

DOP/DCN
Département Ecologie et Modèles pour l'Halieutique
rue de l'Île d'Yeu
B.P. 21105, 44311 NANTES Cedex 03

ifremer

Verena Trenkel

2006

Méthodes d'évaluation des ressources marines vivantes pour une exploitation durable

Mémoire

présenté devant

l'Université Montpellier II

pour l'obtention de

l'habilitation à diriger des recherches

Présenté le 27 octobre 2006

Jury	Jean-Noel Bacro	Président
	Francis Laloë	
	Byron Morgan	Rapporteur
	Eric Parent	Rapporteur
	Gilles Yoccoz	Rapporteur

Méthodes d'évaluation des ressources marines vivantes pour une exploitation durable

Table de matières

1.	Introduction	4
2.	Estimation de densité par approches statistiques	6
2.1.	Estimateurs de densité : biais et précision	7
2.2.	Etude de l'observabilité	8
2.2.1.	Variation de l'observabilité en fonction du comportement et de la taille	11
2.2.2.	Variation de l'observabilité en fonction des conditions et moyens d'observation	12
2.2.3.	Estimer la distribution statistique de la capturabilité	12
2.2.4.	Comparer l'observabilité par vidéo et chalutage	14
2.2.5.	Corriger l'estimation de densité pour les variations d'observabilité	15
2.3.	Détermination de la surface observée	17
2.3.1.	Déterminer la durée réelle de chalutage	17
2.3.2.	Corriger l'estimation d'abondance pour les mouvements directionnels	17
2.4.	Amélioration de la collecte d'observations visuelles	19
2.5.	Vulnérabilité des espèces benthiques au chalutage	20
2.6.	En résumé	20
3.	Estimation d'abondance par modélisation mathématique	21
3.1.	Modèles d'évaluation d'abondance : concepts et limites	22
3.2.	Modèles sans captures	23
3.2.1.	Comprendre le processus de rejets	24
3.2.2.	Traiter les débarquements comme observations censurées	25
3.2.3.	Modèle de biomasse avec effets aléatoires	25
3.3.	Modèles avec relations multispécifiques	27
3.3.1.	Mesurer les relations interspécifiques	27
3.3.2.	Modèles multispécifiques	28
3.4.	En résumé	29
4.	Déterminer les changements temporels	30
4.1.	Taux de croissance intrinsèque d'une population	31
4.1.1.	Test et puissance du test	32
4.1.2.	Détecter les changements	32
4.2.	Ajouter d'autres indices	34
4.3.	Construire le diagnostic d'une population exploitée	34
4.3.1.	Arbre de décision	34
4.3.2.	Applications	36
4.4.	En résumé	36
5.	Conclusions et perspectives	37
5.1.	Le projet ObsHal	39
6.	Références	40

Liste des encadrés

1. Estimation de la capturabilité par chalutage	13
2. Estimation de densité corrigée pour la variabilité d'activité journalière	16
3. Estimateur de densité tenant compte du mouvement directionnel des individus	19
4. Estimation de paramètres d'un modèle de biomasse par maximum de vraisemblance avec données de captures aléatoires ou censurées	25
5. Modèle de biomasse sans captures avec effets aléatoires pour le recrutement et la croissance	26
6. Modèles prédateurs-proies à seuil	29
7. Estimation et puissance du test d'hypothèse sur le taux de croissance intrinsèque	32
8. Construction de tableaux CUSUM pour tester les variations du taux de croissance annuel de plusieurs populations	33

1. Introduction

L'exploitation durable des ressources naturelles repose sur la connaissance des abondances et la compréhension de la dynamique des populations et communautés. Dans toutes les systèmes exploités, marins ou terrestres, les deux questions clé sont :

Quel est l'effectif de la population ?

Quelle est la dynamique de la population ?

Les réponses aux deux questions déterminent la taille du prélèvement qu'on pense pouvoir effectuer sans changer d'une manière jugée inacceptable la population et la communauté dans le futur. Dans le domaine des ressources marines vivantes, une réduction de la biomasse féconde d'une population en dessous de 20% de la biomasse féconde non exploitée est généralement considérée comme inacceptable pour la plupart des espèces (Caddy et Mahon, 1995; Collie et Gislason, 2001; Caddy, 2002).

Les ressources halieutiques actuelles sont globalement en diminution ou du moins, en pleine évolution (FAO, 1995). En regard de la situation de surexploitation et de l'incertitude qui entoure encore plusieurs aspects de la biologie des espèces et de la dynamique des ressources, le développement d'approches de gestion basées sur le principe de précaution (Richards et Maguire, 1998) a été préconisé (FAO, 2003). La gestion précautionneuse d'une ressource est basée sur le principe d'une plus grande prudence quand l'état et la dynamique de la ressource sont moins bien connus. L'autre extension du paradigme de la gestion halieutique introduit pendant la dernière décennie concerne la gestion écosystémique des pêcheries. La gestion écosystémique des pêcheries, ne prend pas seulement en compte l'impact direct de la pêche sur l'abondance des ressources, comme c'était traditionnellement le cas, mais s'intéresse également aux effets de la pêche sur l'écosystème exploité, y compris les conséquences indirectes de la pêche (ICES, 2000). L'effet de la pêche sur les espèces non exploitées transparaît par exemple dans la quantité d'animaux, voire de végétaux marins, capturés puis rejetés à la mer chaque année (environ trente millions de tonnes selon la FAO). Une gestion écosystémique des pêcheries requiert une connaissance suffisante de la structure et du fonctionnement de l'écosystème en question. Les ressources marines vivantes constituent une partie importante des écosystèmes marins. Il est donc de plus en plus nécessaire de suivre l'évolution des ressources vivantes, de leur organisation et de leurs mouvements. De plus il est crucial d'acquérir des connaissances sur les interactions entre individus et entre espèces ainsi que sur la variabilité de ces interactions dans l'espace et dans le temps pour arriver à une évaluation des conséquences de la pêche sur la dynamique d'un écosystème (Murawski, 2000). Bien qu'il ne soit pas suffisant de bien mesurer et suivre l'évolution dans le temps des effectifs, c'est une condition nécessaire pour une gestion durable des écosystèmes marins.

