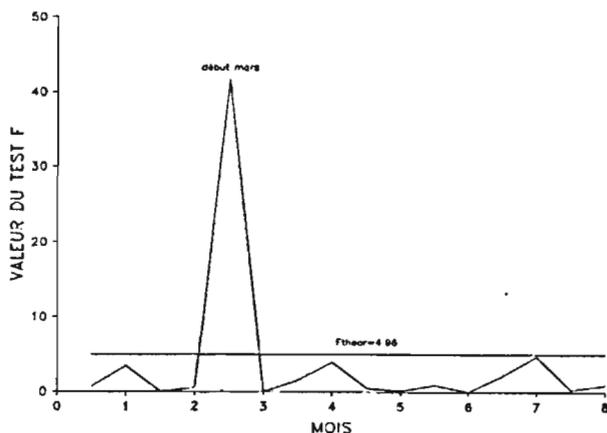


Figure 7. — Résultats du test de Fisher-Snedecor en utilisant la valeur absolue des résidus thermiques.

Results of the Fisher-Snedecor test using the absolute values of the thermal residues.

Le tableau 6 fournit les valeurs des expressions thermiques retenues sur la période de 13 ans prise en compte.

Le tableau 7 présente le modèle final proposé (à une ou deux périodes critiques), les valeurs de ses coefficients ainsi qu'une estimation de leur écart type. La comparaison des valeurs, introduites et ajustées, du recrutement (fig. 8) montre une concordance pour les mauvaises et moyennes années, mais c'est dans les fortes valeurs de recrutement que l'ajustement s'avère moins bon. Cette remarque laisse supposer que la condition d'équivariance des résidus n'est pas respectée; toutefois, le nombre limité d'année prises en compte ne permet pas de répondre affirmativement à cette constatation.

DISCUSSION

Les relations S/R et les conséquences du modèle proposé

La notion de relation entre le stock des géniteurs et le recrutement (S/R) est souvent mise en cause. S'il paraît inévitable que l'abondance ou la biomasse des géniteurs détermine le nombre de recrues produites, cette relation se manifeste surtout comme un état d'équilibre limité à un niveau moyen du nombre d'individus recrutés pour une population, un site et une période donnée.

Chez la coquille Saint-Jacques briochine, une première analyse de la relation entre le recrutement et une expression du stock des géniteurs, la biomasse mature instantanée montre une très forte dispersion des couples de données (Dao, 1985). Les conclusions obtenues ici sont similaires en remplaçant la biomasse mature instantanée par une expression moyenne de la biomasse féconde par intervalle de temps. Boucher (1985) souligne pour cette population que la relation entre le stock des géniteurs et le recrutement est masquée par des causes fluctuantes externes intervenant principalement au début du cycle de développement lors de la maturation sexuelle et de la survie des premiers stades larvaires; l'impact de l'environnement serait prépondérant par rapport à l'abondance du stock reproducteur.

Le modèle proposé tend à expliquer le recrutement en faisant intervenir (1) la biomasse féconde de la population; (2) un paramètre expliquant l'impact de l'exploitation sur les premiers stades de fixation des animaux (effort de pêche) et (3) la température qui peut représenter l'impact de l'environnement. Ce modèle est empirique. Le problème posé est double : d'une part, le modèle pourrait résulter d'une coïncidence aléatoire des fluctuations des paramètres explicatifs avec le recrutement et, d'autre part, le facteur thermique peut n'être qu'un signal externe recouvrant l'expression de divers facteurs et processus biologi-

Tableau 4. — Contribution des résidus thermiques à l'explication de la variabilité du recrutement (* : résultat significatif).
Contribution of the thermal residues to the explanation of recruitment variability (: significant result).*

(A) Valeurs algébriques des résidus thermiques.
Algebraic values of the thermal residues.

