

THEORIE ET PRATIQUE DE L'ANALYSE DE COHORTES

par Benoît MESNIL

AVANT-PROPOS

L'analyse séquentielle des structures démographiques révélées par les captures est actuellement la méthode la plus utilisée, en particulier par les groupes de travail réunis dans le cadre du C.I.E.M., pour évaluer les paramètres caractéristiques des populations marines exploitées. Les raisons de son succès tiennent à une définition analytique simple, à l'absence d'hypothèses restrictives et surtout à une propriété singulière grâce à laquelle les résultats convergent vers les valeurs vraies des paramètres.

Du fait de son utilisation quasi systématique au départ du processus conduisant aux réglementations de l'exploitation, il est particulièrement important d'assimiler les avantages, les limites et les règles d'usage de la méthode.

Cette étude est, en partie, une revue des principaux travaux réalisés sur, et autour de l'analyse de cohortes, pour ainsi dire tous publiés en langue anglaise, complétée par quelques observations personnelles.

Dans une première partie, nous nous attachons à décrire la méthode et ses propriétés caractéristiques, en particulier la propriété de convergence qui fait son originalité, à l'aide d'exemples élémentaires. Chaque fois que cela nous a paru servir à la compréhension du lecteur, ou à la satisfaction de sa curiosité, nous avons détaillé la démonstration des expressions analytiques fondamentales ; en dépit des apparences, cela contribue à notre sens à prouver la simplicité de la technique et la rigueur de son développement.

La deuxième partie est consacrée aux utilisations de la méthode, telle qu'elle est pratiquée dans le cadre des groupes de travail et nous indiquons succinctement son importance dans l'élaboration des mesures de gestion des stocks en mentionnant les méthodes basées sur les résultats qu'elle fournit.

Ce document ayant été conçu comme un manuel destiné aux participants aux groupes de travail et bénéficiant de l'expérience de quelques-uns d'entre eux, nous souhaitons ardemment qu'il donne lieu à discussions et que les lecteurs contribuent à son achèvement en faisant part de leurs remarques, de leurs résultats personnels ou des questions auxquelles ils ne trouvent pas ici de réponse satisfaisante.

Terminologie - symboles - équations fondamentales.

Le terme d'« analyse de cohortes » sera toujours utilisé ici dans son acception la plus large, pour désigner l'ensemble des techniques associées à la résolution séquentielle de l'équation des captures. Nous appellerons « cohorte » l'ensemble des individus du stock pouvant être reconnus comme nés une année donnée ; le terme est donc synonyme de celui de classe annuelle (exploitée). Par convention, les membres de la classe annuelle appartiennent au groupe d'âge 0 l'année n de leur naissance (comprise du 1^{er} janvier au 31 décembre) et successivement aux groupes d'âge 1, 2, ..., T les années $n + 1$, $n + 2$, ... $n + T$.

L'analyse de cohortes repose sur quelques-uns des concepts et hypothèses définis par BARANOV puis BEVERTON et HOLT et devenus désormais classiques en dynamique de populations marines. Plus précisément, toutes les expressions qui seront utilisées dans cet exposé dérivent simplement de deux formules essentielles : l'équation de survie et l'équation des captures qui s'en déduit.

Considérons un intervalle de temps T et les effectifs N_0 et N_T de la classe, respectivement au début et à la fin de la période de durée T . Le premier axiome stipule que, au cours d'un intervalle de temps élémentaire dt suffisamment bref pour que l'abondance N ne varie pas sensiblement, le nombre d'individus qui disparaissent est proportionnel à l'effectif initial :

$$\text{par mortalité naturelle, } \frac{dN}{dt} = - M.N \quad (1)$$

$$\text{du fait de la pêche, } \frac{dN}{dt} = - F.N \quad (2)$$

$$\text{Au total, pour ce bref intervalle } dt, \frac{dN}{dt} = - (M + F) . N = - Z . N ;$$

M , F et Z sont définis comme taux instantanés de mortalité naturelle, par pêche et totale, respectivement.

Le nombre de survivants à la fin de la période de durée T (succession d'intervalles Δt) est alors défini par intégration des relations élémentaires comme :

$$\begin{aligned} \text{soit :} \quad & \text{Log } N_T = - (M + F) . T + \text{Constante} \\ & N_T = N_0 . e^{-(M + F) . T} = N_0 . e^{-Z.T} \end{aligned} \quad (3)$$

Autrement dit, la décroissance de l'effectif d'une classe annuelle est une fonction exponentielle du temps.

La relation (3) vaut implicitement définition du taux (moyen) de survie, S :

$$S = \frac{N_T}{N_0} = e^{-Z.T} \quad (4)$$

L'intervalle de temps T considéré est, en pratique, d'une durée telle (généralement 1 an) que l'hypothèse d'une variation minime de l'effectif initial n'est plus respectée. Pour se replacer dans les conditions de validité on peut considérer l'effectif moyen de la classe au cours de la période T ; conformément au théorème de la moyenne, cet effectif est défini comme :

$$\bar{N} = \frac{1}{T} \cdot \int_0^T N_0 . e^{-Z.t} . dt = \frac{N_0}{Z.T} (1 - e^{-Z.T}) \quad (5)$$

Dans ces conditions, on peut admettre que le nombre d'individus qui disparaissent durant la période T est proportionnel à l'effectif moyen, la constante de proportionnalité étant le taux instantané F dans le cas de décès par pêche en vertu de la relation (2). En simplifiant l'expression, dans une situation telle que la durée T est égale à l'unité, on définit l'équation des captures :

$$C = F . \bar{N} = \frac{F}{Z} . (1 - e^{-Z}) . N_0 \quad (6)$$

Plus généralement, si N_t est l'effectif du groupe d'âge t en début d'année, F_t et M_t (donc Z_t)

les coefficients de mortalité pour le groupe et l'année, le nombre C_t d'individus du groupe d'âge t capturés l'année n estimé par :

$$C_t = \frac{F_t}{F_t + M_t} (1 - e^{-(M_t + F_t)}) \cdot N_t = \frac{F_t \cdot A_t \cdot N_t}{Z_t}$$

où, suivant la notation de RICKER, $A = (1 - e^{-Z}) = 1 - S$ (7)

Il sera fait mention d'une notion que l'on peut rencontrer sous plusieurs dénominations. Pour simplifier, appelons « taux d'exploitation » le rapport $E = \frac{F}{Z}$ (8) : quand une cohorte a été exploitée jusqu'à son extinction, les captures représentent E fois le nombre total de décès, c'est-à-dire en l'occurrence E fois l'effectif initial.

Dans tous les cas où il n'y a pas d'ambiguïté possible, nous allégerons les expressions en écrivant N , Z , F ou M pour N_t , Z_t , F_t ou M_t . Quant à la fonction exponentielle, elle sera généralement symbolisée par : $\exp(x)$ pour e^x .

Enfin, nous réserverons dorénavant l'indice T pour désigner le groupe d'âge le plus élevé représenté dans la population ou dans les captures.

Historique.

Le terme de « population virtuelle » d'une classe annuelle est dû à FRY (1949) qui l'a utilisé pour désigner un concept énoncé auparavant par DERZHAVIN (1922) et l'a défini comme la somme des contributions (captures) de la classe aux résultats de la pêche, somme calculée sur la totalité de la phase d'exploitation. De la même façon, on peut définir la population virtuelle d'un groupe d'âge en une année donnée comme la somme des captures d'individus de la classe considérée au cours de cette même année et de toutes les années ultérieures jusqu'à disparition totale de la classe. On écrit :

$$V_t = C_t + C_{t+1} + C_{t+2} + \dots + C_T$$

Cela revient à dire que si l'on a capturé V_t individus entre l'année n_t où ils appartiennent au groupe d'âge t et l'année n_T où ils sont du groupe d'âge T , c'est donc qu'il y avait au moins V_t individus de la classe dans la population l'année n_t . La population virtuelle représente ainsi la fraction observable de la classe ; c'est une estimation minimale de l'abondance du groupe d'âge considéré de la classe ou cohorte. En étudiant les variations du rapport C_t/V_t au cours des âges t de l'exploitation de la classe, FRY a cherché à évaluer les coefficients de mortalité, mais la validité de telles estimations suppose le respect d'hypothèses très restrictives (constance du rapport F/Z , stabilité de l'intensité de pêche et de la vulnérabilité au fil des âges), cette dernière étant incompatible avec la nécessité de larges fluctuations de l'effort de pêche si l'on cherche à évaluer le coefficient M de mortalité naturelle.

Lors du symposium F.A.O./C.I.E.M./I.C.N.A.F. de Lisbonne (1957), des tentatives ont été faites de combiner la méthode de FRY et la méthode graphique de calcul de F et M par régression de Z sur les efforts de pêche (BEVERTON et HOLT, 1956). En dépit du terme de correction introduit par PALOHEIMO (1958), il s'est avéré que cette procédure entraînait un biais parfois considérable comme le montre l'analyse de BISHOP (1959).

Les méthodes d'analyse séquentielle basées sur l'équation des captures ont été développées pour remplacer la méthode de BEVERTON et HOLT qui devient inapplicable quand le coefficient F varie avec l'âge. MURPHY (1965), par exemple, a considéré les captures sur une cohorte entre des couples d'années successives, mais c'est à GULLAND (1965) que l'on doit la méthode générale d'analyse de cohortes telle que nous la connaissons à présent.

La technique repose sur une combinaison de l'équation des captures et de l'équation de survie permettant d'estimer les coefficients de mortalité F par âge sans connaissance préalable des efforts de pêche et donc indépendamment des erreurs pouvant être commises dans leur évaluation, ce qui est son intérêt primordial. Cependant, GULLAND continue à utiliser la régression de Z sur les efforts de pêche pour affiner son estimation initiale de M puis les évaluations successives

des F par des itérations. Mais surtout, la formule de base du modèle n'étant pas explicitement soluble en F et les moyens de calcul n'étant pas courants à l'époque dans les groupes de travail, il a défini une procédure de résolution simplifiée qui, pour l'estimation des paramètres de survie, fait intervenir le rapport des populations virtuelles au lieu du rapport des effectifs réels des groupes d'âge successifs de la cohorte. De là provient l'appellation d'« analyse de populations virtuelles », encore fréquemment adoptée par les Anglo-Saxons, que nous ne retiendrons pas.

Combinant des équations simples et générales, indépendantes des évaluations d'effort de pêche, la procédure séquentielle exposée par GULLAND présente surtout l'avantage d'intégrer une propriété fondamentale observée par JONES (1961). Ce dernier a montré empiriquement que l'erreur relative due au choix arbitraire d'une valeur de F , nécessaire pour initialiser le calcul, tend à s'estomper si l'on aborde la séquence sur un des groupes les plus âgés de la cohorte. Autrement dit, si l'on remonte la cohorte à partir du dernier groupe d'âge capturé, les estimations du coefficient F et de l'effectif N des groupes les plus jeunes de la population recrutée convergent vers les valeurs réelles de ces paramètres. A l'inverse, si l'on part du premier groupe exploité (séquence descendante), les estimations de F et N pour les âges ultérieurs tendent à diverger. Le phénomène a été confirmé par TOMLINSON (1970).

POPE (1972) a présenté une expression dérivée de la méthode générale de GULLAND ; c'est une approximation, valide seulement sur un certain intervalle en M et en F , mais elle permet de simplifier grandement la résolution en F et d'analyser explicitement la propagation d'erreurs commises dans le choix des paramètres de départ.

Les moyens de calculs actuels ont permis d'éliminer les restrictions d'usage liées aux modifications ou substitutions nécessaires aux calculs manuels, et grâce aux améliorations apportées par les auteurs cités, nous disposons à présent d'une méthode d'analyse historique des populations exploitées très fiable, robuste et de surcroît très simple dans sa formulation.

I. - Etude de la méthode : analyse d'une cohorte isolée.

Equation caractéristique.

Précisons dès l'abord que, pour simplifier l'exposé, l'unité de temps considérée dans ce paragraphe est l'année, mais toutes les expressions et propriétés mentionnées peuvent être généralisées à un découpage de la phase d'exploitation en intervalles de durée quelconque.

Par l'échantillonnage, on peut déterminer le nombre d'individus de chaque classe annuelle, ou de chaque groupe d'âge, présents dans les captures réalisées chaque année. Si l'on choisit de ne considérer qu'une seule des classes au cours de sa phase d'exploitation, les données de base constituent la série — ou vecteur $|C_t|$ — des captures en nombres pour les âges t_r (recrutement) à T (fin d'exploitation) ; la cohorte étant ici considérée isolément, on peut utiliser sans équivoque une indexation par les âges ou par les années.

Soit une année n quelconque ; les individus de la cohorte appartiennent alors au groupe d'âge t ; leur effectif est N_t en début d'année, N_{t+1} en fin d'année et il en a été capturé C_t . Les coefficients de mortalité sont M (pour M_t) et F (pour F_t).

De toutes les relations séquentielles simples entre captures et effectifs, on retiendra celle qui respecte la propriété fondamentale de convergence, les groupes y étant introduits par âges décroissants. C'est une combinaison des équations (3) de survie et (6) des captures :

$$N_{t+1} = N_t \cdot \exp(-M - F) \quad (3)$$

$$C_t = \frac{F}{F+M} (1 - \exp(-M-F)) \cdot N_t = \frac{F \cdot A \cdot N}{Z} \quad (6)$$

en un rapport r qui permet d'éliminer le terme N_t et par lequel le nombre de survivants est exprimé comme multiple de la capture :

$$r = \frac{N_{t+1}}{C_t} = \frac{(F+M) \cdot \exp(-M-F)}{F \cdot (1 - \exp(-M-F))} = \frac{Z \cdot \exp(-Z)}{F \cdot (1 - \exp(-Z))} = \frac{Z \cdot S}{F \cdot A} \quad (9)$$

L'équation (9) établit une relation simple entre l'effectif d'une cohorte à l'âge $t+1$ (en début d'année $n+1$) et la capture ainsi que les coefficients de mortalité relatifs à un groupe d'âge, plus jeune d'une unité, de la même cohorte, en début de l'année précédente (n). La capture C_t est connue et, généralement, une valeur du coefficient M_t a été calculée ou admise. Si, par un calcul préalable, l'effectif N_{t+1} a pu être estimé, on peut calculer la valeur du rapport r puis résoudre l'équation (9) en F_t . Introduite dans la réciproque de l'équation (3) de survie, la racine F_t obtenue permet de calculer l'effectif en début d'année n :

$$N_t = N_{t+1} \cdot \exp(F_t + M_t) \quad (10)$$

Connaissant ainsi N_t et C_{t-1} , on peut de la même façon calculer r , donc F_{t-1} puis N_{t-1} , et ainsi de suite jusqu'à l'âge au recrutement. Partant de deux vecteurs $|C_t|$ et $|M_t|$ des captures et des coefficients (éventuellement égaux) de mortalité naturelle à chaque âge de la cohorte, nous obtenons en fin de séquence deux autres vecteurs de même dimension, $|F_t|$ et $|N_t|$ dont les composantes sont les coefficients de mortalité par pêche et les effectifs par groupe d'âge et donc tous les paramètres décrivant la phase exploitée de la cohorte sont connus.

Toutefois, si nous posons le système complet des ($T - t_r$) équations de type (9) pour chaque couple ($t+1, t$) de la vie de la cohorte, M_t étant admis et C_t connue, nous constatons qu'il existe une inconnue de plus qu'il n'y a d'équations ; celle qui, dans le cas présent, retient notre attention est l'effectif N_T du groupe le plus âgé, celui par lequel on aborde la séquence, dont il est indispensable de se donner une estimation. Comme il n'est guère possible d'évaluer directement cet effectif dans le stock, on le déduira plutôt de la réciproque de l'équation (6) des captures, connaissant C_T et éventuellement M_T , en choisissant une valeur arbitraire du coefficient F_T de mortalité par pêche relative à ce dernier groupe.