Deux grandes familles de méthodes sont couramment employées pour aboutir à une connaissance de l'effectif des ressources marines vivantes : l'estimation de la densité par approche statistique et l'estimation de l'abondance et de la dynamique de population par modélisation mathématique. Le choix entre les deux approches dépend de la question mais aussi des données disponibles. La différence fondamentale est que la densité s'applique à une zone particulière à un moment donné, par contre l'estimation de l'abondance s'applique à toute la population et requiert donc des données couvrant toute la zone occupée par la population. En plus, le modèle de dynamique de population fourni en même temps une estimation de la dynamique temporelle de l'abondance. Evidemment si la zone d'échantillonnage correspond à la zone occupée par la population au moment de l'étude, une estimation de l'abondance de la population est obtenue en multipliant la densité moyenne par la surface totale,

mais il faut faire des analyses supplémentaires pour connaître la dynamique temporelle. Dans le cas contraire, une densité locale ne permet pas d'obtenir une estimation non-biaisée de l'abondance de la population. Par contre cette densité locale peut être un indicateur des évolutions temporelles de la populations sous certaines conditions. En complément de la population, concept de base en biologie, l'halieutique fait appel à celui de stock. On définit ainsi la partie exploitable d'une population (Laurec et Le Guen, 1981). Certains individus d'une population peuvent être non-exploitable car de trop petite taille, s'échappant aux engins de pêche ou parce qu'ils sont distribués dans des zones inaccessibles aux engins. Au lieu d'estimer l'abondance de la population, celle du stock est souvent utilisée en halieutique car c'est le stock et non la population qui est directement impacté par la pêche.

L'estimation de la densité par approche statistique est basée sur les observations (échantillons) *in situ*. La connaissance de la relation entre les observations (comptages, captures,...) et le nombre d'individus présent sur zone (la réalité) ainsi que de la variabilité de cette relation en fonction de l'espèce, de l'endroit et du temps, sont indispensables pour obtenir des estimations de densité précises et non-biaisées. Il faut d'abord connaître la relation entre observations pour pouvoir la prendre en compte dans l'estimation de la densité.

L'estimation de l'abondance de la population ou du stock par modèle mathématique nécessite des observations à la bonne échelle. Les captures des espèces exploitées correspondent à l'échelle du stock à condition que les limites géographiques du stock soient connues et que toutes les captures du stock soient enregistrées. Les deux conditions, notamment la deuxième ne sont pas toujours satisfaites. Il est donc nécessaire d'étudier des méthodes qui prennent cela en compte. Au delà de la question des observations pour l'ajustement du modèle, la formulation du modèle lui même est cruciale, notamment si le modèle ajusté doit servir pour prédire les évolutions futures du stock. Les questions concernent notamment l'introduction ou pas d'autres espèces dans le modèle, par exemple les prédateurs ou proies de l'espèce étudiée.

L'évaluation des ressource marine vivantes, c'est-à-dire la détermination de l'état de santé à un moment donné nécessite des estimations fiables de la densité ou de l'abondance. Pour savoir si la dynamique est satisfaisante, le suivi temporel est indispensable. L'estimation de la dynamique temporelle de l'abondance est implicite dans un modèle de dynamique de population. Néanmoins, des statistiques et méthodes d'analyse pour résumer l'évolution temporelle peuvent être nécessaires dans ce cas ; elles le sont toujours dans le cas des estimations de densité.

Ce mémoire résume mes travaux de recherche, d'encadrement et d'animation scientifique dans le domaine de l'évaluation des ressources marines vivantes pendant les sept dernières années et demie où j'ai travaillé à l'institut de recherche pour l'exploitation de la mer (IFREMER) en tant que chercheure. La présentation du mémoire suit les étapes d'une évaluation exposée ci-dessus (Figure 1) : estimation de la densité (chapitre 2), estimation de l'abondance (chapitre 3) et étude des changements temporels (chapitre 4). Le dernier chapitre propose des conclusions et perspectives pour la poursuite de mes recherches. Quelques travaux sur d'autres thèmes que j'ai effectués en collaboration avec des collègues de l'IFREMER ne sont pas exposés ici, ils apparaissent cependant dans la liste de mes publications.

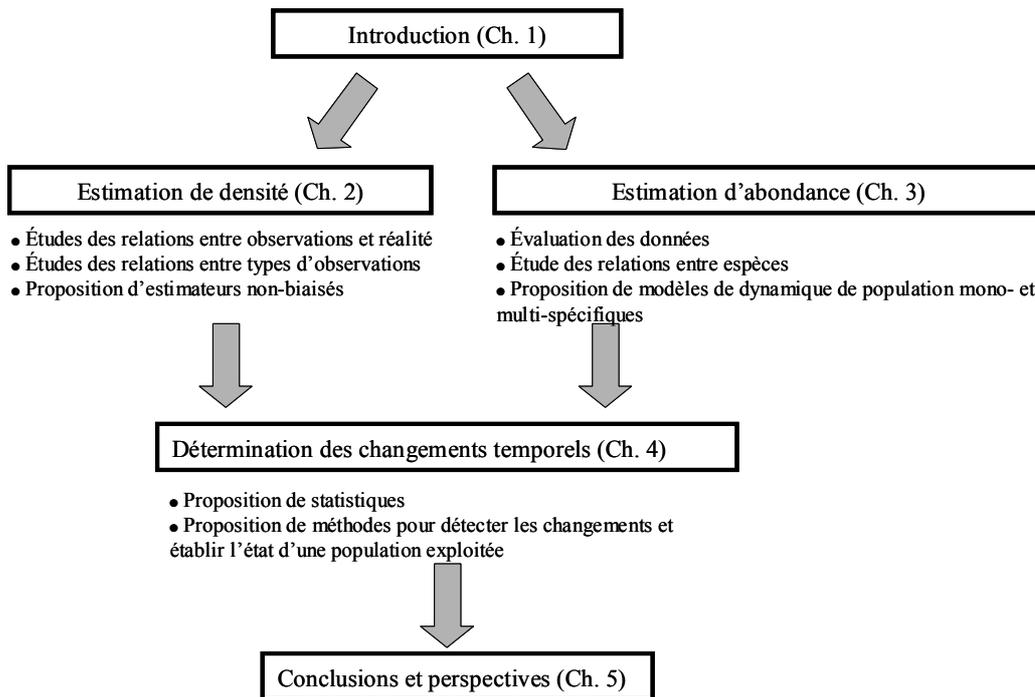


Figure 1. Plan de présentation des travaux.