Période j (quinzaine)	r_j	r_j^2	c_j	SCE	F_{obs}
Début janvier	0,603	0,364	-0,592	2,917	2,383
Fin janvier	0,719	0,517	-0,832	2,216	6,302*
Début février	0,687	0,471	-1,335	2,424	4,904
Fin février	0,541	0,293	-0,602	3,242	1,142
Début mars	0,461	0,212	-0,002	3,612	0,000
Fin mars	0,492	0,242	-0,383	3,474	0,397
Début avril	0,567	0,321	0,684	3,111	1,610
Fin avril	0,565	0,319	0,623	3,123	1,567
Début mai	0,504	0,254	0,618	3,419	0,565
Fin mai	0,482	0,232	0,302	3,520	0,262
Début juin	0,477	0,228	0,219	3,540	0,203
Fin juin	0,464	0,215	0,092	3,599	0,036
Début juillet	0,463	0,125	0,110	3,600	0,033
Fin juillet	0,600	0,360	0,551	2,933	2,317
Début août	0,464	0,215	0,072	3,599	0,037
Fin août	0,486	0,236	0,207	3,503	0,313

(B) Valeurs absolues des résidus thermique.
Absolute values of the thermal residues.

Période j (quinzaine)	r_j	r_j^2	c_j	SCE	F_{obs}
Début janvier	0,512	0,263	-0,493	3,382	0,683
Fin janvier	0,642	0,412	-1,124	2,698	3,388
Début février	0,466	0,217	-0,308	3,591	0,058
Fin février	0,499	0,249	-0,658	3,442	0,495
Début mars	0,921	0,848	-2,078	0,699	41,688*
Fin mars	0,461	0,212	0,013	3,612	0,000
Début avril	0,560	0,313	-1,054	3,149	1,471
Fin avril	0,658	0,433	-2,162	2,600	3,894
Début mai	0,498	0,248	-0,717	3,449	0,471
Fin mai	0,475	0,225	-0,364	3,552	0,169
Début juin	0,525	0,275	0,814	3,323	0,871
Fin juin	0,461	0,212	0,028	3,612	0,001
Début juillet	0,590	0,348	1,433	2,988	2,088
Fin juillet	0,680	0,463	1,029	2,463	4,663
Début août	0,486	0,236	0,351	3,502	0,315
Fin août	0,523	0,273	0,526	3,332	0,841

ques ou écologiques. Il convient de répondre à la question : Quel type d'action est induit par les expressions de température utilisées? Cela, dans le but d'apprécier les processus biologiques mis en cause et de définir le protocole expérimental de validation du modèle empirique.

Le rôle de l'effort de pêche

Il existe peu de travaux sur l'influence du régime d'exploitation des animaux adultes sur la survie des premiers stades non exploités. Le Gaouyat (1976) travaillant sur la même population parvient à déduire un impact de l'effort de pêche sur les stades juvéniles; l'auteur signale qu'une cohorte annuelle est d'autant

plus fragile à l'exploitation que la fixation principale de ces constituants est tardive. Ces interprétations ne manquent pas de vraisemblance, mais il est difficile de les démontrer surtout en raison de la restriction et de la stabilisation actuelles du nombre d'heures de pêche autorisées.

Concernant l'existence d'une influence plus significative de la première saison de pêche (âge moyen de 0,5 ans environ) par rapport à la seconde (âge moyen de 1,5 ans environ), il est intéressant de souligner que les individus atteignent une taille moyenne de 3 à 15 mm au cours du premier hiver de leur vie. Au cours du second hiver ils mesurent approximativement de 5 à 7 cm. Il est possible que l'action mécanique de la drague sur le fond perturbe la fixation des

Tableau 5. – Combinaison de la valeur absolue du résidu thermique de la 1^{re} quinzaine de mars, (A) avec les anomalies saisonnières, (B) avec les autres résidus thermiques en valeur algébrique, (C) avec les autres résidus thermiques en valeur absolue (t_{obs} : valeur critique du test t de Student).

Combinaison of the absolute values of thermal residues for the first fortnight of March, (A) with the seasonal anomalies, (B) with the algebraic value of the other thermal residues, (C) with the absolute values of the other thermal residues (t_{obs} : critical values of the Student t -test).