Bien que, dans la pratique, les valeurs annuelles de F dépassent rarement 1, il reste difficile d'appréhender concrètement ce que représente une valeur absolue de ce paramètre. On pourra alors l'estimer à partir du taux d'exploitation $E = F / (F + M)$ (8) qui, lui, varie strictement

entre 0 et 1. Comme le préconise CADIMA (1977), on peut se contenter d'une approche très grossière : E sera choisi inférieur à 0,5 si le groupe est faiblement exploité, supérieur à 0,5 si l'exploitation paraît forte. E_T étant choisi, une estimation vraisemblable de F_T est donnée par :

$$F_T = \frac{M_T \cdot E_T}{1 - E_T} \quad (11)$$

Pour calculer l'effectif N_T à partir de C_T et de F_T , on doit envisager plusieurs cas,

si la capture C_T n'est constituée que d'individus du groupe d'âge T strictement, ou si des individus de la cohorte survivent à la capture C_T (on peut trouver dans le stock ou dans les captures ultérieures des individus de la classe à un âge supérieur à T), on calcule alors N_T par :

$$N_T = \frac{C_T \cdot Z_T}{F_T \cdot (1 - \exp(-Z_T))} \quad (12)$$

L'équation (12) est simplement la réciproque de l'équation des captures (6) ;

si l'on n'y a pas de survivant de la cohorte au-delà de l'âge T ou, cas le plus fréquent en pratique, si la capture C_T est un cumul d'individus du groupe d'âge T et d'individus de groupes plus âgés de la même cohorte jusqu'à extinction de celle-ci (groupe " + "), on se sert alors de l'estimation :

$$N_T = \frac{C_T \cdot Z_T}{F_T} \quad (13)$$

Cette équation résulte de la définition du taux d'exploitation $E = F/Z$; la capture totale sur une cohorte au cours de la phase d'exploitation est égale à E fois l'effectif initial (en fait, à E fois le nombre d'individus qui disparaissent durant cette phase).

En réalité, jusqu'à une mise au point récente (HOUGHTON (C.I.E.M., 1980)), la notion de groupe " + " a été fort mal interprétée. On avait pris l'habitude de cumuler les captures d'individus d'âge T et plus réalisées non sur la cohorte mais au cours de l'année considérée ; une autre acception de la notion était réservée au cas où, l'âge ne pouvant plus être déterminé avec précision sur les otolithes, les grands individus étaient affectés au groupe d'âge " T et plus ". Pourtant, dans les deux cas, il est bien évident que les captures ainsi cumulées comprennent des individus appartenant à des classes annuelles différentes. Par conséquent, si par groupe " + " on entend cumul l'année n de captures sur le groupe T et les groupes plus âgés, et cela doit être bien précisé, l'estimation d'effectif correspondant N_T doit être faite à l'aide de la formule générale (12) et non par la formule (13).

Cette précaution étant prise, le cumul de captures sur un groupe T et au-delà est parfaitement justifié dans plusieurs cas. Nous avons mentionné celui où l'âge des grands individus ne peut être déterminé ; ajoutons celui où, du fait d'un échantillonnage défaillant, les captures des groupes les plus âgés ou les moins abondants sont manifestement mal estimées. Il faut particulièrement éviter de remplir la matrice de données avec un nombre exagéré de groupes pour lesquels la capture est nulle, car cela perturbe beaucoup la capacité de convergence de la procédure. Il est nettement préférable de réduire la dimension verticale (nombre de groupes d'âge) et d'initialiser la séquence à partir d'un groupe plus jeune. On se rend compte en outre que, si C_T (donc F_T) est nulle, N_T l'est aussi quelle que soit la formule utilisée (12 ou 13) et, pratiquement, l'initialisation du calcul par l'équation (9) est impossible.

Toujours dans le cas d'un « faux groupe + », si N_T comprend des individus de plusieurs cohortes, on évitera d'introduire dès le départ une erreur sur l'effectif du groupe final de la cohorte en réalisant une estimation indépendante de N_T par la formule (12), connaissant C_T et une valeur F_T , puis en initialisant le calcul séquentiel par la même formule, mais cette fois sur le groupe d'âge T — 1 qui ne prête pas à confusion.

L'appellation d'« analyse de populations virtuelles » étant encore très courante, signalons brièvement les principes de la méthode de résolution mise au point par GULLAND.

Conformément à la définition de FRY, la population virtuelle d'une classe en début d'année n (âge t) est la somme : $V_t = C_t + C_{t+1} + C_{t+2} + \dots + C_T$ dont on déduit la relation, $C_t = V_t - V_{t+1}$

Par la réciproque de la relation (13) définissant E, il vient : $V_t = N_t \cdot E_t$

Le rapport des populations virtuelles de deux groupes d'âge successifs de la classe fournit une estimation du taux de survie S :

$$S_t = \exp(-Z_t) = \frac{N_{t+1}}{N_t} = \frac{V_{t+1}}{E_{t+1}} \cdot \frac{E_t}{V_t} \neq \frac{V_{t+1}}{V_t}$$

d'autant plus exacte que les taux d'exploitation $E = F/Z$ seront restés plus stables au cours des années ultérieures de la vie de la cohorte.

Le rapport r de l'équation caractéristique (9) du modèle peut s'écrire :

$$r = \frac{N_{t+1}}{C_t} = \frac{V_{t+1}}{E_{t+1} \cdot C_t} = \frac{1}{E_{t+1}} \cdot \frac{V_{t+1}}{V_{t+1} - V_t} = \frac{1}{E_{t+1}} \cdot \frac{S_t}{1 - S_t} \quad (14)$$

Connaissant N_{t+1} calculé selon les formules appropriées pour une valeur choisie de E_{t+1} , et les populations virtuelles V_{t+1} et V_t , donc C_t et S_t , on peut résoudre l'équation en F_t par des tables de valeurs rapprochées, puis calculer N_t .

Pour l'étape suivante, calcul sur le couple d'âges (t-1, t), il faut recalculer E_t par :

$$E_t = E'_t \cdot (1 - \exp(-Z_t)) + E_{t+1} \cdot \exp(-Z_t) \quad (15)$$

où E'_t est le taux calculé à partir de la racine F_t pour l'âge t strictement.

Vu les moyens de calcul disponibles actuellement, cette procédure ne présente pas d'intérêt particulier et tendrait même à rendre la résolution moins précise.

La méthode d'analyse de cohortes de Pope.

POPE (1972) a présenté une variante de l'analyse séquentielle des données de capture par âge qui est une approximation de la méthode générale. Elle dérive d'un développement analytique de l'équation (3) de survie :

$N_{t+1} = N_t \cdot \exp(-F - M)$ où F_t et M_t sont simplifiés en F et M, que l'on écrit :

$$N_{t+1} \cdot \exp(M) = N_t \cdot \exp(-F) = N_t - N_t \cdot (1 - \exp(-F))$$

Si l'on remplace le deuxième terme N_t du membre de droite par une expression en C_t dérivée de l'équation (6) des captures, on obtient :

$$N_{t+1} \cdot \exp(M) = N_t - C_t \cdot \frac{Z}{F} \cdot \frac{(1 - \exp(-F))}{(1 - \exp(-Z))} \quad (16)$$

Or, on a les égalités : $\frac{1 - \exp(-F)}{1 - \exp(-Z)} = \frac{\exp(-F/2) \cdot \sinh(F/2)}{\exp(-Z/2) \cdot \sinh(Z/2)} = \exp(M/2) \cdot \frac{\sinh(F/2)}{\sinh(Z/2)}$

où \sinh est la fonction sinus hyperbolique, $\sinh(x) = (\exp(x) - \exp(-x))/2$.

Pour de faibles valeurs des arguments, le rapport des fonctions \sinh est peu différent du rapport des arguments, soit :

$$\frac{\sinh(F/2)}{\sinh(Z/2)} \approx \frac{F/2}{Z/2} = \frac{F}{Z}$$

d'où : $\frac{Z(1 - \exp(-F))}{F(1 - \exp(-Z))} \approx \frac{Z}{F} \exp(M/2) \cdot \frac{F/2}{Z/2} = \exp(M/2)$

L'équation (16) s'écrit alors : $N_{t+1} \cdot \exp(M) = N_t - C_t \cdot \exp(M/2)$

ou encore : $N_t = N_{t+1} \cdot \exp(M) + C_t \cdot \exp(M/2) \quad (17)$

Comme dans le cas général, l'équation (17) caractéristique de l'analyse de cohortes de POPE établit une relation récurrente entre l'effectif à l'âge $t + 1$ et l'effectif à l'âge t que l'on résoud par âges décroissants connaissant les captures. D'après l'auteur, l'approximation faite sur les fonctions \sinh est acceptable pour des valeurs de F inférieures à 1,2 et des valeurs de M ne dépassant pas 0,3 ; dans ces limites, l'erreur relative sur les effectifs N_t n'excède pas 4 % par rapport aux résultats de la méthode générale.

L'intérêt le plus évident de la relation (17) est sa simplicité, tant dans son expression que par la facilité avec laquelle elle permet de calculer N_t connaissant N_{t+1} et C_t . Notons seulement que l'ordre de résolution est différent : on calcule d'abord N_t puis le rapport $S_t = \frac{N_{t+1}}{N_t} = \exp(-F_t - M_t)$ dont le logarithme permet d'évaluer F_t connaissant M_t . N_t étant connu, on reprend l'équation (17) pour calculer N_{t-1} , etc. Pour l'initialisation du calcul, l'estimation de N_T est effectuée comme dans le cas général par les formules (12) ou (13).

La formule de POPE présente aussi le grand avantage d'établir une relation linéaire, explicite, entre les effectifs et la capture, alors que dans la méthode générale il y a rupture en deux étapes (résolution de (9) en F_t , puis calcul de N_t par (10)). Il est alors possible de décomposer les termes par des développements analytiques et d'en déduire des relations permettant d'étudier l'effet des erreurs sur tel ou tel paramètre et leur propagation entre l'âge T et l'âge de première capture.

Outre la démonstration exposée ci-dessus, il existe deux approches simples aboutissant à des expressions de type (17), dont l'intérêt est surtout qu'elles permettent de tenir compte de l'activité saisonnière de certaines pêcheries.

La première (CADIMA, 1977) traduit, à l'aide d'un graphique, l'approximation implicitement contenue dans la formule de POPE. Considérons la figure 1 qui représente les variations d'effectif de la classe au cours de l'année n (âge t à $t+1$) et supposons que la capture C_t est totalement réalisée, instantanément, au milieu de l'année (âge $t+1/2$). Avant et après cet instant, la décroissance d'effectif n'est due qu'à la mortalité naturelle, soit :

$$N' = N_t \cdot \exp(-M/2)$$

$$N_{t+1} = N'' \cdot \exp(-M/2)$$

La différence entre N' et N'' est égale à la capture C_t , soit :

$$C_t = N' - N'' = N_t \cdot \exp(-M/2) - N_{t+1} \cdot \exp(M/2)$$

où

$$N_t = C_t \cdot \exp(M/2) + N_{t+1} \cdot \exp(M) \quad (17)$$

ULLTANG (1977) fait toutefois remarquer que si les coefficients F et M ont une valeur constante à tout moment de l'année, la durée moyenne de vie des individus au cours de cette même année sera inférieure à 1/2 du fait qu'il y a décroissance continue de l'abondance dans le stock et donc dans les captures, et ce d'autant plus que F et M ont des valeurs plus importantes.

On peut alors définir un paramètre k , fonction de F et M , représentant la durée de survie moyenne des individus au cours de l'année n ; k peut être ajusté pour tenir compte de l'activité saisonnière des pêcheries : il est nul si la pêche s'effectue totalement en début d'année, il est égal à la durée (exprimée en fraction d'année) séparant le début d'année de la période d'activité dominante. L'équation (17) est alors modifiée comme suit :

$$N_t = C_t \cdot \exp(k \cdot M) + N_{t+1} \cdot \exp(M) \quad (18)$$

La seconde approche expérimentale (CHEVALIER, comm. pers.) s'explique, elle aussi, à l'aide d'un graphique (fig. 2).

En première approximation, on peut estimer la capture d'individus du groupe d'âge t l'année n par :

$$C' = N_t \cdot (1 - \exp(-F_t)) \quad (19)$$

Manifestement, C' surestime C_t : la mortalité par pêche intervient seule sur un effectif non encore affecté par la mortalité naturelle (pêcherie de type 1 dans la classification de RICKER, où la pêche précède la décroissance pour causes naturelles). On retrouve cette expression (19) en prenant $k=0$ dans l'équation (18).

Pour corriger cette approximation par excès, on peut soustraire de C' la fraction de ce nombre qui aurait dû disparaître par mortalité naturelle. Il vient alors :

$$C'' = C' - (1 - \exp(-M)) \cdot C' = N_t \cdot [(1 - \exp(-F)) - (1 - \exp(-M)) \cdot (1 - \exp(-F))]$$

$$\text{soit : } C'' = N_t \cdot \exp(-M) \cdot (1 - \exp(-F)) \quad (20)$$

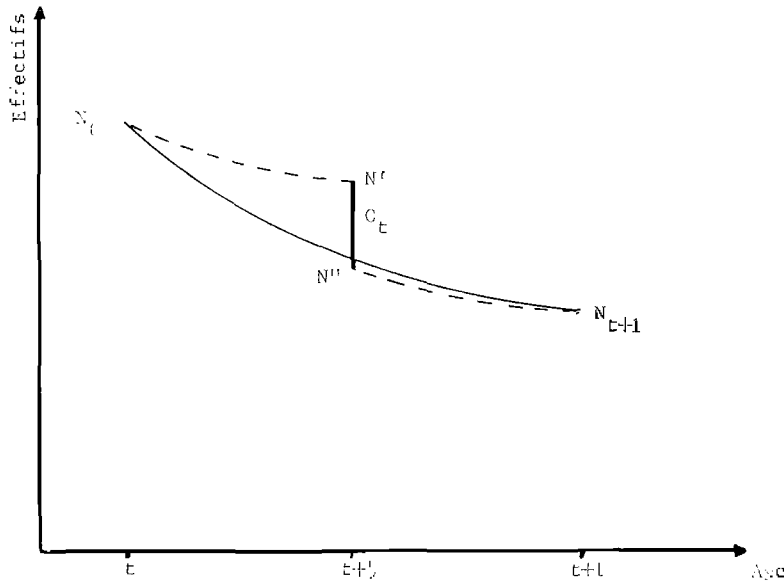


FIG. 1. — Approche graphique de la formule de POPE : d'après CADIMA (1977).

Si l'on se réfère à la figure 2, on peut aussi écrire :

$$C'' = N' \cdot (1 - \exp(-F))$$

On note alors que la capture C_t est sous-estimée par C'' qui implique que la mortalité F intervient après que la mortalité naturelle ait prélevé sa part.

Au total, on a donc l'inégalité suivante :

$$C'' = N_t \cdot \exp(-M) \cdot (1 - \exp(-F)) < C_t < N_t \cdot (1 - \exp(-F)) = C'$$

Vu la forme exponentielle des expressions (19) et (20), la moyenne géométrique des quantités C' et C'' est l'estimation la plus appropriée de la capture C_t réalisée sur l'effectif moyen annuel :

$$C_t \# \sqrt{C' \cdot C''} = \sqrt{N_t^2 \cdot (1 - \exp(-F))^2 \cdot \exp(-M)}$$

$$\text{ou } C_t \# N_t \cdot (1 - \exp(-F)) \cdot \exp(-M/2) \quad (21)$$

que l'on réécrit sous la forme :

$$C_t \cdot \exp(M/2) = N_t - N_t \cdot \exp(-F) = N_t - N_{t+1} \cdot \exp(M)$$

dont on déduit immédiatement l'équation de POPE :

$$N_t = C_t \cdot \exp(M/2) + N_{t+1} \cdot \exp(M) \quad (17)$$

L'ajustement au caractère saisonnier de certaines pêcheries peut se faire par pondération de l'un des termes C' (F avant M) ou C'' (M avant F) de la moyenne géométrique, suivant que le stock considéré est exploité plutôt en début ou plutôt en fin d'année.