2. Estimation de densité par approches statistiques

Les composantes essentielles d'une estimation de densité pour une espèce d'intérêt sont :

- la zone d'intérêt
- la méthode d'observation
- le plan d'échantillonnage
- l'estimateur de densité et de sa variance

Pour une gestion des ressources marines mobiles, l'unité spatiale choisie est souvent déterminée par l'aire de distribution géographique de la population. Malheureusement, les contours de cet objet population sont souvent flous, car pour beaucoup de populations de poissons on ne connaît ni les limites géographiques, ni les taux de migrations entre populations. La détermination de la zone d'intérêt repose donc sur un choix plus au moins justifié, parfois par des considérations autres que biologiques, comme des unités de gestion ou les limites des eaux territoriales. Pour des espèces peu ou pas mobiles comme par exemple les coquillages, la zone d'intérêt est souvent plus restreinte. D'une part, la quasi-sédentarité à l'échelle individuelle (tout au moins après le recrutement benthique) implique une plus grande indépendance dynamique des entités spatiales mais surtout, la densité locale de telles populations permet une définition des possibilités de pêche locales.

Le choix de la ou plutôt des méthodes d'observation est déterminé par les espèces cibles (Tableau 1). On distingue les méthodes destructives comme le chalutage, le dragage et d'autres méthodes de prélèvement, des méthodes non destructives, visuelles ou acoustiques, notamment. Le trait commun de toutes ces

méthodes est qu'il ne permet d'observer la réalité qu'au travers d'une "fenêtre d'observation". Les limites de cette fenêtre sont physiques dans l'espace et le temps mais aussi spécifiques voire individuelles et, surtout, variables dans l'espace et dans le temps. Par exemple, le chalutage de fond ne renseigne évidemment pas sur les ressources distribuées dans la colonne d'eau au-dessus du chalut tandis que les méthodes visuelles et acoustiques ont un champ ou une portée limitée (champs des caméras, zone insonifiée). La relation entre la réalité et l'observation est décrite par le concept d'observabilité ; pour le chalutage et d'autres engins de pêche, le terme consacré est la capturabilité. L'**observabilité** est définie ici comme la probabilité pour un individu présent dans la zone échantillonnée d'être observé (capturé) par les moyens d'observation mis en œuvre. L'observabilité peut être traitée comme constante ou comme variable aléatoire. L'estimation de l'observabilité et les facteurs qui peuvent l'influencer seront traités en détails dans ce mémoire car elle joue un rôle crucial dans l'estimation de la densité réelle d'une population.

Tableau 1. Adéquation des méthodes d'observation aux systèmes et espèces cibles étudiés.

Méthode d'observation	Zone échantillonnée	Espèces cibles
Chalut de fond	Proximité du fond	Poissons démersaux et benthiques
Chalut pélagique	Colonne d'eau	Poissons pélagiques
Chalut à perche	Fond	Poissons et mégafaune benthique
Vidéo	Proximité du fond	Poissons démersaux et benthiques, mégafaune benthique
Acoustique	Colonne d'eau	Poissons pélagiques, plancton
Filet fixe	Proximité du fond	Poissons démersaux
Casier	Fond	Mégafaune nécrophage benthique
Dragage	Fond	Mégafaune benthique

Un plan d'échantillonnage adéquat est primordial pour une estimation de densité nonbiaisée et une précision d'estimation maximale. Le choix d'un échantillonnage aléatoire permet l'utilisation de la théorie de l'échantillonnage pour obtenir une estimation d'abondance non biaisée (Cochran, 1953). Dans le domaine des ressources marines, du fait de l'étendue des zones étudiées et de l'hétérogénéité des densités, la stratification de l'échantillonnage permet souvent de réduire l'incertitude des estimations.

Le choix de l'estimateur de densité dépend directement du plan d'échantillonnage. Les deux grandeurs à prendre en compte sont le biais et la précision. Néanmoins, au-delà du biais et de la variance d'estimation dus au plan d'échantillonnage et à l'estimateur choisi, le facteur d'observabilité des individus mène à un biais systématique de l'estimation par rapport à la densité réelle. Quelques méthodes et mes contributions à l'estimation de l'observabilité sont exposées dans les sections qui suivent.

2.1. Estimateurs de densité : biais et précision

L'estimateur de densité le plus utilisé est :

$$\hat{D}=n/a \quad (1)$$

ou n est le nombre d'individus observé (compté, pêché,...) dans la zone de surface a (Seber, 1982). Pour le chalutage cela correspond aux captures divisées par la surface balayée par le chalut. Comme la plupart des méthodes échantillonnent un

volume plutôt qu'une surface, la densité peut aussi être estimée par unité de volume. Quand il y a plusieurs observations ($i=1\dots m$), l'estimateur devient :

$$\hat{D} = \frac{\sum_i^m n_i}{\sum_i a_i} \quad (2)$$

L'estimateur (2) est un estimateur non-biaisé de la densité sous condition que i) les nombres observés n_i soient strictement proportionnels à la surface échantillonnée a_i , c'est-à-dire que l'on observe $2 \cdot n_i$ individus dans $2 \cdot a_i$ et ii) tous les individus présents soient observés (observabilité=1).

Le paramètre d'observabilité q décrit la relation entre le nombre d'individus observé n et le nombre présent N avec éventuellement un coefficient de non-linéarité α

$$n = qN^\alpha \quad (3)$$

Si l'observabilité q est constante dans le temps ou l'espace, l'estimation de la densité sera biaisée, mais les tendances temporelles ou spatiales des densités estimées seront représentatives de la densité réelle. Si q varie, par exemple en fonction de la taille de l'individu, de l'heure de la journée, de la profondeur ou des conditions saisonnières ou météorologiques, cela peut compromettre l'utilisation de ces estimations de densité ou d'abondance et brouiller la détection de variations temporelles. Dans le contexte halieutique, le pire des cas est l'incapacité à détecter une baisse sévère de la densité de la population.