(A)						
Seconde période	r_j	r_j^2	t_{obs}	c_j	SCE	F_{obs}
Début janvier	0,937	0,879	1,520	0,326 8	0,556	2,310
Fin janvier	0,930	0,864	1,045	0,197 0	0,623	1,093
Début février	0,921	0,848	0,218	0,044 7	0,695	0,048
Fin février	0,923	0,851	0,453	-0,062 5	0,683	0,205
Fin mars	0,921	0,849	0,276	0,043 2	0,693	0,076
Début avril	0,922	0,850	0,380	0,073 3	0,688	0,144
Fin avril	0,922	0,849	0,318	-0,056 5	0,691	0,101
Début mai	0,921	0,848	0,011	0,002 0	0,699	0,000
Fin mai	0,922	0,850	0,351	0,070 1	0,689	0,123
Début juin	0,923	0,852	0,496	0,090 2	0,680	0,246
Fin juin	0,921	0,848	0,175	0,028 5	0,696	0,031
Début juillet	0,922	0,851	0,434	0,056 7	0,685	0,188
Fin juillet	0,935	0,875	1,400	0,149 9	0,574	1,959
Début août	0,924	0,854	0,603	0,063 9	0,672	0,363
Fin août	0,931	0,867	1,149	0,112 3	0,609	1,320
(B)						
Seconde période	r_j	r_j^2	t_{obs}	c_j	SCE	F_{obs}
Début janvier	0,925	0,855	0,674	0,159	0,665	0,455
Fin janvier	0,924	0,854	0,627	0,184	0,670	0,393
Début février	0,926	0,857	0,771	-0,301 9	0,655	0,595
Fin février	0,947	0,896	2,046	-0,467 9	0,477	4,187
Fin mars	0,922	0,849	0,338	-0,098	0,690	0,115
Début avril	0,921	0,849	0,295	-0,088 9	0,692	0,087
Fin avril	0,940	0,883	1,655	-0,448 8	0,536	2,738
Début mai	0,935	0,874	1,365	-0,541 8	0,579	1,863
Fin mai	0,922	0,849	0,337	-0,095	0,690	0,113
Début juin	0,921	0,848	0,057	-0,013	0,699	0,003
Fin juin	0,922	0,851	0,424	-0,096	0,685	0,180
Début juillet	0,921	0,848	0,097	0,027	0,698	0,009
Fin juillet	0,941	0,886	1,738	0,289	0,523	3,022
Début août	0,922	0,851	0,450	0,077	0,683	0,202
Fin août	0,936	0,875	1,415	0,223	0,572	2,001
(C)						
Seconde période	r_j	r^2	t_{obs}	c_j	SCE	F_{obs}
Début janvier	0,921	0,848	0,078	0,023 3	0,698	0,006
Fin janvier	0,921	0,848	0,207	-0,079 9	0,696	0,043
Début février	0,927	0,859	0,868	0,506 2	0,645	0,754
Fin février	0,925	0,856	0,728	0,335 8	0,660	0,530
Fin mars	0,936	0,877	1,467	0,571 2	0,564	2,152
Début avril	0,922	0,850	0,357	-0,162 8	0,689	0,127
Fin avril	0,924	0,853	0,603	0,471 7	0,672	0,363
Début mai	0,937	0,879	1,523	0,747 8	0,556	2,320
Fin mai	0,927	0,859	0,858	-0,342 2	0,646	0,736
Début juin	0,921	0,848	0,176	0,077 4	0,696	0,031
Fin juin	0,921	0,848	0,048	0,019 4	0,699	0,002
Début juillet	0,955	0,911	2,542*	0,991 5	0,407	6,460*
Fin juillet	0,969	0,939	3,683*	0,644 4	0,279	13,566*
Début août	0,939	0,881	1,586	0,413 8	0,546	2,515
Fin août	0,941	0,886	1,736	0,416 8	0,524	3,012

animaux du groupe d'âge 0, car ces derniers sont beaucoup plus légers que les individus du groupe d'âge 1. Le passage de l'engin de pêche induirait une

destabilisation des fonds de fixation ayant pour effet l'enfouissement et la mort d'une fraction non négligeable d'animaux au cours du premier hiver de leur vie sédentaire.