Soient k_1 et k_2 les poids respectifs (1, 2, 3, ...), on écrit :

$$C_t \# (C' \cdot k_1 \cdot C'' \cdot k_2) \cdot \frac{1}{k_1 + k_2} \quad (22)$$

Profitons de la discussion amorcée dans ce paragraphe pour mentionner une caractéristique générale de l'analyse de cohortes, commune aux deux méthodes. Lorsque nous avons défini les

équations de capture et de survie, nous avons simplifié les expressions en adoptant des intervalles de temps égaux à l'« unité », sans qu'il y ait eu besoin de préciser laquelle. Le temps est simplement découpé en intervalles-unités dans chacun desquels on définit un effectif initial, une capture induite par le coefficient de mortalité F agissant au cours de cet intervalle et un effectif final dépendant du coefficient F et d'un coefficient M relatif, lui aussi, à l'intervalle considéré.

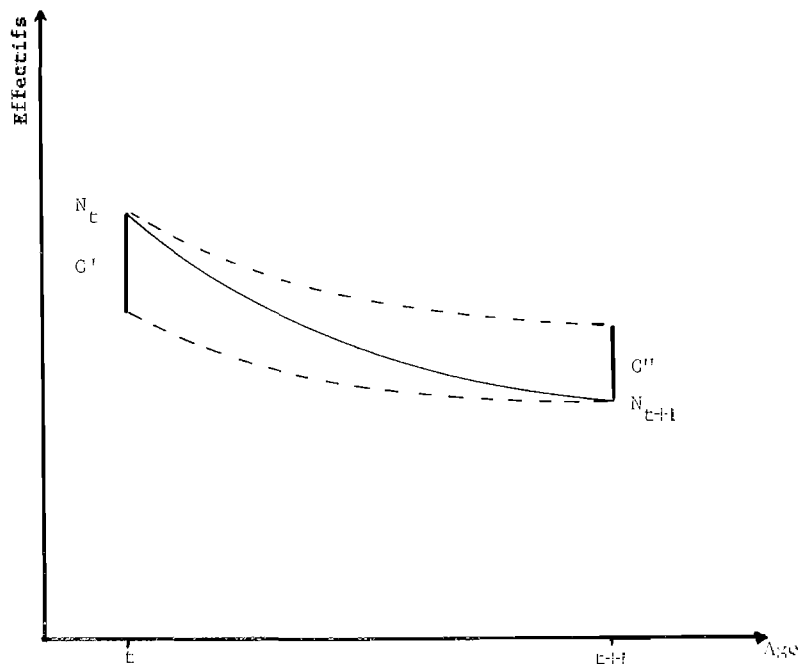


FIG. 2. — Approche graphique de la formule de POPE : d'après CHEVALIER.

Mais si l'échantillonnage permet d'estimer les captures C_t effectuées au cours de périodes de durées quelconques et s'il est possible d'associer une valeur de mortalité naturelle M à chaque période, une analyse de cohortes peut parfaitement être effectuée sur des séries d'intervalles de durées quelconques, voire inégales deux à deux. Il appartient seulement à l'utilisateur de s'y reconnaître dans son découpage surtout s'il relie les résultats à des paramètres calculés indépendamment sur une échelle de temps différente.

Ainsi, un stock exploité principalement en une saison donnée mais sur une durée variable chaque année peut être analysé par étapes : de la fin de l'année à la fin de la saison (C et F partiels faibles), de la fin de saison à son début (C et F élevés), du début de saison au début de l'année (C et F modérés) ; le coefficient F annuel correspondant est ensuite calculé à partir du taux de survie : N fin d'année / N début d'année.

Bien que le modèle l'autorise, et pour des saisons de durée variable, cette procédure reste exceptionnelle en raison de la complication qu'elle entraîne dans une analyse de données réelles par calcul programmé.

Résolution numérique des équations.

L'opération essentielle dans une analyse de cohortes est la détermination des coefficients F de mortalité par pêche à chaque âge t connaissant M et les couples (C_t, N_{t+1}) . L'équation caractéristique (9) présentant des fonctions transcendantes de F au numérateur et au dénominateur, il n'existe pas de solution analytique directe. Si on se maintient dans le domaine de validité de l'approximation de POPE, on peut évidemment utiliser sa formule qui évite tout calcul complexe. Cependant, si l'on dispose de moyens de calcul appropriés, on préférera les méthodes de résolution de l'équation générale qui lèvent toute restriction d'usage.

Historiquement, la première solution pratique a été l'emploi de tables de r établies pour des valeurs F croissant pas à pas et une valeur donnée de la mortalité naturelle (SCHUMACHER, 1970 ; $M = 0,2$). Un utilisateur peut éventuellement élaborer de telles tables pour la valeur de M caractéristique du stock qu'il étudie ; si des interpolations sont nécessaires, il veillera au fait que F et r varient en sens inverse (la racine F est d'autant plus grande que r est plus petit, et inversement). Si l'emploi de tables reste envisageable, voire pratique, pour l'analyse d'une cohorte isolée, il devient fastidieux lorsque l'on traite une matrice complète de captures par âge. Il faut alors se tourner vers les méthodes de résolution par itérations qui supposent impérativement une programmation du calcul sur machine.

DOUBLEDAY (1975, 1977) et MILLER (1977) utilisaient la méthode d'interpolation linéaire ou « *regula falsi* » après avoir vérifié que la fonction choisie était linéaire sur l'intervalle des valeurs probables de F ; le premier considérait $f(F) = (C_i/N_{i+1})^{1/2}$, (racine carrée du rapport $1/r$), le second $f(F) = (C_i/N_i)^2$. Le principe de la méthode se déduit du théorème de CAUCHY : si la fonction $f(F)$ est continue sur un intervalle (a, b) et que $f(a)$ et $f(b)$ sont de signes contraires, il existe dans l'intervalle (a, b) au moins une racine c telle que $f(c) = 0$. Une valeur approchée de cette racine est donnée par :

$$c = a - \frac{(b - a) \cdot f(a)}{f(b) - f(a)} = \frac{a \cdot f(b) - b \cdot f(a)}{f(b) - f(a)} \quad (23)$$

Sur la courbe de la fonction f , c'est l'abscisse du point où la corde joignant $(a, f(a))$ à $(b, f(b))$ coupe l'axe horizontal d'ordonnée correspondante.

Le processus itératif commence par le choix de a et b comme limites vraisemblables des variations de F et par un premier calcul de c par la formule (23). Selon que $f(c)$ a le signe de $f(a)$ ou de $f(b)$, c remplace a ou b comme borne de l'intervalle pour une nouvelle estimation de c et ainsi de suite jusqu'à ce que $f(c)$ soit suffisamment proche de 0 selon le seuil de précision désirée. La méthode assure une convergence satisfaisante vers la racine $F_i = c$, mais le programme de calcul doit réaliser un grand nombre de tests de signe et il est de ce fait assez lourd.

Pour pallier cet inconvénient, on peut envisager l'emploi de la méthode de NEWTON (p. ex. : MESNIL, 1978). Se référant encore au théorème de CAUCHY, on approche cette fois la racine F_i par des évaluations successives telles que :

$$F_{i+1} = F_i - \frac{f(F_i)}{f'(F_i)} \quad (24)$$

où $f'(F_i)$ est la dérivée de la fonction au point d'abscisse F_i . Géométriquement, cela revient à estimer la racine par l'abscisse du point d'intersection de l'axe des F (ou d'une horizontale $f(F) = r$) par la tangente à la courbe au point $(F_i, f(F_i))$.

Partant d'une valeur arbitraire F_0 , on calcule F_1 puis successivement F_2, F_3, \dots, F_n par la formule (24) jusqu'à ce que $f(F_n)$ soit suffisamment proche de 0 ou que la différence entre F_{n-1} et F_n soit inférieure au seuil choisi. Généralement, la méthode de NEWTON permet une convergence très rapide vers la racine, dans la mesure toutefois où l'on ne se heurte pas au cas d'impossibilité évident : $f'(F) = 0$ (la racine coïncide avec un maximum, un minimum ou un point d'inflexion).

Dans le cas qui nous intéresse, nous avons pris une fonction déduite de $g(F) = r$ telle que nous l'avons définie par l'équation (9). Le développement est le suivant :

$$g(F) = r = \frac{Z \cdot \exp(-Z)}{F \cdot (1 - \exp(-Z))} \quad (9) \text{ où } Z = F + M$$

dont se déduit $f(F) = r \cdot F - (r \cdot F + Z) \cdot \exp(-Z) = 0$
 et sa dérivée $f'(F) = r + (r \cdot F + Z - r - 1) \cdot \exp(-Z)$.

d'où

$$F_{i+1} = F_i - \frac{r \cdot F_i - (r \cdot F_i + F_i + M) \cdot \exp(-F_i - M)}{r + (r \cdot F_i + F_i + M - r - 1) \cdot \exp(-F_i - M)}$$

En resimplifiant $F_i + M$ en Z_i et après réduction au même dénominateur, on calcule les estimations successives de la racine F_i comme :

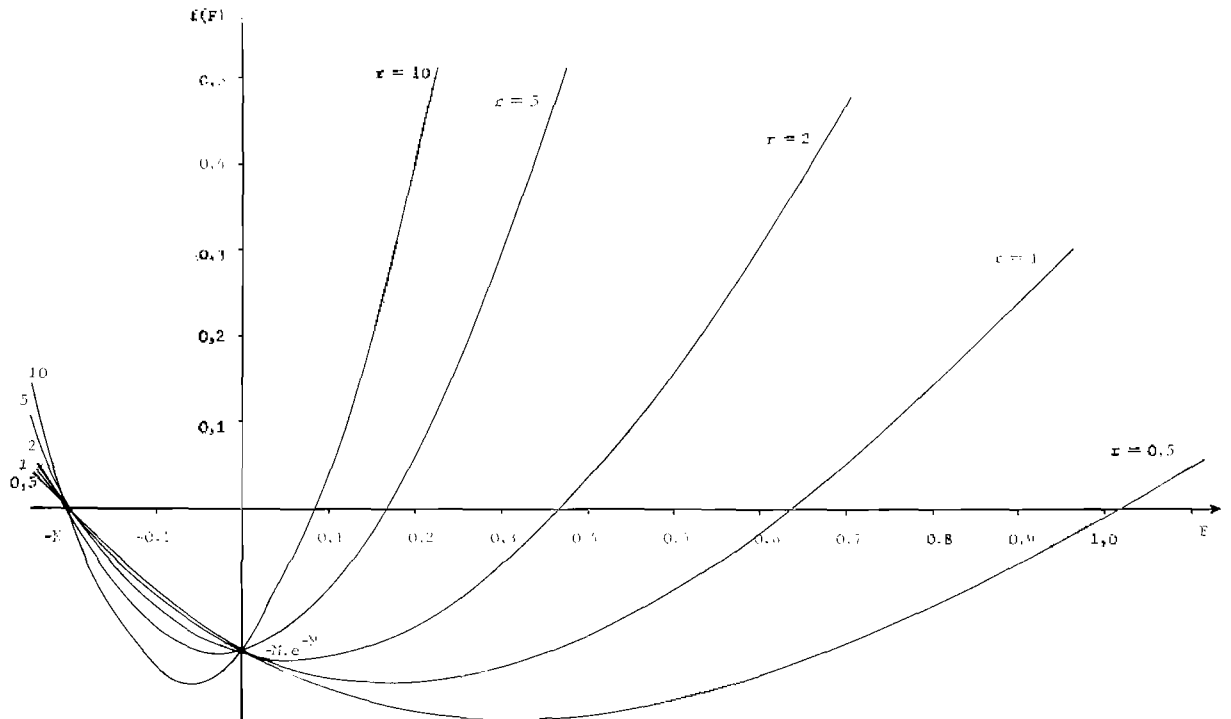


FIG. 3. — Courbes de la fonction $f(F) = r.F - (r.F + Z).e^{-Z}$ et racines F selon les valeurs de r ($M = 0.2$).

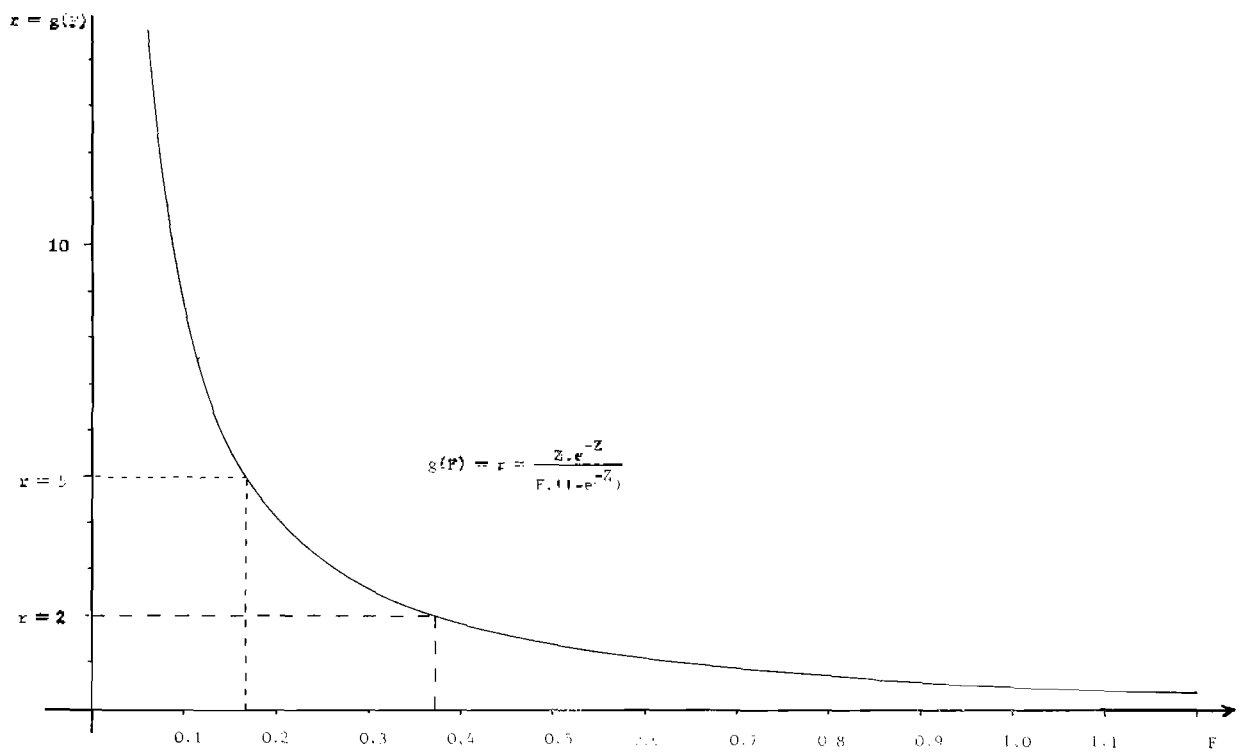


FIG. 4. — Courbe des variations du rapport $r = \frac{N_{t-1}}{C_t}$ en fonction de F ($M = 0.2$).

$$F_{i+1} = \frac{(r \cdot F_i^2 + Z_i \cdot F_i + M) \cdot \exp(-Z_i)}{r + (r \cdot F_i + Z_i - r - 1) \cdot \exp(-Z_i)} \quad (26)$$

expression pour laquelle la valeur de r est connue pour chaque âge t par le rapport des quantités $r = N_t \dots / C_t$. L'équation (26) est extrêmement simple à programmer même sur des calculateurs de poche (cf. Annexe) ; les racines sont obtenues avec rapidité et une grande précision.