La précision de l'estimation de la densité moyenne est inversement proportionnelle à la taille de l'échantillon et dépend directement de la variabilité des observations répétitives. Pour les populations marines, si la distribution spatiale d'une espèce est aléatoire, la variance d'échantillonnage est proportionnelle à la moyenne, ce qui correspond à une loi de Poisson. Cependant, peu d'espèces montrent une distribution aléatoire dans toute leur aire de distribution à cause, par exemple, des préférences d'habitat (gamme de profondeur, type de substrat...) ou des relations inter-individuelles. De plus, le type de distribution spatiale est clairement lié à l'échelle spatio-temporelle de l'étude. L'aspect temporel est saisissant par exemple chez beaucoup de poissons pélagiques qui se regroupent en banc après le lever du jour et se dispersent de nouveau le soir. A l'échelle temporelle annuelle, beaucoup d'espèces de poissons se concentrent dans de petites zones à la saison de la reproduction. La variabilité d'échantillonnage dépend donc du moment de l'observation et de sa durée. En général, les différents processus biologiques mènent à des variances empiriques plus grandes que la moyenne. Cette propriété s'appelle la sur-dispersion. Pour augmenter la précision des estimations des densités, il existe deux classes d'approches i) stratifier l'échantillonnage, c'est-à-dire réduire l'échelle spatiale ou temporelle de chaque unité d'échantillonnage afin d'obtenir une distribution plus aléatoire au sein de chaque unité et/ou ii) utiliser des co-variables environnementales dans la méthode d'estimation. Par exemple, si la densité locale dépend de la profondeur, une estimation de la densité moyenne pour toute la zone qui tient compte de la profondeur a une variance plus petite qu'une estimation simple. Dans les deux cas, il faut d'abord étudier les préférences d'habitat et les comportements spatio-temporels.

2.2. Etude de l'observabilité

De toutes les méthodes d'observations utilisées en halieutique, c'est le chalutage de fond qui a suscité le plus de recherche pour quantifier la capturabilité des espèces exploitées, particulièrement des poissons (cf. revues par Wardle, 1993 et Engås, 1994).

A ce jour l'observabilité des poissons par les méthodes alternatives comme la vidéo reste peu étudiée.

J'ai contribué à l'avancement des connaissances sur l'observabilité par vidéo des espèces de poissons profonds (Trenkel *et al.*, 2004c) ainsi qu'à leur observabilité relative par vidéo et chalutages (Trenkel *et al.*, 2004b). Avec des collègues anglais du CEFAS (Center for Environment, Fisheries and Aquaculture Science, Lowestoft, Royaume-Uni), j'ai utilisé l'information obtenue lors de deux campagnes de chalutage (chaluts et saisons différents) pour évaluer leur observabilité relative (Trenkel *et al.*, 2004e). Enfin, j'ai aussi abordé la question de la préférence d'habitat de quelques espèces benthiques dont la langoustine en vue d'améliorer l'estimation des densités (Trenkel *et al.*, soumis).

Ma contribution majeure à l'ensemble de ces travaux a été la proposition de méthodologies pour étudier différentes composantes de l'observabilité (Figure 2) dues au comportement d'évitement ou d'attraction et la taille des individus (appelé sélectivité), la distribution dans la colonne d'eau de l'espèce et les changements de la distribution au fil d'une journée (comportement nyctéméral).

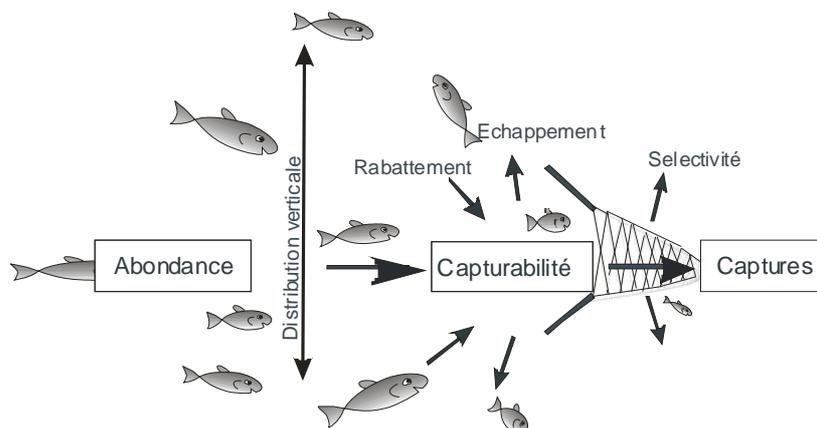


Figure 2. Vision schématique du processus de captures avec composantes de la capturabilité.

L'application de ces méthodes est développée pour des cas d'étude réels pour lesquels les données ont été collectées par l'Ifremer et à l'étranger. J'ai aussi été chef de projet et chef de mission de deux campagnes en mer pour collecter des données visuelles. La première campagne, Vital (www.ifremer.fr/vital), a eu lieu sur la pente continentale du Golfe de Gascogne pendant deux semaines en 2002 et a impliquée 18 chercheurs français et étrangers sur le navire hauturier L'Atalante (Figure 3). La deuxième campagne, Mertail, s'est déroulée sur le plateau du Golfe de Gascogne pendant dix jours en 2004 et a mobilisé huit personnes sur le navire côtier Côte de la Manche (Figure 4). Chaque fois une collaboration interdisciplinaire étroite entre biologistes et technologues a été mise en œuvre. Dans les deux cas, un chalutier professionnel a été affrété pour collecter des données de captures à comparer à celles des observations visuelles.