Tableau 6. — Résidus thermiques retenus dans le modèle final; $u_{i,1}$: résidu thermique de la 1^{re} quinzaine de mars, $u_{i,2}$: résidu thermique de la 2^e quinzaine de juillet.

Thermal residue retained in the final model; $u_{i,1}$: thermal residue for the first fortnight of March, $u_{i,2}$: thermal residue for the second fortnight of July.

Année (i)	$u_{i,1}$	$u_{i,2}$
1974	-0,1178	-0,1879
1975	0,5345	-0,0644
1976	-0,2166	0,6353
1977	0,6062	-0,3056
1978	0,4163	-0,4963
1979	0,1509	-0,0084
1980	0,1238	-0,3792
1981	0,1691	-0,2293
1982	0,0561	0,2831
1983	-0,2702	1,1188
1984	-0,1389	0,4906
1985	-0,0501	0,4723
1986	-0,8156	0,0064

Tableau 7. — Présentation de l'ajustement final. R_i , Bf_i : recrutement et biomasse féconde de l'année i ; a_0 : constante du modèle; q : coefficient de capturabilité; C_1 et C_2 coefficient du modèle; $u_{i,1}$: résidu thermique de la 1^{re} quinzaine de mars; $u_{i,2}$: résidu thermique de la 2^e quinzaine de juillet; r : coefficient de corrélation; r^2 : coefficient de détermination.

Presentation of the final fitting. R_i , Bf_i : recruitment and spawning biomass for the year i ; a_0 : constant of the model; q : catchability coefficient; C_1 , C_2 : coefficients of the model; $u_{i,1}$: thermal residue for the first fortnight of March; $u_{i,2}$: thermal residue for the second fortnight of July; r : correlation coefficient; r^2 : determination coefficient.

$$R_i = a_0 \cdot Bf_i \exp(-q \cdot f_i) \cdot \exp(C_1 |u_{i,1}| + C_2 |u_{i,2}|)$$

Nombre d'observations : 13

1^{re} étape

Prise en compte d'une période critique
(début mars) $r = 0,921$; $r^2 = 0,848$

Coefficient	Écart-type	Test t
$\log(a_0) = 2,8896$	2,2409	11,9
$q = 0,023$	0,008	2,9
$C_1 = -2,078$	0,322	6,4

2^e étape

Prise en compte de deux périodes critiques
(début mars et fin juillet) $r = 0,969$; $r^2 = 0,939$

Coefficient	Écart type	Test t
$\log(a_0) = 2,5734$	0,1732	14,9
$q = 0,022$	0,005	4,3
$C_1 = -1,864$	0,222	8,4
$C_2 = 0,644$	0,175	3,7

Le caractère empirique du modèle et les étapes successives de l'ajustement

Le caractère empirique de la relation proposée est, tout d'abord, lié aux démarches suivies dans la construction du modèle final : ces étapes intermédiaires

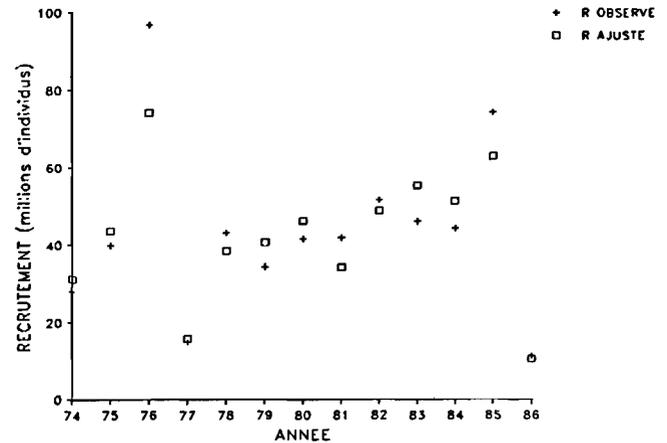


Figure 8. — Résultats de l'ajustement du modèle final.

Results of the final fitting.

de calcul n'ont pas été le résultat de l'application des lois bien précises des mécanismes des phénomènes étudiés. À l'inverse, des calculs intermédiaires ont conduit à un résultat final, en utilisant comme critère la minimisation de la part inexplicée de la variance totale. Le produit définitif est, ensuite, jugé en fonction de sa correspondance ou non avec des processus biologiques et écologiques.