Toutefois, et la remarque est valable pour toutes les méthodes itératives, l'analyste doit impérativement prendre connaissance de l'allure de la courbe représentative de la fonction considérée et fixer l'intervalle dans lequel il veut chercher la racine. Nous nous sommes aperçu par exemple (fig. 3) qu'en utilisant la fonction $f(F)$ sous la forme (25) les estimations obtenues par la formule (26) pouvaient, en certaines circonstances, converger vers une racine triviale et absurde, $F = -M$, heureusement facile à détecter et à éliminer, alors que la courbe représentative de la fonction r (fig. 4) ne coupe jamais les axes. Le meilleur moyen d'éviter tout problème est dans ce cas d'adopter systématiquement une première valeur F_0 suffisamment grande (1,5 ou 2) pour initialiser les itérations depuis la limite supérieure de l'intervalle.

Notons également qu'en cas de capture C_t nulle, le rapport r est indéterminé ; il faut alors imposer la racine $F_t = 0$.

Propagation d'erreur dans l'analyse de cohortes.

Ne considérant encore qu'une cohorte isolée, nous allons examiner ici les conséquences d'erreurs commises dans le choix de F_T au dernier âge ou du coefficient M de mortalité naturelle et dans l'évaluation des captures par âge C_t .

1. Effet d'une erreur en F_T (i.e. en N_T).

Jusqu'à présent, nous avons mentionné brièvement l'existence d'une propriété de convergence du modèle, mise en évidence de façon empirique (JONES, 1961 ; TOMLINSON, 1970). Pour tout couple d'âges $(t, t + 1)$, on peut établir des relations entre les paramètres C , N , F et M relatifs aux années correspondantes ; certaines combinaisons permettent d'éliminer des variables communes, mais dans tous les cas il reste des inconnues en excès (au moins une). L'indétermination peut être partiellement levée par la résolution de relations de même type établies sur un couple contigu $(t - 1, t)$ ou $(t + 1, t + 2)$, jusqu'au moment où le problème se pose à nouveau à l'une des extrémités de la série, (t_0, t_1) ou $(T - 1, T)$. Il convient alors d'affecter une valeur arbitraire à l'une des variables, en l'occurrence N ou F , de préférence F comme nous l'avons souligné auparavant.

Le constat qui a entraîné la construction du modèle sous la forme d'une relation récurrente de l'âge $t + 1$ vers l'âge t , est que si l'on initialise le système d'équations sur l'âge T le plus élevé de la série, l'erreur éventuellement due à un choix erroné de F_T tend à s'amenuiser à mesure que la résolution progresse vers les groupes les plus jeunes : les résultats F_t et N_t convergent vers leurs valeurs réelles.

En s'aidant de la forme (17) qu'il a élaborée, POPE a mis en évidence le mécanisme de base de la convergence. Celle-ci n'est que très indirectement liée au nombre de groupes d'âge considérés entre les âges T et t , comme d'aucuns ont tendance à le croire. En fait, la convergence des F_t et N_t vers leurs valeurs vraies est assurée à partir d'un certain niveau de mortalité par pêche cumulée sur les âges T à t , autrement dit quand la somme : $F_T + F_{T-1} + F_{T-2} + \dots + F_t$ excède une valeur seuil. POPE en donne la démonstration suivante :

Considérant une petite erreur ΔN_t commise sur l'effectif N_t , l'expression (17) :

$$N_t = C_t \cdot \exp(M/2) + N_{t+1} \cdot \exp(M) \quad (17)$$

peut être réécrite, en vertu de la loi des accroissements,

$$N_t + \Delta N_t = C_t \cdot \exp(M/2) + (N_{t+1} + \Delta N_{t+1}) \cdot \exp(M) \quad (27)$$

Par soustraction entre ces deux expressions (17) et (27), on obtient :

$$\Delta N_t = \Delta N_{t+1} \cdot \exp(M) \quad (28)$$

Si l'on se souvient que, par réciproque de l'équation (3) de survie :

$$N_t = N_{t+1} \cdot \exp(F_t + M) \quad (10)$$

on arrive par division à :
$$\frac{\Delta N_t}{N_t} = \frac{\Delta N_{t+1} \cdot \exp(M)}{N_t} = \frac{\Delta N_{t+1} \cdot \exp(M)}{N_{t+1} \cdot \exp(F_t + M)}$$

soit :
$$\frac{\Delta N_t}{N_t} = \frac{\Delta N_{t+1}}{N_{t+1}} \cdot \exp(-F_t) \tag{29}$$

Cette relation récurrente établit que l'erreur relative sur les effectifs de la classe diminue lorsque la résolution progresse en séquence ascendante de l'âge $t + 1$ à l'âge t , puisque pour des coefficients F toujours positifs le facteur $\exp(-F_t)$ est forcément inférieur à 1. En revanche, la relation (28) montre que l'erreur absolue augmente dans le même temps.

Par développement de la relation (29), on peut écrire :

$$\frac{\Delta N_t}{N_t} = \frac{\Delta N_T}{N_T} \cdot \exp(-F_t - F_{t-1} - \dots - F_{T-1}) = \frac{\Delta N_T}{N_T} \cdot \exp(-\Sigma F) \tag{30}$$

L'erreur relative devient effectivement négligeable quand, la somme des F augmentant, l'exponentielle négative tend vers 0. On note toutefois que F_T n'intervient pas dans la somme et que l'erreur relative en N_T n'est pas déterminée. Pour de faibles valeurs de Z_T , cette dernière peut être estimée, si F'_T est la valeur vraie de F_T , par :

$$\frac{\Delta N_T}{N_T} \approx \frac{F'_T - F_T}{F_T}$$

Pour des valeurs plus grandes de Z_T , cette approximation reste valable car elle donne alors une estimation par excès, et donc fixe la limite supérieure de l'erreur relative en N_T .

Par simulation, POPE a montré en outre que la convergence est plus rapide dans le cas d'une surestimation de F_T que dans le cas d'une sous-estimation, ce qui tend à confirmer le rôle déterminant du cumul des F . A partir d'une valeur de 2 à 3 de ce cumul, les erreurs relatives tombent largement en deçà des seuils communément admis en dynamique de populations. On note également que les erreurs en F ou en N restent toujours du même signe que l'erreur initiale (excès ou défaut) : il n'y a pas d'oscillation autour des valeurs exactes.

Le tableau 1 montre sur un exemple la progression de la convergence pour différentes valeurs initiales de F_T .

Puisque le choix de F_T équivaut à une estimation indirecte de N_T , on peut analyser les variations simultanées de ces deux paramètres dans la séquence. En simplifiant à l'extrême, on conçoit aisément que, pour réaliser une capture C_T donnée, l'intensité de pêche (et partant la mortalité par pêche F_T qui lui est proportionnelle) doit être d'autant plus élevée que l'abondance N_T du groupe d'âge T est plus faible ; inversement, une capture faible relativement à l'abondance se traduit par un coefficient F_T peu élevé. Ainsi, C_T étant donné, une surestimation de F_T équivaut à une sous-estimation de N_T et donc du rapport $r = \frac{C_{T-1}}{N_T}$ pour l'âge $T - 1$. Comme F et r varient en sens opposés, la surestimation initiale en F_T se perpétue en F_{T-1} , et ainsi de suite, Mais dans le même temps, on calcule l'effectif N_{T-1} comme :

$$N_{T-1} = N_T \cdot \exp(F_{T-1} + M) \tag{10}$$

si bien que le défaut en N_T tend à être compensé par l'excès en F_{T-1} dans l'exponentielle et très rapidement l'erreur relative en N s'estompe.

Etant donné la robustesse que la propriété de convergence confère à l'analyse de cohortes, il peut paraître superflu de s'attarder sur l'effet de l'erreur en F_T . Si cette dernière reste plutôt marginale dans l'exemple envisagé ici d'une cohorte isolée, nous verrons qu'elle peut prendre une grande importance dans l'analyse en données réelles d'une matrice complète de captures, quand l'exploitation de certaines classes n'est pas terminée. Nous allons voir qu'une qualité supplémentaire de la méthode que nous étudions est qu'elle atténue certaines conséquences de cet état de fait.

Référence				Résultats en fonction du choix de F_T au dernier âge										
t	N_t	F_t	C_t	F	N	F	N	F	N	F	N	F	N	t
1	10 000,0	0,01	90,2	0,01	10 030,3	0,01	10 010,1	0,01	9 993,9	0,01	9 989,9	0,01	9 987,1	1
2	8 105,8	0,15	1 025,9	0,15	8 130,7	0,15	8 114,1	0,15	8 100,9	0,15	8 097,6	0,15	8 095,3	2
3	5 712,1	0,50	2 053,9	0,50	5 732,4	0,50	5 718,9	0,50	5 708,0	0,50	5 705,3	0,50	5 703,4	3
4	2 836,5	0,80	1 434,4	0,79	2 853,1	0,80	2 842,1	0,80	2 833,2	0,80	2 831,0	0,80	2 829,5	4
5	1 043,5	0,90	569,6	0,88	1 056,9	0,89	1 048,0	0,90	1 040,8	0,91	1 039,0	0,91	1 037,8	5
6	347,4	0,70	160,3	0,67	358,2	0,69	351,0	0,71	345,2	0,71	343,8	0,71	342,7	6
7	141,2	0,60	58,3	0,55	150,0	0,58	144,1	0,61	139,5	0,62	138,3	0,62	137,5	7
8	63,5	0,60	26,2	0,52	70,6	0,57	65,8	0,62	62,0	0,63	61,1	0,64	60,4	8
9	28,5	0,50	10,3	0,39	34,3	0,46	30,4	0,53	27,3	0,55	26,6	0,56	26,0	9
10	14,2	0,50	5,1	0,35	18,9	0,44	15,7	0,55	13,2	0,58	12,6	0,61	12,1	10
11	7,0	0,40	2,1	0,24	10,9	0,33	8,3	0,46	6,3	0,52	5,7	0,56	5,4	11
T	3,9	0,40	1,2	0,20	7,0	0,30	4,9	0,50	3,2	0,60	2,8	0,70	2,5	T

TABLE. 1. — Convergence des résultats dans l'analyse d'une cohorte en dépit des erreurs sur les coefficients F_T d'initialisation.

Référence M = 0,2				Résultats en fonction du choix de M										
t	N _t	F _t	C _t	M = 0,1		M = 0,15		M = 0,25		M = 0,3		M = 0,35		t
				F	N	F	N	F	N	F	N	F	N	
1	10 000,0	0,01	90,2	0,013	7 309,5	0,011	8 528,4	0,008	11 791,4	0,007	13 992,6	0,007	16 726,9	1
2	8 105,8	0,15	1 025,9	0,180	6 528,2	0,164	7 256,8	0,135	9 103,8	0,122	10 288,6	0,109	11 711,9	2
3	5 712,1	0,50	2 053,9	0,57	4 932,9	0,54	5 297,1	0,46	6 189,6	0,430	6 745,0	0,39	7 399,1	3
4	2 836,5	0,80	1 434,4	0,90	2 519,8	0,85	2 668,1	0,75	3 029,8	0,70	3 254,2	0,64	3 518,1	4
5	1 043,5	0,90	569,6	1,02	926,1	0,96	980,8	0,84	1 116,3	0,77	1 201,7	0,71	1 303,1	5
6	347,4	0,70	160,3	0,81	300,9	0,76	322,4	0,64	376,5	0,59	411,0	0,53	452,1	6
7	141,2	0,60	58,3	0,70	120,9	0,65	130,3	0,55	154,0	0,50	169,0	0,45	186,7	7
8	63,5	0,60	26,2	0,70	54,2	0,65	58,5	0,55	69,2	0,50	75,8	0,46	83,5	8
9	28,5	0,50	10,3	0,58	24,3	0,54	26,3	0,46	31,1	0,42	33,9	0,39	37,3	9
10	14,2	0,50	5,1	0,57	12,3	0,53	13,2	0,47	15,2	0,44	16,4	0,41	17,8	10
11	7,0	0,40	2,1	0,43	6,3	0,42	6,6	0,38	7,4	0,37	7,9	0,35	8,3	11
T	3,9	0,40	1,2	0,40	3,7	0,40	3,8	0,40	3,9	0,40	4,0	0,40	4,1	T

TABLE 2. — Erreurs sur les résultats d'analyse d'une cohorte en fonction de l'erreur sur le coefficient M de mortalité naturelle.

2. Effet d'une erreur en M .

En raison des difficultés rencontrées pour en calculer la valeur avec certitude, le coefficient M de mortalité naturelle laisse subsister de sérieux doutes sur les résultats obtenus à l'aide des modèles analytiques dont il est un élément prépondérant. Un consensus s'est établi sur l'adoption de valeurs au mieux calculées en quelque période favorable et conservées depuis lors, au pire arbitraires. Nous allons voir qu'une qualité supplémentaire du modèle que nous étudions est qu'il atténue certaines conséquences de cet état de fait.

Certains effets de l'erreur en M sur les résultats de l'analyse de cohortes ont été étudiés par AGGER, BOETIUS et LASSEN (1971) et ULLTANG (1977) en particulier, mais leurs observations paraissent contradictoires sur certains points. Cela n'a rien d'étonnant si l'on sait que ces études ne peuvent guère se faire que par simulation sur des cohortes artificielles; on n'est jamais très sûr que les phénomènes observés ne sont pas liés aux valeurs adoptées pour construire l'exemple et il est assez difficile de généraliser les conclusions obtenues. La remarque vaut pour les résultats mentionnés ci-après, issus eux aussi de simulations, qu'il faut donc considérer avec précaution.

Un premier exemple (tabl. 2) est basé sur une cohorte créée à partir d'un effectif initial arbitraire et d'un vecteur de mortalités F par âge typique de certains stocks de mer du Nord; les captures sont calculées en adoptant une valeur $M = 0,2$. Nous avons ensuite effectué des analyses ascendantes avec des coefficients de mortalité naturelle variant de $M = 0,1$ à $M = 0,4$ par pas de $0,05$, et chacune pour des valeurs de F_T variant de $0,2$ à $0,6$ (contre $0,4$ pour la série de référence). Le tableau est constitué en conservant, pour chaque valeur de M testée, le coefficient F_T donnant un résultat moyen entre les différentes options.

La conclusion la plus importante que l'on puisse tirer de cet exemple confirme les observations des auteurs cités: quelles que soient les valeurs de F_T , toutes les analyses convergent, mais vers des valeurs différentes selon le coefficient M adopté. Un choix de M par excès se traduit pratiquement toujours par une sous-estimation des F_i aux différents âges quelque soit le coefficient F_T d'initialisation et donc par une surestimation des effectifs par groupe d'âge: cette fois, les erreurs en M et en N_i sont de même signe. Si M est choisi par défaut, l'effet est strictement inverse.

On observe en outre, du moins en fonction des données que nous avons adoptées, que l'erreur relative en F_i (également en Z_i) tend à être d'autant moins importante que ces coefficients F_i ont des valeurs plus élevées, ce qui corrobore les observations de AGGER *et al.* Pour rendre compte de ce phénomène, nous avons dressé une courbe (fig. 5) des variations relatives $\Delta Z/Z'$ (Z' étant la valeur vraie de Z pour $M = 0,2$, ΔZ l'erreur entre Z' et le résultat moyen Z calculé pour différents F_T) en fonction de Z' .

Globalement, plus l'erreur en M est grande, plus les résultats de l'analyse diffèrent des valeurs de référence, mais on constate que Z_i calculé se rapproche d'autant plus de Z' que sa valeur (ou celle de F_i correspondant) est plus élevée. Ainsi, dans l'intervalle $(0,8; 1,2)$ pour Z , l'erreur commise dans le choix de M est sans grande conséquence sur l'estimation du coefficient de mortalité totale. Autrement dit, l'incertitude sur M affecte l'estimation des mortalités par pêche F_i et donc la ventilation des décès entre captures et causes naturelles, mais a peu d'effet sur l'évaluation du taux de survie, et ce d'autant moins que l'exploitation est plus forte sur le groupe d'âge considéré. L'erreur observée sur les effectifs, et en particulier au recrutement, provient essentiellement de la mauvaise estimation des coefficients F_i les plus faibles dans l'exploitation de la cohorte. Ce résultat donne à penser également que l'adoption d'un taux de mortalité naturelle constant à tous les âges (ou sur plusieurs années) n'introduit pas d'erreur excessive sur les classes les plus exploitées, même quand en réalité M varie avec l'âge ou selon les années.