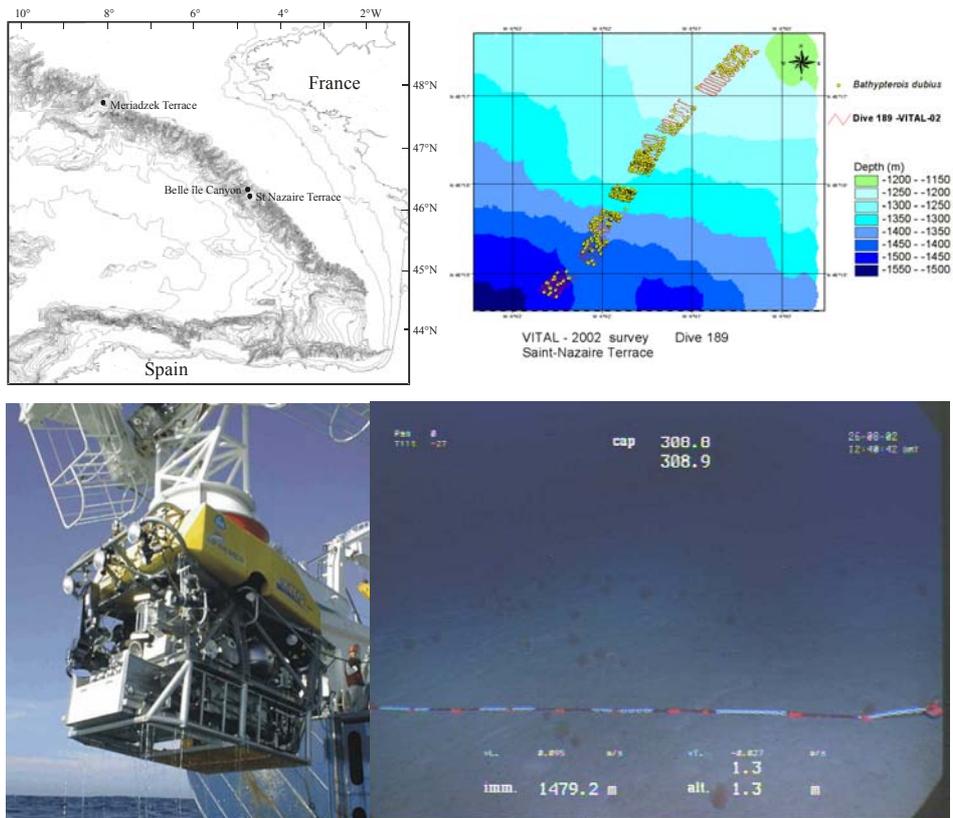


Figure 3. Localisation géographique des zones d'étude de la campagne Vital (en haut à gauche), exemple de parcours avec comptages (en haut à droite) du robot téléguidé utilisé pour l'enregistrement des vidéos (en bas à gauche) et calibration du champ de vision *in situ* par une chaîne de longueur connue.

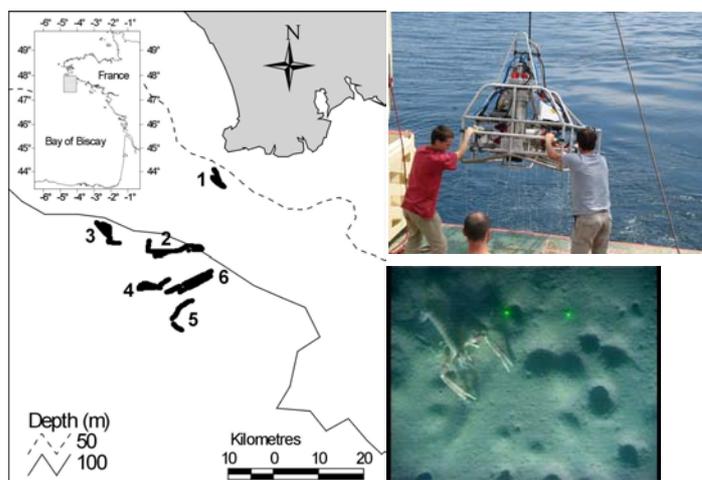


Figure 4. Localisation géographique des zones d'étude de la campagne Mertail (à gauche), engin tracté avec caméra vidéo (en haut à droite) et image de langoustine (en bas à droite).

2.2.1. Variation de l'observabilité en fonction du comportement et de la taille

Le comportement naturel et réactif des individus peut influencer leur observabilité de différentes manières et sur plusieurs échelles spatiales et temporelles. A l'échelle journalière, les migrations entre le fond, la pleine eau ou la surface influencent directement l'observabilité ou plus précisément la disponibilité à l'observation. L'existence d'un cycle d'activité nyctéméral est bien documenté pour plusieurs espèces de poisson démersales, par exemple la morue (Hjellvik *et al.*, 2001). Un tel cycle existe aussi pour les crustacés comme les langoustines qui sont plus actives pendant la nuit quand elles se nourrissent tandis qu'elles passent la journée inaccessibles dans leurs terriers (Chapman, 1980).

A une échelle temporelle et spatiale plus réduite, les conditions environnementales comme la vitesse du courant ou la température peuvent influencer l'activité des individus (nage, dérive, etc.) mais aussi leur réactivité par rapport à un engin d'observation comme un robot téléguidé (Lorance et Trenkel, 2006). Nous avons démontré cette relation en utilisant des arbres de régression (Breiman *et al.* 1984). Par exemple, pendant les courants forts ($\geq 11,2$ cm/s), la majorité des grenadiers de roche ont été vu dérivant au dessus du fond (Figure 5). En revanche, pendant les épisodes de courant de vitesses intermédiaires ($>5,2$ et $< 11,2$ cm/s), les individus nageaient. Le fait de réagir ou pas au robot téléguidé semble dépendre de la température ambiante avec plus de réactions à température plus élevée, et du mouvement en cours (Figure 5). Les individus dérivant ou nageant sont plus réactifs. Ainsi nous avons démontré que les conditions environnementales entraînent des changements du comportement et par suite peuvent influencer l'observabilité.

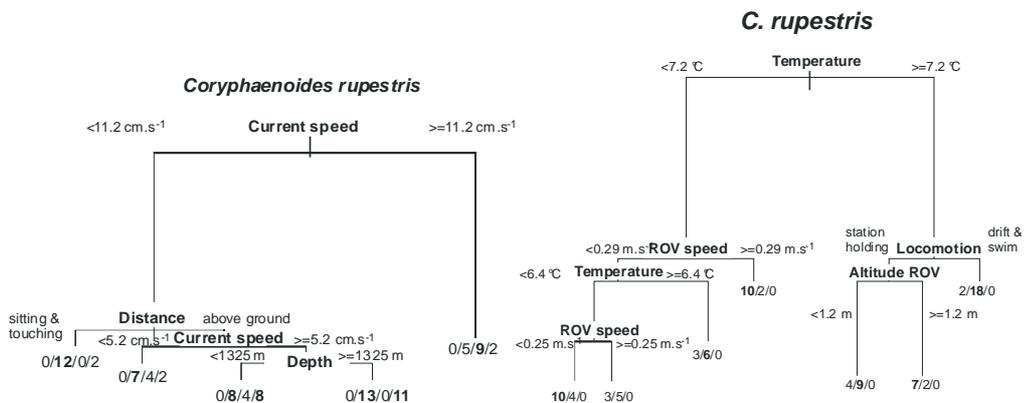


Figure 5. Arbres de régression pour la relation entre les conditions environnementales et le comportement naturel (gauche) ou la distance de réaction à un robot téléguidé (droite) du grenadier de roche (*Coryphaenoides rupestris*). Les nombres à l'extrémité des branches sont les effectifs observés dans les différentes catégories. Catégories du comportement naturel : immobile/sur place/dérive/nage ; catégories de réaction : pas de réaction/après détection/avant détection.