Parmi cet éventail d'ajustements intermédiaires, la méthode qui fait intervenir les anomalies saisonnières, proposée par Ménesguen et par Ménesguen et Drévès, est la seule fondée sur une théorie bien précisée testée sur d'autres espèces de bivalves. Cette méthode garde tout son intérêt car les fluctuations du recrutement paraissent mieux corrélées à celles de la température sur toute la période englobant l'essentiel du processus de la reproduction (maturation, ponte). Cependant, cette démarche ne permet pas de préciser une période critique de 15 ou de 30 jours bien particulière; de plus, les pourcentages d'explication de la variance totale obtenus par cette méthode ne sont pas les plus élevés comparativement à d'autres expressions de température utilisées. Cela pourrait provenir :

- soit de l'inadaptation des données concernant le stock de coquille Saint-Jacques de cette région; le fait de considérer comme âge du recrutement, l'âge de première capture de l'espèce, conduit à un lissage des données du recrutement. L'impact de diverses causes de mortalité, intervenant sur les stades juvéniles, entre la naissance et l'âge de 2,5 ans, n'est pas sans doute suffisamment bien décrit par la seule utilisation de l'effort de pêche; toutefois, cet inconvénient concernerait également les autres expressions de la température utilisées, retenues ou non;

- soit de l'insuffisance, dans le cas de la population étudiée, des expressions de la température utilisées par ces auteurs; les anomalies saisonnières ne décriraient pas l'impact de la température sur les processus

biologiques ou écologiques qui régulent le recrutement de la coquille Saint-Jacques.

Interprétation de la signification biologique

Le modèle ajusté attribue un rôle essentiel à la biomasse féconde de la population combinée avec l'impact de l'environnement exprimé par la température. Ceci correspond aux premières synthèses des résultats obtenus dans le Programme National du Déterminisme du Recrutement (PNDR) de la coquille Saint-Jacques (Boucher, 1987). Ces premiers résultats mettent en évidence une variation interannuelle de la fécondité réelle des géniteurs, c'est-à-dire de la production d'ovocytes et de larves viables. Dans le modèle proposé, l'impact de la température est traduit par l'existence d'une seconde période correspondant aux premières phases de la ponte et du développement larvaire (fin juillet). La température interviendrait ainsi essentiellement comme un facteur régulant la dynamique de maturation sexuelle et de ponte en déterminant les fluctuations interannuelles de la fécondité réelle de la population; cela à travers l'introduction des résidus thermiques en valeur absolue.

Signification écologique des résidus thermiques

La particularité du modèle est liée à son caractère empirique. Dans l'ensemble des essais entrepris, les solutions utilisant les résidus thermiques en valeur absolue optimisent l'ajustement.

Les termes explicatifs du modèle qui comportent les résidus thermiques peuvent, plus simplement, être assimilés à l'impact de variabilité des conditions thermiques sur la fécondité de la population.

- Les périodes bimensuelles retenues dans le modèle final correspondraient à des phases du cycle sexuel, le début de croissance de la gonade en fin d'hiver et la première ponte estivale en juillet.

- Ces résidus thermiques interviennent comme facteur multiplicatif de la biomasse féconde de la population et la combinaison de ces deux termes traduit plus particulièrement la fécondité réelle des géniteurs (selon la période critique prise en compte).

Le résidu thermique du début mars

L'allure de la température au début de la maturation sexuelle pourrait traduire l'impact du réchauffement thermique sur les variations interannuelles de la fécondité réelle des géniteurs. L'utilisation de l'anomalie globale (calculée sur la période du 1^{er} janvier au 31 août) comme pondérateur pour définir les résidus thermiques implique qu'un écart de température en début mars aurait une influence négative sur le recrutement si celui-ci était d'un ordre de grandeur différent à l'écart global de l'année correspondante. Lors de l'ajustement du modèle final, un coefficient négatif est attribué à la valeur absolue du résidu thermique du début mars. Des écarts à la moyenne générale

auraient ainsi une influence négative sur le recrutement; ceci implique une adaptation de la population aux caractéristiques thermiques moyennes de la baie de Saint-Brieuc.