Cette propriété de convergence apparente des mortalités totales possède toutefois un inconvénient: on ne pourra pas déceler qu'une erreur a été commise sur M . En particulier les courbes de régression des coefficients Z calculés par analyse de cohortes pour différents choix de M , en fonction de l'intensité de pêche (méthode de BEVERTON et HOLT) tendent à se superposer sauf pour les petites valeurs de Z (et de l'effort de pêche); dans tous les cas, l'ordonnée à l'origine ne peut donner une estimation fiable de M .

Le second exemple permet également d'observer la stabilisation des coefficients de mortalité totale mais, vu les particularités de sa construction, reste assez difficile à interpréter. Les données

de référence sont constituées à partir d'un effectif initial arbitraire $N_0 = 10\ 000$, d'une mortalité $M = 0,2$ et d'un vecteur de F_t constants à tous les âges, $F_t = 0,4$ et on a calculé les captures et effectifs correspondants. Des séries d'analyse ascendantes sont alors effectuées sur les captures pour différentes options en F_t et en M .

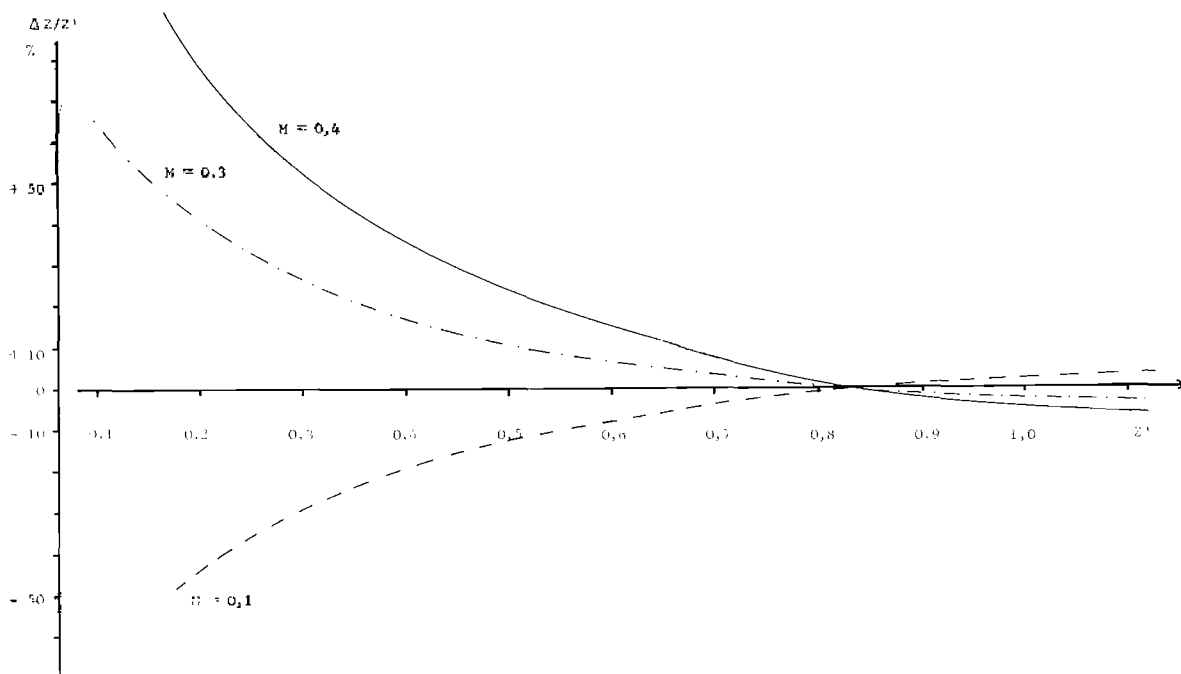


FIG. 5. — Erreur relative sur le coefficient de mortalité totale Z' ($M = 0,2$) en fonction de Z' et de l'erreur en M .

Le tableau 3 permet de constater que, quel que soit le coefficient F_t , les mortalités totales à tous les âges tendent à converger vers leur valeur vraie, $Z = 0,6$, par valeur inférieure ou par valeur supérieure selon l'erreur initiale en Z_T ; la convergence progresse très rapidement au départ puis de façon asymptotique lorsque l'on atteint les groupes les plus jeunes. Il se trouve en particulier que si F_T est choisi, en conjonction avec la valeur de M testée, pour donner $Z_T = 0,6$, tous les Z_t calculés sur la cohorte se stabilisent à leur valeur vraie $Z_t = 0,6$ comme cela apparaît dans le tableau 4. Dans ce cas, à captures égales, l'erreur est nulle en Z_t et constante en F_t , en valeur absolue et l'erreur relative sur les effectifs reste égale au taux initial résultant du choix de F_T .

Dans l'ensemble, les phénomènes observés dans le cas d'une erreur en M sont très semblables à ceux que nous avons analysés au paragraphe précédent, quand M était constant et F sujet à erreur ; les deux coefficients de mortalité semblent avoir des effets synergiques sur la propriété de convergence. Toutefois, aucune des formules associées au modèle n'est symétrique en F et M (sauf l'équation de survie) et il n'est guère possible de préciser à partir de nos exemples l'effet quantitatif de telle ou telle valeur de M sur la convergence de Z .

3. Effets d'erreurs dans l'évaluation des captures par âge.

Autant il est difficile d'apprécier concrètement les paramètres formels que sont les coefficients instantanés de mortalité et donc le biais qui peut entacher leur évaluation, autant la capture est un élément tangible de l'exploitation du stock et il est aisé d'inventorier les sources d'erreurs qui affectent son estimation. Ces dernières sont de deux ordres :

t	Référence M = 0,2			M = 0,1		M = 0,1		M = 0,3		M = 0,3		M = 0,4		t
	N _t	Z _t	C _t	Z _t	N _t	Z _t	N _t	Z _t	N _t	Z _t	N _t	Z _t	N _t	
1	10 000,0	0,60	3 007,9	0,597	8 028,6	0,600	7 992,9	0,592	13 626,7	0,606	13 098,8	0,614	18 751,1	1
2	5 488,1	0,60	1 650,8	0,596	4 416,3	0,600	4 384,1	0,590	7 534,4	0,608	7 144,1	0,618	10 140,2	2
3	3 011,9	0,60	906,0	0,593	2 432,9	0,601	2 403,8	0,586	4 176,3	0,611	3 887,8	0,622	5 464,3	3
4	1 653,0	0,60	497,2	0,589	1 343,4	0,602	1 317,2	0,582	2 322,5	0,615	2 109,3	0,628	2 931,4	4
5	907,2	0,60	272,9	0,583	744,8	0,604	721,0	0,576	1 297,2	0,621	1 139,6	0,635	1 563,7	5
6	497,9	0,60	149,7	0,573	415,5	0,606	394,0	0,569	728,6	0,629	612,1	0,645	827,9	6
7	273,2	0,60	82,2	0,558	234,1	0,611	214,7	0,560	412,2	0,641	326,1	0,658	434,2	7
8	149,9	0,60	45,1	0,534	134,0	0,619	116,5	0,549	235,3	0,658	171,7	0,676	224,8	8
9	82,3	0,60	24,7	0,500	78,5	0,632	62,7	0,535	135,9	0,684	88,8	0,701	114,3	9
10	45,2	0,60	13,6	0,455	47,5	0,656	33,3	0,518	79,6	0,726	44,8	0,738	56,7	10
T	24,8	0,60	7,4	0,40	30,1	0,70	17,3	0,50	47,4	0,80	21,7	0,80	27,1	T

TABLE 3. — Convergence des coefficients de mortalité totale Z_t en dépit d'erreurs en M et en F_T (référence : F_t et Z_t, constants ; M = 0,2).

l'absence de statistiques pour certains secteurs ou certains ports, les débarquements non reportés, une mauvaise ventilation des captures entre stocks entraînent une erreur globale sur le volume (nombre) mais n'ont généralement pas d'effet notable sur la répartition par âge de ces captures ;

des biais ou des insuffisances dans l'échantillonnage (apports par catégories, mensurations, clés taille-âge, croissance), la méconnaissance des rejets (le plus souvent jeunes individus de taille non commerciale) ou des pêcheries locales travaillant avec des engins particuliers modifient en outre la composition en âge des captures.

t	Référence M = 0,2			M = 0,1		M = 0,3		M = 0,4	
	N _t	Z _t	C _t	Z _t	N _t	Z _t	N _t	Z _t	N _t
1	10 000,0	0,60	3 007,9	0,600	8 000,0	0,600	13 333,3	0,600	20 000,0
2	5 488,1	0,60	1 650,8	0,600	4 390,5	0,600	7 317,5	0,600	10 976,2
3	3 011,9	0,60	906,0	0,600	2 409,5	0,600	4 015,9	0,600	6 023,9
4	1 653,0	0,60	497,2	0,600	1 322,4	0,600	2 204,0	0,600	3 306,0
5	907,2	0,60	272,9	0,600	725,7	0,600	1 209,6	0,600	1 814,3
6	497,9	0,60	149,7	0,600	398,3	0,600	633,8	0,600	995,7
7	273,2	0,60	82,2	0,600	218,6	0,600	364,3	0,600	546,5
8	149,9	0,60	45,1	0,600	120,0	0,600	199,9	0,600	299,9
9	82,3	0,60	24,7	0,600	65,8	0,600	109,7	0,600	164,6
10	45,2	0,60	13,6	0,600	36,1	0,600	60,2	0,600	90,3
T	24,8	0,60	7,4	0,600	19,8	0,600	33,1	0,600	49,6

Tabl. 4. — Stabilité des coefficients Z_T de mortalité totale quand Z_T est exact en dépit de l'erreur en M (référence : F_T et Z_t constants).

L'effet d'erreurs de premier ordre est simple à analyser, surtout si l'on se sert d'une expression déduite par récurrence de la formule (17) de POPE. Celle-ci permet en effet d'exprimer, pour tout âge t+1, l'effectif N_{t+1} en fonction de la capture C_{t+1}, et il vient :

$$N_t = C_t \cdot \exp(M/2) + C_{t+1} \cdot \exp(3.M/2) + C_{t+2} \cdot \exp(5.M/2) + \dots + C_T \cdot f(F_T) \cdot \exp((T-1).M) \quad (31)$$

le dernier terme fait apparaître f(F_T) à choisir parmi les fonctions (12) ou (13) pour estimer N_T connaissant C_T et F_T.

Il est clair que si toutes les captures par âge sont sous-estimées avec la même erreur relative p%, l'effectif à l'âge N_t sera diminué du même pourcentage p%. (Si C' est la capture réelle et p l'erreur relative, pour tous les âges t à T la capture C_t sera estimée comme C_t = (1-p).C'_t et il

est évident que $N_t = (1-p).N'_t$. En revanche, dans ces conditions, les rapports $r = \frac{N_{t-1}}{C_t}$ et donc leur solution F_t restent inchangés.

Ces observations, rapportées dans le tableau 5, contredisent en partie les résultats exposés par POPE. Ce dernier a développé des relations explicites entre les variances de F_t , N_t , N_{t+1} et C_t , dans le même esprit que celles données pour F_T , théoriquement utilisables pour analyser l'effet d'erreurs du second ordre. En principe, les procédures standardisées d'échantillonnage permettent d'associer une estimation de variance à toute statistique et de l'inclure dans un calcul d'erreur ; en pratique, on est rarement en mesure d'effectuer le calcul. En outre, bien qu'on puisse admettre que l'erreur sur les captures soit surtout commise par défaut, le pourcentage p est variable selon les années (et donc les groupes d'âge) et même dans le cas le plus simple d'un taux constant, il est difficile à estimer avec précision.

La seule conclusion que l'on puisse tirer est la suivante : l'analyse de cohortes étant destinée à l'évaluation des effectifs et des coefficients de mortalité par pêche à chaque âge dans le stock, son utilisation ne peut être envisagée sérieusement que si l'on peut disposer de statistiques complètes des captures par âge sur l'ensemble du stock, tous secteurs, tous métiers, tous pays cumulés.

Conclusion.

L'estimation par analyse de cohortes des effectifs par groupe d'âge, en particulier au recrutement, est affectée d'une erreur par défaut, en cas de :

choix par excès du coefficient de mortalité par pêche F_T d'initialisation sur le groupe le plus âgé ; une erreur de même signe se propage sur les groupes les plus jeunes tant que les conditions de convergence ne sont pas réalisées ;

erreur par défaut dans l'adoption du coefficient M de mortalité naturelle qui se traduit par une surestimation des mortalités F ; toutefois, pour de grandes valeurs de F , le coefficient Z de mortalité totale se stabilise vers sa valeur réelle ;

sous-estimation des captures par groupe d'âge réalisées sur le stock analysé.

II. - Pratique de l'analyse sur données complètes.

Le tableau des données.

Jusqu'à présent les cohortes prises comme exemples étaient considérées isolément et nous supposons que les captures étaient connues pour tous les âges de la phase d'exploitation. La seule dimension prise en compte était le nombre de groupes d'âges, d'où la présentation en colonnes, les années de capture n'intervenant pas.

En réalité, les cohortes sont définies à partir des résultats d'échantillonnages effectués sur les captures annuelles ; mensuration et composition en taille des captures, lectures d'otolithes et clé taille-âge permettent de ventiler les nombres d'individus débarqués chaque année en des groupes d'âge identique. On peut alors identifier les classes annuelles (naissance ou recrutement) : le groupe d'âge t l'année n appartient à la classe née l'année $(n-t)$, comme le groupe d'âge $t-1$ l'année $n-1$ ou le groupe d'âge $t+x$ l'année $n+x$. Finalement, si l'on adopte la présentation traditionnelle des résultats d'échantillonnages en tableaux (P lignes dont les éléments sont les captures réalisées sur autant de groupes d'âge au cours des Q années portées en colonnes), les captures sur chaque cohorte figurent en obliques (éventuellement parallèles à la diagonale quand $P = Q$).

La figure 6 représente une de ces « matrices » de captures en nombre par groupe d'âge réalisées sur une série d'années. On y reconnaît en particulier la cohorte étudiée dans les tableaux 1, 2 et 5 : son exploitation a commencé en 1967 sur des individus du groupe 1 (par définition, il s'agit donc de la classe 1966) et a cessé en 1978, ou du moins l'échantillonnage ne permet plus d'identifier les âges et donc les classes des animaux de plus de 12 ans et il est préférable de ne plus en tenir compte. Deux autres cohortes sont également représentées : en bas et à gauche, quelques

Référence				$C_t - 20\%$		$C_t - 10\%$		$C_t + 10\%$		$C_t + 20\%$	
t	N_t	F_t	C_t	F	N	F	N	F	N	F	N
1	10 000,0	0,01	90,2	0,01	7 999,8	0,01	8 999,8	0,01	10 999,8	0,01	11 999,7
2	8 105,8	0,15	1 025,9	0,15	6 484,5	0,15	7 295,1	0,15	8 916,2	0,15	9 726,8
3	5 712,1	0,50	2 053,9	0,50	4 569,6	0,50	5 140,8	0,50	6 283,2	0,50	6 854,3
4	2 836,5	0,80	1 434,4	0,80	2 269,1	0,80	2 552,8	0,80	3 120,1	0,80	3 403,7
5	1 043,5	0,90	569,6	0,90	834,7	0,90	939,1	0,90	1 147,8	0,90	1 252,1
6	347,4	0,70	160,3	0,70	277,8	0,70	312,6	0,70	382,0	0,70	416,8
7	141,2	0,60	58,3	0,60	112,9	0,60	127,1	0,60	155,3	0,60	169,4
8	63,5	0,60	26,2	0,60	50,7	0,60	57,1	0,60	69,8	0,60	76,1
9	28,5	0,50	10,3	0,50	22,8	0,50	25,6	0,50	31,3	0,50	34,2
10	14,2	0,50	5,1	0,50	11,3	0,50	12,7	0,50	15,6	0,50	17,0
11	7,0	0,40	2,1	0,39	5,6	0,39	6,3	0,39	7,7	0,39	8,4
T	3,9	0,40	1,2	0,40	3,1	0,40	3,5	0,40	4,2	0,40	4,6

TABLE. 5. — Effet d'une erreur dans l'évaluation des captures par groupe d'âge (erreur relative constante à tous les âges).

captures sur la classe 1958 (groupe 9 en 1967) qui arrive en fin d'exploitation en 1970, et dans la partie supérieure droite les premières captures sur la classe 1974.