La gamme de réactions d'une espèce est probablement le résultat de son mode de vie et lié à l'échappement aux prédateurs (Krause *et al.*, 2002), mais il dépend aussi des caractéristiques individuelles, notamment la taille. La vitesse de nage augmente avec la taille (Wardle, 1977) ; les individus de plus grande taille évitent donc plus facilement un chalut. La taille des individus influence aussi directement leur détectabilité sur des images, c'est à dire la capacité d'observateurs ou de systèmes de traitement d'image à les distinguer du fond (Trenkel, *et al.*, 2004c) ainsi que la sélectivité par le maillage d'un engin de pêche (Trenkel et Skaug, 2005).

Certains types de comportement peuvent entraîner un biais de la densité estimée si l'estimateur simple (équation 2) est utilisé. J'ai proposé des méthodes pour corriger l'estimation de la densité dans le cas d'un mouvement directionnel des individus (Trenkel, 2003) et de l'effet du cycle d'activité nyctémérale (Trenkel, *et al.*, soumis). L'effet sur leur capturabilité de la taille de quelques espèces de poissons du plateau continental (Trenkel et Skaug, 2005) et de la pente continentale (Trenkel *et al.*, 2004a) a aussi été estimé.

2.2.2. Variation de l'observabilité en fonction des conditions et moyens d'observation

En collaboration avec John Pinnegar du CEFAS nous avons comparé les résultats de deux campagnes pour évaluer l'effet sur l'estimation de densité de la saison et du type de chalut pour les poissons démersaux et benthiques de la Mer Celtique (Trenkel, *et al.*, 2004e). L'effet de la saison d'étude est lié aux migrations saisonnières de certaines espèces et à la croissance des jeunes qui atteignent progressivement une taille suffisante pour être retenus par le maillage du chalut (dite taille de première capture). Notre étude a montré que le type de chalut utilisé joue généralement un rôle plus important que cet effet saisonnier, surtout pour les grands individus, probablement parce que leurs possibilités d'échappement varient d'un chalut à l'autre en fonction de sa géométrie. Ainsi, cette étude montre l'interaction entre le comportement réactif individuel et le type de chalut, et son influence sur la capturabilité des poissons démersaux et benthiques.

Les campagnes scientifiques de chalutages de fond de l'Irremer dans le Golfe de Gascogne et en mer Celtique sont effectuées chaque année à l'automne. Bien que le protocole soit stabilisé depuis 1992, des petits changements de date et de durée ont eu lieu. Dans les années récentes les campagnes ont eu lieu généralement un peu plus tard dans la saison, ce qui a induit des conditions météorologiques plus variables mais aussi des vents plus forts en moyenne tandis que le temps navire alloué à la campagne détermine l'effort global d'échantillonnage. On peut faire l'hypothèse que la force du vent influence l'adhérence au fond du chalut, donc sa capacité de pêche, mais aussi la distribution spatiale des poissons à travers des variations hydrographiques. Par exemple, une relation entre la distribution spatiale et les conditions hydrologiques (salinité et température) a été trouvée pour le hareng et les larves de la morue (Garrison *et al.*, 2000). Nous avons analysé les relations entre les variations interannuelles des estimations de densité par espèce (et leurs coefficients de variation) et les conditions rencontrées lors de chaque campagne (Poulard et Trenkel, soumis). Les résultats de cette étude indiquent l'effet d'un facteur annuel lié aux conditions de campagnes dans la capturabilité. Il pourrait expliquer une petite partie de la variabilité interannuelle des densités estimées (9% en moyenne pour 40 espèces) et 2% des variations des coefficients de variation (CV). Les densités estimées par espèce étaient négativement liées avec la date de début de campagne, le nombre de traits près de la côte et la variabilité du vent, et positivement avec la force moyenne du vent. Les CV semblaient augmenter et la densité estimée diminuer avec la variabilité de la force du vent.

2.2.3. Estimer la distribution statistique de la capturabilité

Pour étudier la capturabilité, j'ai travaillé avec Hans Skaug de l'IMR (institut de recherche marine, Bergen, Norvège). Nous avons développé un modèle probabiliste (Encadré 1) où les captures sont le résultat de deux processus aléatoires : la distribution spatiale des individus et la capturabilité du trait de chalut (Trenkel et Skaug,

2005). La méthode choisie pour estimer les paramètres de ce modèle est une estimation par le maximum de vraisemblance, en traitant la capturabilité comme effet aléatoire similaire aux modèles linéaires généralisés mixtes (Pinheiro et Bates, 2000). Ceci permet une formulation parcimonieuse du modèle (trois paramètres) et garantit que tous les paramètres sont identifiables.

Encadré 1 : Estimation de la capturabilité par chalutage (Trenkel et Skaug, 2005)

Modèle

Densité : $n_i \sim \text{Poisson}(\lambda)$ $n_i = 1, 2, \dots$
 Capturabilité : $q_i = \exp(p_i)/(1+\exp(p_i))$ effet aléatoire $p_i \sim N(\mu, \sigma^2)$
 Captures : $C_i \sim \text{Poisson}(q_i \lambda D_i)$

C_i captures en nombre D_i surface balayée par le trait de chalut en km^2
 λ densité moyenne par km^2 q_i capturabilité
 i numéro du trait de chalut

Estimation des paramètres par maximum de vraisemblance (approximation de Laplace)

Vraisemblance : $l(\lambda, \mu, \sigma) = \sum_{i=1}^m \log(f(C_i | \lambda, \mu, \sigma))$

Distribution marginale : $f(C_i | \lambda, \mu, \sigma) = \int f^P(C_i | q(p_i), \lambda) \phi(p_i; \mu, \sigma) dp_i$

Nous avons appliqué le modèle aux données de la campagne Mirec (en 1994) lors de laquelle 31 traits de chalut de 30 minutes ont été réalisés dans une petite zone de la mer Celtique. Le fait que les captures soient issues d'une petite zone permet de faire l'hypothèse que l'abondance moyenne est la même pour tous les traits de chalut. Les distributions de probabilité de la capturabilité q estimées pour une sélection d'espèces montrent que la capturabilité par chalutage est faible, inférieure à 0,2 en général (Figure 6).