Le résidu thermique de la fin juillet

Le problème se pose différemment dans le cas de cette seconde période critique. La deuxième quinzaine de juillet, période au-delà de la maturation sexuelle de l'animal, correspond aux étapes de la première ponte et du développement larvaire. Ce résidu thermique ne peut s'expliquer par les variations de la fécondité réelle des géniteurs même si (i) une fraction de reproducteurs n'a pas pondu à ce moment de l'année et (ii) s'il existe des cohortes annuelles dont l'essentiel des recrues est assuré par la (ou les) ponte(s) tardive(s), ex. cohorte de 1982. Retenir l'anomalie saisonnière de fin juillet donnerait une explication biologiquement plausible à la relation entre la température et la ponte principale et le développement larvaire. Toutefois, l'introduction de cette anomalie dans le modèle n'a pas apporté de gain significatif (tableau 6).

Dans le modèle final, le coefficient associé à la fin juillet est positif; par conséquent, on ne peut lier l'introduction de la valeur absolue du résidu thermique aux conditions thermiques moyennes, comme cela fut présumé et paraît plus vraisemblable pour le début mars.

CONCLUSION

La contribution hautement significative de la période critique du début mars traduit les variations interannuelles de la fécondité réelle des géniteurs; l'adéquation de la valeur absolue du résidu thermique indique une adaptation à long terme de l'animal aux conditions thermiques moyennes de la baie de Saint-Brieuc.

Dans le cas d'une année globalement froide (tout au moins sur les 8 premiers mois), il serait plus favorable pour le recrutement, d'après le modèle, que l'écart négatif de la température provienne plutôt de l'hiver; il y aurait alors une compensation entre les anomalies saisonnière et globale au profit d'une faible valeur absolue du résidu thermique du début mars.

Par contre, on ne peut attribuer une signification biologique à l'anomalie de la période de la fin juillet; il paraît peu vraisemblable que la température puisse agir selon un processus à isotropie bilatérale sur le mécanisme du développement larvaire. Toutefois, les mécanismes externes induisant éventuellement les pontes tardives, survenant au-delà de la fin juillet, restent toujours inconnus.

L'inconvénient du modèle proposé est double par son caractère empirique et par l'incapacité actuelle de prévision du régime climatique.

Ces difficultés ne sont pas insurmontables. En effet, un protocole expérimental de validation lui conférerait un caractère déterministe; de plus, la composante climatique pourrait être simulée par une loi de probabilité bien définie et intégrée dans le modèle.

Dans le cas de la gestion à court terme, le modèle actuel garde son intérêt pour connaître l'ordre de grandeur du recrutement d'une cohorte i en complément de l'évaluation directe de l'année $i+2$. Cette

première approximation permettrait une gestion rigoureuse, nécessaire à la conservation de ce stock qui présente actuellement une tendance régressive.

Les modèles usuels de gestion à long terme ne fournissent que des évaluations fondées sur une notion d'équilibre. La validation du résultat de cette étude permettrait de développer ce type de modèles avec un aspect déterministe pour les paramètres concernant le stock et un autre probabiliste pour le régime climatique.

Remerciement

Nous tenons à remercier Michèle Jézéquel pour la compilation informatique sur les structures démographiques des captures; Patrick Berthou, Philippe Gros, Alain Ménesguen, Didier Le Foll et Yves-Marie Paulet sont également remerciés pour leurs remarques et suggestions utiles à la rédaction de cet article.