On peut avoir à considérer des sommes de captures en nombre réalisées sur toute année n , captures totales calculées sur tous les groupes (par exemple SC (74) en 1974) ou prélèvements sur le stock d'adultes (C.AD (68)) comptés à partir de l'âge moyen de première reproduction (groupe 4 en l'occurrence).

Ces tableaux constituent une représentation synoptique des éléments de base indispensables pour toute étude de dynamique de populations. On doit y ajouter une évaluation du coefficient M de mortalité naturelle, éventuellement de ses Q valeurs annuelles ou de ses P valeurs par groupe d'âge. Mais, pour réaliser une analyse de cohortes, il est nécessaire de se donner deux éléments supplémentaires.

Le premier, coefficient F_T de mortalité par pêche pour le dernier âge, a déjà été largement traité en première partie. Mais à la matrice complète, il faut associer une valeur de ce coefficient pour chaque cohorte figurant sous la diagonale principale, autrement dit constituer le vecteur-ligne des $F(T, 67)$ à $F(T, 80)$, $T = 12$.

L'importance du second élément apparaît moins évidente alors qu'il joue le même rôle. Pour initialiser le calcul sur les cohortes figurant au-dessus de la diagonale, il faut également choisir des valeurs de mortalité par pêche, mais les affecter cette fois à chacun des groupes d'âge représentés dans les captures de la dernière année; ce sont les éléments $F(1, 80)$ à $F(11, 80)$ — $F(12, 80)$ étant déjà adopté — du vecteur colonne représenté à droite sur la figure 6.

Toutes les données étant ainsi rassemblées, on peut commencer le calcul. Il est évident toutefois, rappelons-le, que les données doivent être homogènes: le nombre de groupes d'âge (dimension verticale P) doit être constant pour les années considérées et les captures à l'âge T doivent être calculées toujours selon les mêmes conventions (groupe simple, groupe + ou cumul annuel sur âge T et plus).

Les matrices des résultats.

Vu les dimensions habituelles des matrices traitées et le nombre d'itérations nécessaire pour chaque option, l'analyse est généralement programmée et réalisée sur ordinateur; nous indiquerons ici les principales phases du calcul.

Partons du coin inférieur gauche de notre figure 6: une des formules d'initialisation, (12) ou (13) selon le cas, permet d'estimer $N(12, 67)$ connaissant $C(12, 67)$ et $F(12, 67)$. Aucun autre élément de la même cohorte n'étant connu, le calcul est suspendu; il reprend de la même façon sur la cohorte suivante. $C(12, 68)$ et $F(12, 68)$ étant connus, on calcule $N(12, 68)$ par une formule d'initialisation appropriée et un premier rapport $r = N(12, 68)/C(11, 67)$; on résout ce dernier en $F(11, 67)$ par une méthode itérative et l'on calcule l'effectif correspondant $N(11, 67)$ par l'équation (10). Un algorithme du programme permet de tester la limite gauche de la matrice (année 1967) et de reprendre le calcul sur la cohorte suivante: initialisation, résolution d'un premier rapport r en F d'où N , d'un second rapport r , calcul de l'effectif du groupe 10 en 1967, et ainsi de suite jusqu'à la diagonale principale initialisée sur $F(12, 80)$.

L'analyse se poursuit de façon analogue, mais cette fois les systèmes sont initialisés sur les captures de l'année 1980, obligatoirement par l'équation (12), et le test de fin de cohorte est effectué au niveau du groupe 1 (première ligne). La dernière phase se déroule en une étape unique: estimation de $N(1, 80)$ à partir de $C(1, 80)$ et de $F(1, 80)$ adopté, par la relation (12).

En résumé, les phases du calcul sont:

- 1) Initialisation en N_T connaissant C_T et F_T
ou en $N(t, 80)$ pour $C(t, 80)$ et $F(t, 80)$;
- 2) Calcul de $r = \frac{N(t+1, n+1)}{C(t, n)}$ et résolution en $F(t, n)$;
- 3) Estimation de $N(t, n)$ connaissant $N(t+1, n+1)$ et $F(t, n)$;
- 4) Test de fin de cohorte: première colonne (n) ou première ligne (t); oui: reprise en 1, sur la cohorte suivante; non: reprise en 2, sur la même cohorte, sauf:

ANNEE	1967	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	80
1	90,2								100				c(1,79)		F(1,80)
2		1025,9								1020					F(2,80)
3			2053,9								2000				
4*				1434,4								1450			
5					569,6								580		F(5,80)
6						160,3		c(6,74)						170	<u>0,70</u>
7							58,3								
8				c(8,70)				26,2							F(8,80)
9	13,0								10,3						
10		10,1								5,1					
11			6,4								2,1				
12 (T)				3,1								1,2			F(T,80)
		↓						↓							
		C.A.D.(68)						S.C.(74)							
12	F(T,67)	F(T,68)	F(T,69)	<u>0,5</u>	F(T,71)	F(T,72)						<u>0,40</u>		F(T,80)	

FIG. 6. — Le tableau des données : matrices des captures par groupe d'âge et coefficients F de mortalité par pêche pour l'initialisation.

ANNEE		1967	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80
		GROUPE													
1	0,01									0,01				F(1,73)	F(1,80)
2		0,15									0,15				F(2,80)
3			0,50									0,48			
4*				0,80									0,79		
5					0,90									0,88	
6	—	—	—	—	—	0,70	—	—		F(6,74)	—	—	—	—	0,70
7							0,50								
8				F(8,70)						0,60					
9	0,31									0,50					
10		0,42									0,50				
11			0,51									0,40			
12 (T)	F(T,67). F(T,68).			0,50		F(T,72)		F(T,74)					0,40		F(T,80)

↓

F moyens pondérés annuels $\frac{S. (N \times F)}{S. (N)}$

FIG. 7. — Résultats d'une analyse de cohortes : matrice des coefficients de mortalité par pêche à chaque âge.

5) Fin de calcul : première ligne, dernière colonne.

Une fois la matrice des données parcourue entièrement, l'analyse de cohortes aura permis d'associer à toute capture $C(t, n)$ un coefficient de mortalité par pêche $F(t, n)$ et un effectif de groupe d'âge en début d'année n , $N(t, n)$, résultats que l'on retrouve en positions équivalentes du point de vue indices dans deux matrices de mêmes dimensions que celle des données.

La matrice des coefficients $F(t, n)$ fait l'objet de la figure 7 ; on y a représenté les résultats en F de l'exemple étudié à plusieurs reprises (classe 1966) ainsi que ceux des classes 1958 et 1974. Rappelons que la dernière ligne (groupe $T = 12$) et la dernière colonne (année 1980) ont comme éléments les coefficients F choisis à l'avance pour initialiser les calculs.

Partant des éléments de la matrice, on peut chercher à calculer un coefficient F de mortalité par pêche total ou moyen pour toute année n ou tout groupe p . Bien que cela ne paraisse pas formellement rigoureux (F est par essence indépendant de l'abondance), il est intuitivement satisfaisant d'effectuer à cette fin une pondération des coefficients F par l'effectif de groupe correspondant ; en effet, chaque ligne (colonne) contient des paramètres relatifs à des cohortes distinctes, indépendantes, dont les conditions de recrutement et d'exploitation peuvent être différentes. La pondération assure donc une sorte de standardisation et s'exprime sous la forme suivante :

$$F \text{ pond.} = (\Sigma (F \cdot N)) / \Sigma N$$

Les sommes sont calculées par cumul le long d'une ligne ou d'une colonne mais, généralement, on exclut les groupes les plus âgés et les années les plus récentes qui sont les plus affectés par les erreurs dans le choix des coefficients F d'initialisation.

La série des mortalités F moyennes pondérées par année (colonnes) pourra être comparée à celle des intensités (ou des efforts) de pêche annuelles auxquelles elles sont en principe proportionnelles. Quant à la colonne des mortalités F moyennes par âge (ligne), elle rend compte de la répartition moyenne des intensités d'exploitation sur les différents groupes d'âge qui composent la population au cours des années sélectionnées (« exploitation-pattern » dans la terminologie anglo-saxonne). Il sera fait mention de ces notions dans un chapitre ultérieur consacré aux procédures complémentaires.

La figure 8 présente la seconde matrice de résultats, de mêmes dimensions, dont les éléments sont les effectifs de groupes d'âge estimés au début des années, $N(t, n)$. Par cumul dans les colonnes, on peut calculer l'effectif total du stock au début de telle ou telle année ou l'abondance numérique du stock de géniteurs, comptée à partir de l'âge moyen de première reproduction et étudier leurs variations en fonction des paramètres d'exploitation.

Si l'on tient compte des propriétés de la méthode exposées en première partie, on peut distinguer deux zones dans les matrices de résultats. Les éléments des lignes inférieures (groupes les plus âgés) et des colonnes de droite (années les plus récentes) sont affectés par les erreurs éventuellement commises dans le choix des coefficients F d'initialisation : ils varient sensiblement à chaque option en F terminal.

En revanche, grâce à la propriété de convergence, la partie supérieure gauche des matrices est exempte de ce type d'erreur ; les résultats qu'elle contient sont des estimations précises des paramètres F et N pour autant que la répartition des captures par âge et le(s) coefficient(s) de mortalité naturelle soi(en)t connus avec exactitude. Plus la dimension horizontale des matrices augmente au fil des années et sous réserve d'une dimension verticale suffisante, plus la zone de convergence s'accroît et plus grande est la fiabilité des paramètres calculés.

Si l'erreur sur les derniers groupes est généralement sans conséquence importante, il n'en est pas de même de l'incertitude sur les résultats des dernières années. Non seulement l'analyse est incomplète mais surtout, comme elle n'est qu'un premier pas dans l'étude du stock, il n'est pas possible de procéder immédiatement aux étapes suivantes (prédictions d'effectifs et de rendement à court et long terme) qui sont entièrement basées sur les paramètres relatifs à la toute dernière année. La méthode décrite jusqu'ici ayant le seul défaut de ne pouvoir les fournir avec une fiabilité satisfaisante, on a dû développer des procédures complémentaires destinées à recouper ou à prédire les résultats de l'analyse de cohortes.

AGE		ANNÉES																
		1967	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80			
GROUPES																		
1	10 000									10 030								N(1,80)
2		8 106											8 122					N(2,80)
3			5 712											5 730				
4*				2 836											2 899			
5					1 043											1 081		
6						347					N(6,74)							368
7							141											
8								N(8,70)				63						
9		54											28					
10			32											14				
11				18											7			
12 (T)		N(12,67)	N(12,68)		9							N(12,74)				4		N(12,80)

Stock de géniteurs

Effectif annuel total

FIG. 8. — Résultats d'une analyse de cohortes : matrice des effectifs par groupe d'âge en début d'années.

Procédures complémentaires - Critères de stabilisation.

Le principe des méthodes décrites ci-après découle simplement des propriétés du modèle : pour les années dites de la zone de convergence, certains groupes d'âge étant exclus, l'analyse de cohortes permet d'évaluer les paramètres fondamentaux du stock exploité avec un minimum d'erreur compte tenu des données disponibles. Ces paramètres sont les effectifs N et les coefficients F de mortalité par pêche, annuels, moyens ou relatifs aux groupes d'âge considérés. Par des méthodes ou des modèles indépendants, on peut estimer d'autres éléments caractéristiques du stock, appelons-les, des statistiques, dont les variations, en valeur absolue ou relative, sont corrélées à celles des paramètres évoqués.

Par régression linéaire, éventuellement après un changement de variable approprié, on cherche dans un premier temps à caractériser la relation entre les paramètres et statistiques associés sur les années (ou les groupes d'âge) de la zone de convergence. Puis, connaissant les valeurs de la statistique pour les années plus récentes et grâce à la relation d'inférence, on peut prédire les valeurs probables des paramètres. En ajustant les paramètres d'initialisation de l'analyse de cohortes, on cherche enfin à calculer des valeurs aussi proches que possible des valeurs prédites.

On pourra envisager comme statistiques indépendantes : l'intensité (ou l'effort) de pêche, la capture par unité d'effort ou les indices d'abondance calculés à l'issue des campagnes scientifiques d'inventaire.

1. Répartition par âge des mortalités F par pêche.

Le critère dit de l'« exploitation pattern » ne relève pas du principe exposé ci-dessus, mais il doit être mentionné avant tout autre car c'est la première approche généralement retenue pour l'initialisation de l'analyse. Chaque année supplémentaire d'exploitation permet d'ajouter une colonne à la matrice des données pour une nouvelle analyse, mais on manque généralement d'indication pour constituer la colonne correspondante des coefficients F . Si l'on admet en première approximation que ces derniers se répartissent relativement par groupe d'âge selon les mêmes proportions que les années précédentes, on peut adopter les moyennes par âge calculées sur une série d'années sélectionnées dans la zone de convergence. Si au contraire on sait que la répartition a été modifiée (changement de maillage, d'engins, de lieux de pêche, ...) et dans quelle mesure on peut éventuellement corriger cette moyenne.

Le choix des années de référence pose le problème suivant : elles doivent incontestablement se trouver dans la zone de convergence des F , en pratique 3 ou 4 ans auparavant au moins, mais ne doivent pas être trop antérieures à l'année considérée car les modalités de pêche ne doivent pas avoir été sensiblement altérées. En outre, on évitera soigneusement les années pour lesquelles des groupes d'âge intermédiaire n'ont pas été capturés ($C_t = 0$ donc $F_t = 0$) ; on peut être quasiment certain qu'une estimation de capture nulle est dans ce cas la conséquence d'un défaut d'échantillonnage, donc non significative, mais on ne peut savoir si le paramètre doit être pris en compte ou non dans le calcul de moyenne.

En réintroduisant successivement des valeurs recalculées des F moyens par âge, on relance l'analyse jusqu'à ce que ces moyennes se stabilisent. En définitive, on obtient non seulement une stabilisation de la répartition relative des coefficients F par âge, objectif souhaité, mais aussi de leur valeur absolue. Or on peut prouver que la « convergence » de la moyenne des F qui se réalise toujours n'est pas un critère valable d'exactitude de la valeur absolue du coefficient d'initialisation. Pour ajuster cette dernière, on va s'intéresser à l'évolution des intensités de pêche.

2. Coefficient F de mortalité et intensité de pêche.

L'intensité de pêche étant définie comme le nombre d'unités d'effort de pêche appliquées par unité de surface sur le stock (concentration de l'activité de pêche dans l'espace), la probabilité de rencontre entre un individu et l'engin de pêche dépend directement de cette intensité. La fréquence des captures (rencontres suivies de captures) est proportionnelle à l'intensité de pêche et à la densité d'individus présents sur l'unité de surface. Si l'on se réfère à l'équation (2), il s'ensuit que le coefficient F de mortalité par pêche est proportionnel à l'intensité de pêche f .

On écrit : $F = q \cdot f$ où q est le coefficient de capturabilité.