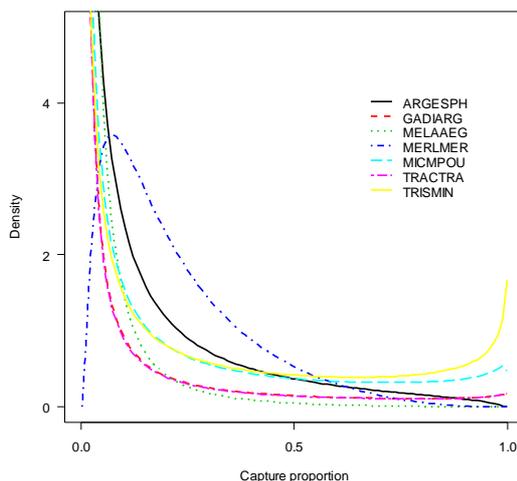


Figure 6. Distributions de probabilité de la capturabilité par chalutage scientifique estimées pour une sélection d'espèces de la mer Celtique. ARGESPH *Argentina sphyraena*, GADIARG *Gadidulus argentatus*, MELAAEG *Melanogrammus aeglefinus*, MERLMER *Merlangius merlangus*, MICMPOU *Micromesistius poutassou*, TRACTRA *Trachurus trachurus*, TRISMIN *Trisopterus minutus*.

Une étude par simulation a été réalisée pour vérifier que les paramètres étaient identifiables. De plus, la validité des estimations des paramètres du modèle a pu être appréciée avec un jeu de données complémentaire de la même zone, collecté deux ans plus tard. Ce jeu était issu d'une opération d'intercalibration de deux navires océanographiques. L'un, le Thalassa I (ancien navire océanographique Thalassa, renommé dans sa dernière année d'activité à cause de l'entrée en flotte du nouveau, et

actuel, navire Thalassa) utilisé pour Mirec, a réalisé la campagne intercal1. Le second (nouveau N/O Thalassa) a réalisé intercal2 (même plan d'échantillonnage, mêmes dates, les deux navires travaillant en parallèle). Les estimations des densités moyennes (paramètre λ) étaient identiques pour la même année (intercal1 et intercal2) pour seulement trois des cinq espèces pour lesquelles la comparaison était possible (Figure 7). De même, les paramètres de la variable aléatoire capturabilité étaient similaires pour le même navire (mirec et intercal1) pour trois espèces. Cette comparaison montre qu'il est nécessaire d'améliorer le modèle en prenant en compte d'autres facteurs comme le type de comportement de l'espèce (grégaire ou pas) ou les conditions environnementales qui peuvent influencer la densité ou/et la capturabilité. La poursuite de ce travail est en cours (2006-2007) par un post doctorant (A. Peyronnet) sous ma direction.

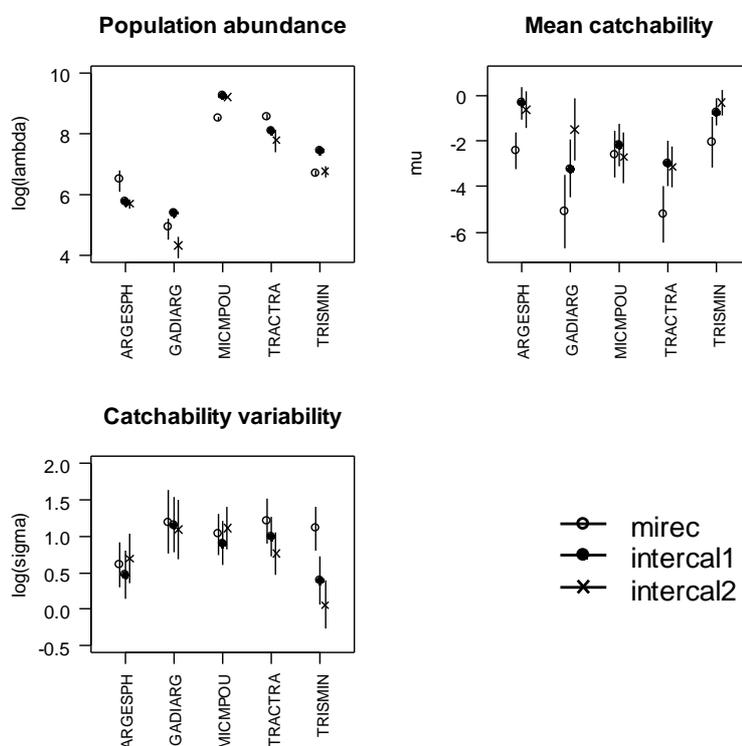


Figure 7. Comparaison des paramètres du modèle de capturabilité par chalutage estimés dans la même zone en mer Celtique à partir de trois jeux de données. Mirec en 1994 avec le navire Thalassa I, intercal1 en 1996 avec Thalassa I et intercal2 en 1996 avec Thalassa. Les lignes verticales indiquent les intervalles de confiance de 95%.