RÉFÉRENCES

- Agoumi A., 1982. Modélisation du régime thermique de la Manche. *Thèse de Docteur-Ingénieur*, Écol. Nat. Ponts et Chaussées, Paris, 150 p.
- Antoine L., 1979. La croissance de la coquille Saint-Jacques, *Pecten maximus* (L.), et ses variations en mer Celtique et en Manche. *Thèse dr. 3^e cycle, CNEXO*, Univ. Brest, 148 p.
- Bard F. X., 1981. Le thon germon (*Thunnus alalunga*, Bonaterre, 1788). *Thèse dr. État*, Univ. Pierre-et-Marie-Curie, Paris, 333 p.
- Beverton R. J. H., S. J. Holt, 1957. On the dynamics of exploited fish populations. *U.K. Min. Agric. Fish Food, Fish. Investigations*, série 2, 19, 533 p.
- Boucher J., 1985. Caractéristiques dynamiques de la coquille Saint-Jacques (*Pecten maximus*) : hypothèses sur les stades critiques pour le recrutement. *CIEM, C.M. 1985/K 223/sess. Q*, 10 p.
- Boucher J., 1987. Déterminisme recrutement coquille Saint-Jacques : programme et résultats actuels. *Contr. Bull. Info. PNDR*, 5, Nantes, 3-17.
- Boucher J., P. Arzel, D. Buestel, 1985. Causes probables de variations du recrutement de la coquille Saint-Jacques identifiées en baie de Saint-Brieuc (1975-1982). *Rapp. PNDR*, III, 23, ISTPM, Nantes, 9 p.
- Dao J.-C., 1985. Évaluation de la biomasse de reproducteurs et des recrues du stock de coquilles Saint-Jacques de la baie de Saint-Brieuc. Résultats préliminaires. *Rapp. PNDR*, ISTPM, Nantes, 34, 10 p.
- Dickie L. M., 1955. Fluctuations in abundance of the giant scallop, *Placopecten magellanicus* (Gmelin) in the Digby area of the Bay of Fundy. *J. Fish. Res. Board Can.*, 12, 797-857.
- Huelvan S., 1985. Variabilité génétique de populations de *Pecten maximus*, L., en Bretagne. *Thèse dr. 3^e cycle, UBO-IFREMER*, Brest, 195 p.
- Laurec A., A. Fonteneau, C. Champagnat, 1980. A study of the stability of some stocks described by self-regenerating stochastic models, 423-438.
- Laurec A., J.-C. Le Guen, 1981. Dynamique des populations exploitées. Tome I. Concepts et modèles. *Rapp. scient. techn.*, 45, CNEXO, 118 p.
- Le Gaouyat J.-P., 1976. Évaluation de l'abondance des jeunes coquilles Saint-Jacques en baie de Saint-Brieuc. *Rapp. Ing. Agro., ENSAR*, 35 p.
- Lucas A., 1965. Recherches sur la sexualité des mollusques bivalves. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 99, 115-247.
- Ménesguen A., 1985. Étude empirique de la liaison entre anomalies climatiques et fluctuations du recrutement chez deux espèces de bivalves. *Rapp. PNDR*, III, Nantes, 9 p.
- Ménesguen A., L. Drévès, 1987. Sea-temperatures anomalies and population dynamics variations: effects on growth and density of three bivalves. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 36, 11-21.
- Paulet Y. M., S. Fifas, sous presse. Étude de la fécondité potentielle de la coquille Saint-Jacques en baie de Saint-Brieuc. *Haliotis*, 18.
- Ricker W. E., 1954. Stock and recruitment. *J. Fish. Res. Board Can.*, 11, 559-623.
- Shepherd J. G., 1982. A family of general production curves for exploited populations. *Mathematical Biosciences*, 59, 77-93.
- Thouzeau G., D. Lehay, 1988. Variabilité spatio-temporelle de la distribution, de la croissance et de la survie des juvéniles de *Pecten maximus* issus des pontes 1985, en baie de Saint-Brieuc. *Oceanol. Acta*, 11, 267-284.
- Tomassone R., E. Lesquoy, C. Millier, 1983. La régression. Nouveaux regards sur une ancienne méthode statistique. *INRA*, Masson, 180 p.
- Troadez J.-P., 1985. Intérêt et opportunité de l'étude du recrutement. Séminaire PNDR, Nantes, 2-4 juillet 1984, *Doc. techn. IFREMER/DRV 85-01*, 90-109.
- Véron G., 1979. Pêcherie de la coquille Saint-Jacques en baie de Saint-Brieuc. Éléments de dynamique des populations. *Rapp. DEA Océan. Biol.*, Station Marine d'Endoume, Marseille, 29 p.