Une simplification sans doute nécessaire pour la clarté des manuels a été introduite et il est malheureusement devenu courant d'interpréter différemment cette relation. L'aire occupée par le stock exploité est considérée comme constante et la densité des individus et l'activité de pêche comme uniformément distribuées sur cette aire ; la densité devient abondance, l'intensité est assimilée à l'effort et l'on admet que le coefficient instantané F est proportionnel à l'effort de pêche.

Il est un fait que, pour la plupart des stocks, la donnée la plus directement disponible est l'effort de pêche déployé par secteur ou groupe de secteurs, non corrigé par les aires de ces derniers. L'analyse de cohortes permet par ailleurs d'estimer une valeur annuelle du coefficient F : somme, moyenne ou moyenne pondérée par les effectifs, calculées sur tous les groupes ou certains âges seulement.

La relation entre les deux quantités doit être linéaire et on peut la caractériser par régression pour les années où la convergence des estimations F s'est manifestée. En portant en abscisse les valeurs d'efforts de pêche connues pour les années récentes, on peut déterminer les valeurs probables des mortalités F induites. A défaut d'une corrélation très significative, on peut au moins estimer les tendances relatives en F par rapport aux années de référence.

Si la répartition par âge des mortalités F est restée stable, ou a varié dans des proportions connues, on peut de la même façon analyser les relations entre l'effort de pêche total et les coefficients F relatifs à tel ou tel groupe d'âge. En ajustant les paramètres d'initialisation sur le dernier groupe et surtout sur la dernière année, tout en respectant la répartition relative par âge, on cherche à obtenir par le calcul les valeurs ou tendances prédites.

Supposons que les efforts sont connus avec précision et admettons qu'ils valent mesure des intensités, il reste que, de même que l'analyse de cohortes doit être effectuée sur les captures totales de toutes les pêcheries sur le stock, des données d'effort et les captures correspondantes doivent être disponibles pour toutes les nations concernées et tous les engins utilisés. En dépit d'une certaine standardisation, au moins à l'échelle nationale, toutes ces statistiques ne sont pas strictement comparables : unités, puissance de capture, lieux de pêche diffèrent selon les flottilles, et aux divers engins correspondent des unités d'effort et des coefficients de sélectivité particuliers.

La difficulté peut être contournée si l'on prend comme référence une flottille dont l'activité est jugée représentative de l'effort d'exploitation appliqué au stock : ce sera le plus souvent celle pour laquelle les données sont homogènes sur la plus longue série historique.

Dans le cas plus favorable où des statistiques cohérentes sont disponibles pour plusieurs métiers, on peut combiner leurs efforts respectifs en un index total grâce à une méthode élaborée par DAAN (C.I.E.M., 1979). Une année étant prise comme référence, on calcule pour chaque métier un indice relatif d'effort annuel ; l'unité spécifique au métier disparaît. La somme de ces indices, pondérés par les captures respectives, constitue pour chaque année n une mesure de l'effort global des pêcheries sélectionnées, relative toujours à celle de l'année de référence ; par extrapolation à la capture totale de l'année, on calcule en définitive un indice de l'effort international total. Si par exemple la dernière année est prise comme référence, son indice caractéristique est égal à 1 par définition aussi bien dans chaque métier qu'au niveau du résultat final. On isole alors les années pour lesquelles l'indice international est proche de 1 : le coefficient F moyen annuel pour la dernière année devrait être du même ordre de grandeur que celui qui a été calculé pour ces années. A défaut de valeur analogue, la série des indices est représentative des tendances relatives de l'effort et on ajustera les coefficients F par groupe d'âge de la dernière année en conséquence.

3. Biomasses et captures par unité d'effort.

Il est admis comme une évidence que la capture réalisée par un navire en un temps donné est d'autant plus importante que les poissons sont plus abondants sur les lieux de pêche. La proportionnalité implicitement reconnue entre abondance et capture par unité d'effort n'est toutefois vérifiée que sous réserve de validité des approximations mentionnées au paragraphe précédent : en toute rigueur, la linéarité ne se vérifie qu'entre la densité de poissons et l'intensité de pêche, sur une unité de stock d'aire donnée dans laquelle en outre la densité d'animaux et l'activité de pêche sont distribués de façon uniforme. A moins que l'on ne retienne qu'une pêcherie considérée comme représentative, il reste à trouver une mesure cohérente de l'intensité de pêche globale déployée par toutes les flottilles et à identifier les groupes d'âge spécifiquement exploités par chaque métier.

A ces réserves près, une relation linéaire peut être définie entre les captures, en poids, par unité d'intensité de pêche et les biomasses annuelles, calculées d'après les résultats de l'analyse comme sommes des produits des effectifs N_t par les poids moyens en début de chaque âge t correspondant. Suivant la fraction du stock exploitée par la pêcherie considérée, la biomasse est calculée sur tous les groupes d'âges ou sur les seuls groupes d'adultes. Les coefficients de la régression sont déterminés pour les années de la zone de convergence et des valeurs de biomasses peuvent être prédites pour les années plus récentes ; les coefficients F_t de la dernière année sont ajustées par essais successifs pour amener les biomasses aux niveaux prédits.

4. Effectifs et indices résultant de campagnes d'inventaire.

Les rendements de pêche obtenus par les navires océanographiques lors de campagnes d'étude des stocks pourraient n'être que des évaluations particulière de capture par unité d'effort, réalisées régulièrement selon des modalités que l'on s'efforce de rendre comparables. En fait, on s'oriente de plus en plus vers des expériences planifiées, coordonnées par les commissions internationales, dont l'objectif est d'estimer des statistiques directement liées à la gestion du stock et d'en suivre les variations.

A une première catégorie appartiennent les campagnes d'inventaires (« surveys »), destinées à l'évaluation de l'abondance des espèces sur les secteurs étudiés. Elles sont réalisées avec un engin standard et selon la procédure d'échantillonnage la plus appropriée à la définition de la statistique voulue (capture par unité d'effort, par unité de surface, expansion d'aire balayée, moyenne stratifiée, ...). Mais que celle-ci soit envisagée comme un indice ou comme une mesure d'abondance absolue, elle reste toujours au moins relative à la puissance de pêche du navire et du grément utilisés, d'où la nécessité de conserver les mêmes navires pour toute la durée du projet afin que les résultats restent comparables. Les travaux effectués à bord (dénombrement, mensurations, prélèvements d'otolithes) permettent d'évaluer le nombre d'individus sur les lieux de pêche, et leur composition en âge, selon une certaine échelle. Après plusieurs années d'expériences, on dispose d'une série d'indices proportionnels à l'abondance du stock ou des groupes d'âge qui le composent et on peut comparer leurs variations à celles des effectifs correspondants calculés par analyse de cohortes : nombre N_t par groupe d'âge, abondance numérique totale, stock d'adultes. La corrélation entre la statistique et le paramètre ayant été calibrée dans la zone de convergence, on peut, à l'issue des campagnes, prédire les effectifs pour les années récentes.

Les campagnes de pré-recrutement sont un cas particulier des précédentes : au lieu d'effectuer les prélèvements sur le stock exploité, on va échantillonner les zones de nurseries. Les statistiques recherchées sont exactement du même type que les précédentes mais elles servent cette fois à ajuster les effectifs au recrutement dans l'analyse de cohortes sur les dernières années. Toutefois, on a pu observer (DE VEEN, 1976) que la corrélation n'est pas significative quand la mesure directe concerne un groupe ou une classe dont le recrutement effectif se produira à terme trop lointain et cela est probablement dû à la mortalité extrême et très variable qui affecte les groupes juvéniles. Autrement dit, on ne s'intéressera qu'aux groupes en pré-recrutement imminent, voire en cours de recrutement, ce qui nous ramène donc au type de campagne précédent.

Cette première catégorie d'expériences est surtout adaptée à l'échantillonnage au chalut de fond des espèces démersales, mais ne convient pas aux espèces pélagiques en raison de leur répartition géographique et verticale hétérogène. Pour ces dernières, l'objectif des campagnes d'inventaire est l'évaluation d'abondance des œufs et larves dans le milieu ; l'échantillonnage est effectué à l'aide d'engins appropriés, sur les lieux de reproduction et de préférence pendant, ou aussitôt après, la saison de ponte du fait de la très forte mortalité larvaire. On teste ensuite la corrélation entre le nombre d'œufs et l'effectif, calculé par analyse de cohortes, du stock de géniteurs qui les ont pondus. La forme et les paramètres caractéristiques de cette relation de fécondité ou de stock-recrutement font encore l'objet de larges débats ; si elle peut être reconnue sous une forme quelconque, on pourra la définir sur les années de convergence et l'utiliser pour la prédiction de stock d'adultes et l'ajustement des données de l'analyse.

Les procédures mettant en œuvre les trois types de campagnes sont finalement conformes au principe exposé au début de ce chapitre. Il est bien évident, toutefois, que leurs résultats ne peuvent être pris en compte que s'ils recouvrent largement les années sur lesquelles les estimations

calculées par l'analyse de cohortes convergent. Bien plus, en dépit de l'adoption de procédures sophistiquées et malgré une intensité de prélèvement accrue grâce à la participation de plusieurs nations, les variances d'échantillonnage des statistiques citées sont parfois considérables et les corrélations ne deviennent significatives qu'avec des séries historiques suffisamment longues. Outre une standardisation poussée des méthodes, ces campagnes imposent donc une planification stricte, à long terme.

Il peut arriver que les différentes statistiques testées donnent des indications discordantes. L'ajustement des données de l'analyse sera alors effectuée en fonction de celle dont l'échantillonnage est le moins biaisé ou a la plus faible variance observée. Si des doutes subsistent, on pourra envisager d'autres critères moins rigoureux : le coefficient de mortalité totale entre deux âges successifs peut être estimé par exemple à partir de la pente descendante de la courbe des captures (éventuellement par unité d'effort) en fonction du temps, ou plus simplement par le rapport des populations virtuelles.

De l'analyse du stock aux options de gestion.

Notre propos étant l'étude du modèle d'analyse de cohortes, nous ne voudrions pas déborder trop largement vers les opérations qui font suite à l'analyse, et mériteraient aussi une discussion approfondie ; mais il ne serait guère satisfaisant de passer sous silence le rôle et les utilisations pratiques de la méthode qui a retenu notre attention. La procédure ayant été utilisée, seule ou en conjonction avec des critères complémentaires, pour analyser la matrice des données, on dispose d'estimations fiables des paramètres d'exploitation, au cours des années considérées, des différentes composantes du stock (classes annuelles et groupes d'âge).

Un des problèmes que ces résultats pourraient permettre de résoudre est, à première vue, l'évaluation des gains ou des pertes, en terme de rendement ou de survie, résultant de modalités d'exploitation différentes des modalités observées. Considérant les cohortes entièrement exploitées dans l'histoire de la pêche, on voudrait analyser par exemple les conséquences qu'aurait entraînées l'emploi de maillage plus grands.

Connaissant la composition en tailles des captures, les coefficients de sélectivité et les clés taille-âge, on peut reconstituer une matrice de captures par âge avec le second engin, où seules en fait les premières lignes sont révisées en baisse. L'analyse en séquence ascendante permet de calculer la réduction en F , consécutive au changement de maillage, sur les groupes les plus jeunes, ce qui est déjà un résultat appréciable. Il y a effectivement réduction de F car, si l'on se place à un âge t tel que C_t est diminuée mais N_{t+1} est inchangée, le rapport r (équation 9) augmente d'où, comme nous l'avons vu, une diminution de F . Mais, de ce fait, l'effectif N_t obtenu par l'équation (10) diminue également. Cela correspond exactement à l'acceptation précise et restrictive de la notion de recrutement : âge (taille) critique à partir duquel les individus deviennent susceptibles d'être capturés par les engins effectivement utilisés. Dans ces conditions, on ne peut enregistrer que la perte en capture sur les groupes recrutés avec un maillage inférieur, mais si l'on veut estimer les gains, par survie puis capture à un âge ultérieur, il faut procéder par simulation sur un nombre donné de pré-recrues et comparer les captures calculées pour les deux vecteurs de mortalité F . A notre connaissance, la méthode est peu utilisée ; celles que nous allons évoquer procèdent du même principe de calcul relatif à un effectif arbitraire.

Les premières servent à analyser les réactions du stock, en termes de rendement et d'équilibre, en réponse à des intensités d'exploitation variables, les hypothèses suivantes étant posées :

l'effectif au recrutement est une constante (la plus simple est $N_0 = 1$) ; nous avons vu précédemment que, pour un vecteur donné des coefficients F par âge, les captures C_t sont proportionnelles aux effectifs initiaux N_t , par conséquent, à un facteur N_0 près, les estimations relatives par recrue sont parfaitement représentatives des états du stock :

on suppose un état d'équilibre, ce qui se traduit de deux façons : d'une part, la production annuelle des différents groupes d'âge composant le stock est, à recrutement constant, équivalente à la production d'une cohorte au cours de son existence, d'autre part on se projette suffisamment loin dans l'avenir pour s'assurer que les niveaux d'exploitation testés ont pu agir sur tous les groupes d'âge de la phase exploitée et que leurs effets se sont stabilisés ;

à chaque âge t , les coefficients de mortalité M et les paramètres de la croissance restent invariables, quelle que soit l'intensité d'exploitation appliquée.

Le modèle le plus connu de production par recrue est celui de BEVERTON et HOLT, mais après une analyse de cohortes son obsolescence est évidente : il suppose un coefficient de mortalité par pêche F constant à tous les âges. Son avantage était aussi qu'il intègre les paramètres du modèle de croissance de VON BERTALANFFY ; or, dans la plupart des cas, ce dernier n'est pas valide ou du moins il n'est pas utile. On se contentera souvent des poids moyens observés par âge utilisés soit directement dans le modèle de B.W. JONES (C.I.E.M., 1976), soit pour calculer un taux de croissance relatif à l'intervalle de temps considéré dans le cas du modèle de RICKER (1945), deux modèles qui admettent une modulation de F avec l'âge en plus de ses variations globales en fonction de l'intensité de pêche annuelle.

Le modèle de B.W. JONES est particulièrement adapté aux résultats d'une analyse de cohortes ; il prend en considération l'« exploitation-pattein » calculé pour la dernière année, la mortalité par pêche à chaque âge t étant mesurée relativement au plus grand coefficient F_1 observé dans le vecteur annuel. En affectant une série de valeurs à ce coefficient de référence, on peut dresser les courbes de rendement et de biomasse de survivants (géniteurs en général) par recrue en fonction de l'intensité de pêche. Le niveau actuel d'exploitation peut aisément être situé sur les courbes et l'on en déduira le sens des mesures à adopter pour réajuster ce niveau vers la zone de valeurs (F_{\max} ou $F_{0,1}$) déterminant un rendement maximum à long terme pour le diagramme d'exploitation considéré.

Le diagnostic ainsi obtenu peut être complété par une estimation en valeur absolue calculée en multipliant les ordonnées des courbes par un effectif au recrutement résultant de l'analyse de cohortes. Généralement, on réserve ce type d'évaluation à la biomasse de géniteurs quand un niveau critique de celle-ci est un élément prépondérant de la gestion du stock.

L'évaluation des captures ou rendements sera de préférence effectuée grâce à une méthode simple de prédiction à court terme basée sur l'application, en séquence descendante, des équations de capture et de survie. Les données de départ sont alors les éléments des vecteurs des effectifs N_t et des coefficients F_t par âge calculés par analyse de cohortes pour l'année la plus récente (1980 dans nos exemples), ainsi que les poids moyens des individus aux âges considérés. La prédiction étant généralement faite sur 2 ans, il faut en outre disposer de deux estimations des effectifs au recrutement, généralement calculées d'après la matrice des effectifs résultant de l'analyse, pour calculer les captures correspondantes au cours des deux années de la prévision ; à la suite de nos exemples, il faudrait estimer $N(1, 81)$ et $N(1, 82)$. Les calculs sont répétés pour diverses options sur les vecteurs de mortalité $F(t, 81)$ et $F(t, 82)$ déduits de $F(t, 80)$ par multiplication par une série de constantes (0 à 2 par exemple). On disposera alors d'une deuxième famille de courbes de rendements ou de biomasses de géniteurs en fonction des niveaux d'exploitation.

Parmi les constantes de multiplication, on s'intéressera surtout aux valeurs préconisées, après examen des courbes de rendement par recrue à long terme, pour réajuster la mortalité par pêche, éventuellement par étape, vers l'abscisse du maximum. La capture prédite à court terme pour (les) l'option(s) correspondante(s) servira de base à la détermination de la prise maximale autorisée.

Ce paragraphe nous a permis en définitive de décrire les étapes essentielles de l'évaluation d'une p.m.a. telle qu'elle est pratiquée dans une majorité de groupes de travail réunis au sein du C.I.E.M. : analyse de cohortes (stock et modalités d'exploitation), prédiction des états d'équilibre à long terme à partir du vecteur des mortalités F_t et orientations de gestion, évaluation des captures correspondant à ces orientations connaissant les vecteurs des effectifs et des mortalités par pêche pour la dernière année.

Conclusion.

Tout au long de cet exposé, nous avons insisté sur les qualités du modèle d'analyse de cohortes : données de base élémentaires et en qualité réduite, simplicité d'expression et de calcul et surtout robustesse sans précédent conférée par la propriété de convergence. Celle-ci permet d'obtenir des évaluations des paramètres caractéristiques du stock et de son exploitation, en particulier mortalités par pêche, avec une précision du même ordre que celle des données de capture ;

elle se manifeste sur les estimations d'effectifs en début d'années, de coefficients de mortalité par pêche et, sous certaines conditions supplémentaires, de coefficients de mortalité totale.

En revanche, des zones d'incertitude demeurent dans les matrices de résultats que l'on peut tenter de combler en recourant à des statistiques indépendantes dans la mesure où leur variance d'échantillonnage n'est pas excessive. Cette opération reste nécessaire pour aborder les étapes ultérieures de l'analyse du stock et de son exploitation, les méthodes employées alors supposant une bonne connaissance des paramètres relatifs aux années les plus récentes.

Nous avons également souligné la souplesse d'emploi du modèle, en particulier pour l'analyse de pêcheries à activité saisonnière marquée, la période d'activité dominante pouvant avoir des durées variables selon les années. On pourrait penser que cette propriété permettrait de résoudre les problèmes d'évaluation sur certains stocks d'espèces à vie brève, par exemple Clupéidés ou Invertébrés tels que les céphalopodes, les captures annuelles étant alors réparties sur des échelles de temps appropriées (fractions d'années). Cependant, dans bien des cas, cet allongement de la série de données ne permettrait pas de bénéficier de la propriété de convergence car la mortalité par pêche annuelle est alors fractionnée dans des proportions équivalentes sur les intervalles considérés sans que le niveau critique de mortalité F cumulée, dont nous avons vu le rôle primordial dans le phénomène de convergence, ne soit modifié.

Il existe probablement d'autres limitations à l'emploi de la méthode dans son acception la plus rigoureuse et certains chapitres de ce document devraient aider à les préciser, mais nous pensons que le principal obstacle à sa généralisation est que ses indéniables qualités ont une contrepartie très astreignante. Si effectivement la seule donnée indispensable est la capture en nombre, encore faut-il connaître et avec une précision suffisante, non seulement le prélèvement total mais aussi la répartition par groupe d'âge et cela pour tous les secteurs de pêche et toutes les flottilles. L'effort d'échantillonnage que cela suppose ne peut généralement être déployé que grâce à la coopération des pays participant à la pêcherie, sous l'égide des commissions internationales ; malgré des progrès sensibles dans ce domaine, les données de base n'ont pas encore atteint un niveau de fiabilité suffisant pour assurer des résultats irréfutables tels qu'on peut les espérer d'une analyse de cohortes.

Manuscrit déposé en avril 1981.

BIBLIOGRAPHIE

- AGGER (P.), BOETIUS (I.) et LASSEN (H.), 1971. — On errors in the Virtual Population Analysis. — *Cons. int. Explor. Mer*, CM 1971/H : **16**, 10 p. (ronéo).
- 1973. — Error in the Virtual Population Analysis: the effect of uncertainties in the natural mortality coefficient. — *J. Cons. int. Explor. Mer*, **35** (1) : 93.
- BARANOV (F.I.), 1918. — (On the question of the biological basis of fisheries). — *Nauchn. Issled. Ikhtologicheskii Inst. Izv.*, 1 : 81-128 (en Rus.).
- BEVERTON (R.J.H.), 1954. — Notes on the use of theoretical models in the study of the dynamics of exploited fish populations. — *U.S. Fish Lab., Beaufort N.C., Misc. Contr.*, n° 2 : 186 p.
- BEVERTON (R.J.H.) et HOLT (S.J.), 1956. — A review of methods for estimating mortality rates in fish populations, with special reference to sources of bias in catch sampling. — *Cons. int. Explor. Mer, Rapp. et P.V.*, **140** : 67-83.
- 1957. — On the dynamics of exploited fish populations. — *Fish Invest.*, Londres, Ser. 2, **19** : 533 p.
- CADIMA (E.L.), 1977. — L'analyse des cohortes. Deuxième stage F.A.O./C.N.E.X.O. de formation sur les méthodes d'évaluation des stocks halieutiques. — Brest, France, 26 juillet - 27 août 1976. — *F.A.O. Fish. Circ.*, FIRS/C701 : 53-66 (ronéo).
- C.I.E.M., 1976. — Appendix to the Report of the Saithe (Coalfish) Working Group. — *Cons. int. Explor. Mer*, CM 1976/F : **2**, 33-34 (ronéo).
- C.I.E.M., 1979. — Relative measures of international effort. — App. Report North Sea Roundfish Working Group. — *Cons. int. Explor. Mer*, CM 1979/G : **7**, 90 (ronéo).

- Č.I.E.M., 1980. — The handling of plus-groups in the V.P.A. and catch forecasts. — Appendix Rep. N. Sea Flatfish Working Group. — *Cons. int. Explor. Mer*, CM 1980/G: 7, 15-16 (ronéo).
- DE CLERCK (R.), 1978. — The use of catch rate for the estimation of year-class strength of flatfishes. — *Cons. int. Explor. Mer*, CM 1978/G: 56, 6 p. (ronéo).
- DERZHAVIN (A.N.), 1922. — (The stellate sturgeon (*Acipenser stellatus* Pallas), a biological sketch.). — *Byull. Bakinskoi Ikhtologicheskoi Stantsii*, 1: 393 p. (en Rus.).
- DOUBLEDAY (W.G.), 1975. — A simple iterative solution to the catch equation. — *Annu. Meet. int. Comm. Northw. Atlant. Fish., Res. Doc.* 75/42, n° 3521: 3 p. (ronéo).
— 1976. — A least squares approach to analyzing catch at age data. — *I.C.N.A.F., Res. Bull.*, 12: 69-81.
— 1977. — Two stock assessment programs for a programmable pocket calculator. — *Annu. Meet. int. Comm. Northw. Atlant. Fish., Res. Doc.* 77/VI/47, n° 5099: 7 p. (ronéo).
- F.A.O., 1960. — Proceedings of the Joint Scientific Meeting of the I.C.N.A.F., I.C.E.S. and F.A.O. on Fishing effort, the effect of fishing on resources and the selectivity of fishing gear. — Lisbonne, 27 mai-3 juin 1957. — Vol. 2: Contributed Papers.
- FRY (F.E.J.), 1949. — Statistics of a lake trout fishery. — *Biometrics*, 5: 27-67.
— 1957 — Assessments of mortality by use of virtual populations. — *Proc. Jt. Scient. Meet. I.C.N.A.F./I.C.E.S./F.A.O.*, Contr. n° P 15 (ronéo).
- GULLAND (J.A.), 1955. — Estimation of growth and mortality in commercial fish populations. *Fish. Invest.*, Londres, Ser. 2, 18 (9): 46 p.
— 1965. — Estimation of mortality rates. Annex to the Report of the Arctic Fisheries Working Group. Hambourg, janvier 1965. — *Cons. int. Explor. Mer*, CM 1965/3: 9 p.
— (Réd.) 1977. — Fish population dynamics. — Wiley-Interscience, New York, 1977: 372 p.
- JONES (R.), 1961. — The assessment of the long-term effects of changes in gear selectivity and fishing effort. — *Mar. Res. Scotl.*, 2: 19 p.
— 1964. — Estimating population size from commercial statistics when fishing mortality varies with age. — *Cons. int. Explor. Mer, Rapp. et P.V.*, 155 (38): 210-214.
— 1969. — Appendix to the Report of the Northwestern Working Group 1968. — *Cons. int. Explor. Mer Coop. Res. Rep.*, Ser. A, 10: 10-11.
- MESNIL (B.), 1978. — Resolution of the catch equation by a simple iterative method. — *Annu. Meet. int. Comm. Northw. Atlant. Fish., Res. Doc.* 78/VI/19, n° 5173: 5 p. (ronéo).
- MILLER (D.S.), 1977. — A simple iterative method to determine fishing mortality rates associated with varying catch levels. — *I.C.N.A.F., Sel. Pap.*, 2: 7-9.
- MURPHY (G.I.), 1965. — A solution of the catch equation. — *J. Fish. Res. Bd Canada*, 22 (1): 191-202.
- PALOHEIMO (J.E.), 1958. — A method of estimating natural and fishing mortalities. — *J. Fish. Res. Bd Canada*, 15 (4): 749-758.
— 1961. — Studies on estimation of mortalities. I. Comparison of a method described by BEVERTON and HOLT and a new linear formula. — *J. Fish. Res. Bd Canada*, 18: 645-662.
- POPE (J.G.), 1972. — An investigation of the accuracy of Virtual Population Analysis using Cohort Analysis. — *I.C.N.A.F., Res. Bull.*, 9: 65-74.
— 1974. — A possible alternative method to Virtual Population Analysis for the calculation of fishing mortality from catch at age data. — *Annu. Meet. int. Comm. Northw. Atlant. Fish., Res. Doc.* 74/20, n° 3166 + addendum (ronéo).
— 1977. — Estimation of fishing mortality, its precision and implications for the management of fisheries. — in: STEELE (J.H.), *Fisheries mathematics*. Academic Press, Londres, 1977: 63-76.
- POPE (J.G.) et GARROD (D.J.), 1975. — Sources of error in catch and effort quota regulations. — *I.C.N.A.F., Res. Bull.* 11: 17-30.
- RICKER (W.E.), 1945. — A Method of estimating minimum size limits for obtaining maximum yield. — *Copeia* (2): 84-94.
1971. — Derzhavin's biostatistical method of population analysis. — *J. Fish. Res. Bd Canada*, 28 (10): 1666-1672.
— 1975. — Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. — *Bull. Fish. Res. Bd Canada*, 191: 382 p.
- SCHUMACHER (A.), 1970. — Bestimmung der fischereilichen Sterblichkeit beim Kabeljaubestand vor Westgrönland. — *Ber. dtsh Komm. Meeresforsch.*, 21 (1-4): 248-259; (traduction: *Transl. Ser. Fish. Res. Bd Canada*, n° 1690, 1971).
- TOMLINSON (P.K.), 1970. — A generalization of the Murphy catch equation. — *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 27: 821-825.
- ULLTANG (O.), 1977. — Sources of errors in and limitations of Virtual Population Analysis (Cohort Analysis). — *J. Cons. int. Explor. Mer*, 37 (3): 249-260.
- VEEN (J.-F. DE), 1976. — Some remarks on uncertainties in our assessments with special reference to the North Sea Sole. — *Doc. N. Sea Flatf. W.G.* 1976: 15 p. (ronéo).

ANNEXE

**Instructions pour l'emploi du programme HP 29/67
d'analyse de cohortes**

1. *Préparation.*

Coefficient de mortalité naturelle	M	STO 1
Seuil de précision entre itérations	EEX-5	STO 6
ou	EEX-6	
2. *Initialisation.*

Coefficient de mortalité par pêche	F_T	STO 2
Entrer à l'écran la capture à l'âge T	C_T	
Résultats :		
a) Groupe T " simple "		GSB 4
b) Groupe T " + " (voir avertissement dans le texte)		GSB 5
Lire l'effectif à l'âge T	N_T	
3. *Résolution.*

 Pour tout couple d'âges (t + 1, t) de la cohorte,
 l'effectif N_{t+1} est affiché à l'écran

Entrer à l'écran la capture à l'âge t (a)	C_t	
Lancer le calcul		R/S
Lire le premier résultat	F_t	
Poursuivre	N_t	
Lire le second résultat		R/S
Reprise en a) pour le couple (N_t, C_{t-1})		
4. *Cohorte suivante.*

 Reprendre en 2.

Programme de résolution par itérations pour calculateurs HP 29/67

PAS	FONCTION	COMMENTAIRE	PAS	FONCTION	COMMENTAIRE
01	g LBL 1	MODULE DE CALCUL	48	g X > 0	Test F_{i+1} positif ?
	RCL 4	Affichage de N_{i+1}		GTO 3	oui : résultats
	R/S	Entrer C	50	1	non : reprendre avec
	g X = 0	Si C = 0,		STO 2	$F_0 = 1$
05	GTO 6	imposer $F = 0$		GTO 2	itérations
	:	sinon :		g LBL 3	RÉSULTATS
	STO 3	$r = N_{i+1}/C_i$		R/S	Lire F_i
10	g LBL 2	MODULE D'ITÉRATION	55	RCL 1	M
	RCL 2	F_i		+	
	RCL 3	r		g e^x	e^{-Z_T}
	X	$r \cdot F_i$		STO X 4	$N_i = N_{i+1} \cdot e^{Z_i}$
	RCL 2	F_i		GTO 1	Retour au calcul
	RCL 1	M	60	g LBL 4	INITIALISATION Groupe T
	+	Z_i		RCL 1	M
15	STO 7			RCL 2	F_T
	+	$r \cdot F_i + Z_i$		+	
	STO 5			CHS	
	RCL 2	F_i	65	g e^x	e^{-Z_T}
	X			CHS	
20	RCL 1	M		1	
	+	$r \cdot F_i + Z_i \cdot F_i + M$		+	$A = 1 - e^{-Z_T}$
	RCL 7	Z_i		:	C_T/A
	CHS		70	g LBL 5	INITIALISATION Groupe +
	g e^x	e^{-Z_i}		RCL 1	M
25	X	= Numérateur		RCL 2	F_T
	RCL 5	$r \cdot F_i + Z_i$		+	
	RCL 3	r		RCL 2	
	-		75	:	Z_T/F_T
	1			X	$N_T = (Z/F) \cdot (C/A)$
30	-			STO 4	ou $N_T = (Z/F) \cdot C_T$
	RCL 7	Z_i		GTO 1	retour au calcul
	CHS			g LBL 6	CAS SPÉCIAL $C_i = 0$
	g e^x	e^{-Z_i}	80	0	
35	X			GTO 3	résultats
	RCL 3	r	82	g RTN	FIN
	+	= Dénominateur			
	:	= F_{i+1}			
	RCL 2	F_i			
	<->				
40	STO 2	F_{i+1} remplace F_i			
	-				
	g ABS	$F_i - F_{i+1}$			
	RCL 6	Seuil de précision			
	<->				
45	f X > Y	Différence supérieure ?			
	GTO 2	oui : reprendre itérations			
	RCL 2	non : rappeler F_{i+1}			

REGISTRES MÉMOIRES	
R 1	Mortalité naturelle M
R 2	Mortalités par pêche F_T et F_i
R 3	Rapport $r = N_{i+1}/C_i$
R 4	Effectifs N_i
R 5	Constante $r \cdot F + Z$
R 6	Précision EEX-5 ou EEX-6
R 7	Mortalité totale Z