2.2.4. Comparer l'observabilité par vidéo et chalutage

Pour les espèces profondes de la pente continentale du Golfe de Gascogne, j'ai étudié l'observabilité relative par vidéo et par chalutage de fond en collaboration avec des collègues de l'Ifremer et du NIWA (national institut for water and atmosphere, Nouvelle Zélande) (Trenkel *et al.*, 2004). Le rapport entre les estimations de densité issues des comptages visuels et celles basées sur les chalutages était le mieux expliqué par le type de distribution spatiale de l'espèce et sa taille moyenne, et moins par la distance moyenne à laquelle l'espèce se tient au-dessus du fond et sa réactivité au submersible

d'observation téléguidé (Figure 8). Le type de distribution spatiale a été caractérisé par le paramètre de surdispersion par rapport à une distribution de Poisson dans un modèle d'observations visuelles par transect. La distribution de Poisson correspond à une distribution spatiale aléatoire. Si le paramètre de surdispersion est >1 , l'espèce montre des agrégations spatiales. Ceci peut être le résultat d'une préférence d'habitat (si l'habitat est hétérogène) ou d'un comportement grégaire. Si le paramètre est <1 , ce qui étaient le cas pour la plupart des espèces étudiées, les individus sont répartis de façon plus régulière que ne le prévoit une distribution aléatoire. Un comportement territorial peut en être la cause.

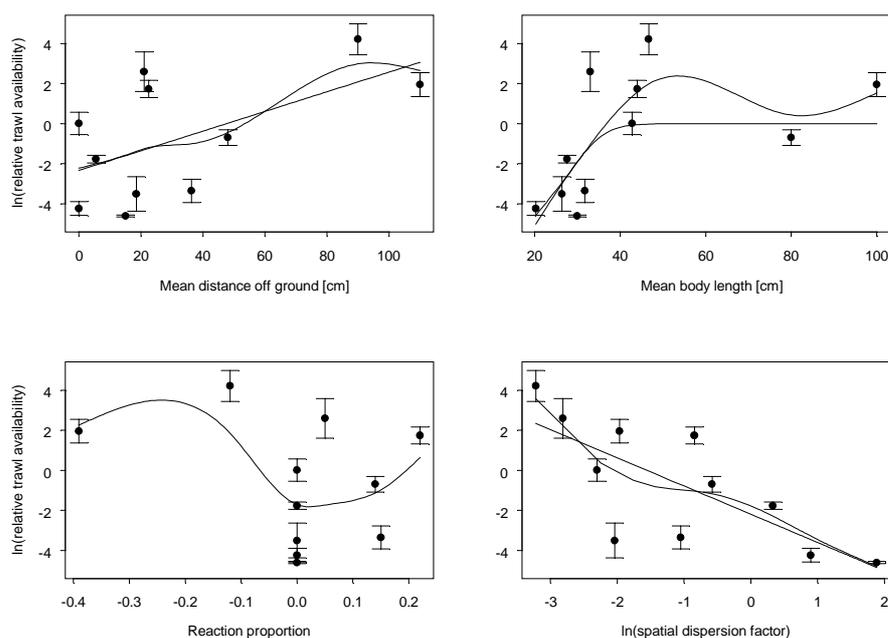


Figure 8. Relation entre observabilité relative (chalutage/visuel) et variables explicatives pour onze espèces/familles de poissons profonds.

2.2.5. Corriger l'estimation de densité pour les variations d'observabilité

Les langoustines ont un cycle d'activité nyctéméral très marqué (Chapman, 1980). Quand elles ne se nourrissent pas, elles sont enfouies dans leurs terriers et ne sont alors accessibles ni au chalutage ni aux observations visuelles. Les juvéniles de merlu quant à eux (présents dans la même zone du golfe de Gascogne) montent dans la colonne d'eau pendant la nuit (Bozzano *et al.*, 2005). L'observabilité de ces deux espèces varie donc fortement au cours du cycle nyctéméral, de sorte qu'une estimation de densité près du fond dépend fortement de l'heure d'échantillonnage. Dans Trenkel *et al.* (soumis) un modèle a été développé pour décrire la variation de l'observabilité en fonction de l'heure de la journée. Le modèle ajusté a ensuite permis de prédire la densité pour la même heure pour tous les sites. L'heure d'observabilité maximale a été choisie pour cette prédiction parce qu'elle permet non seulement de comparer les différents sites mais aussi d'évaluer la densité totale d'un site si la même démarche est appliquée aux différentes espèces présentes. Le cadre de modélisation est un modèle linéaire généralisé additif (GAM) avec le site en facteur et l'heure de la journée en variable prédictive non-linéaire (Encadré 2). Les modèles linéaires

généralisés ont un grand intérêt pour l'exploration de la forme des relations entre variables dans le domaine de l'écologie. Contrairement aux modèles linéaires, la forme de la relation n'est pas fixée *a priori*, mais obtenue comme résultat de l'analyse. Le degré de variabilité de la relation dépend du degré de liberté des fonctions non-linéaires (smoothers en anglais) utilisées. Pour choisir ce degré de liberté, j'ai utilisé la méthode basée sur la validation croisée générale (general cross-validation) proposée par Wood (2004) qui réduit l'erreur de prédiction.

Encadré 2. Estimation de densité corrigée pour la variabilité d'activité journalière

Modèle

$$E[n_{ij}] = \mu_{ij} = \exp(\log(A_i) + \alpha + \beta_j + s(T_i))$$

$$\text{Var}[n_{ij}] = \mu_{ij} + (\mu_{ij})^2 / k$$

n_{ij} nombre observé
 i numéro de transect
 j zone
 A_i surface du transect
 T_i heure d'observation du transect
 $s()$ thin plate regression spline (Wood, 2003)

Estimateur

$$\hat{D}_j = \exp(\log(100) + \hat{\alpha} + \hat{\beta}_j + \hat{s}(T_{\max}))$$

$\text{var}(D)$ basé sur la matrice de covariance bayésienne postérieure des paramètres (Wood, 2003)
 $\hat{\alpha}$ effet moyen
 $\hat{\beta}_j$ effet de la zone j
 T_{\max} heure d'observabilité maximale

Le modèle a été appliqué aux comptages par vidéo des espèces présentes sur la Grande Vasière, une zone vaseuse située au centre du Golfe de Gascogne. La collecte de données a eu lieu en 2004. La relation entre la densité observée et l'heure de la journée montre une diminution en début de journée et une augmentation à la fin pour la langoustine et une densité plus forte en milieu d'après-midi pour le merlu (Figure 9). Cependant une estimation par jackknife, c'est-à-dire enlèvement des observations d'une zone à la fois et puis réajustement du modèle, indique que pour le merlu l'augmentation forte de la densité au milieu de l'après-midi vient uniquement d'une seule zone. Le pic de l'après-midi disparaît quand les données de cette zone ne sont pas utilisées.

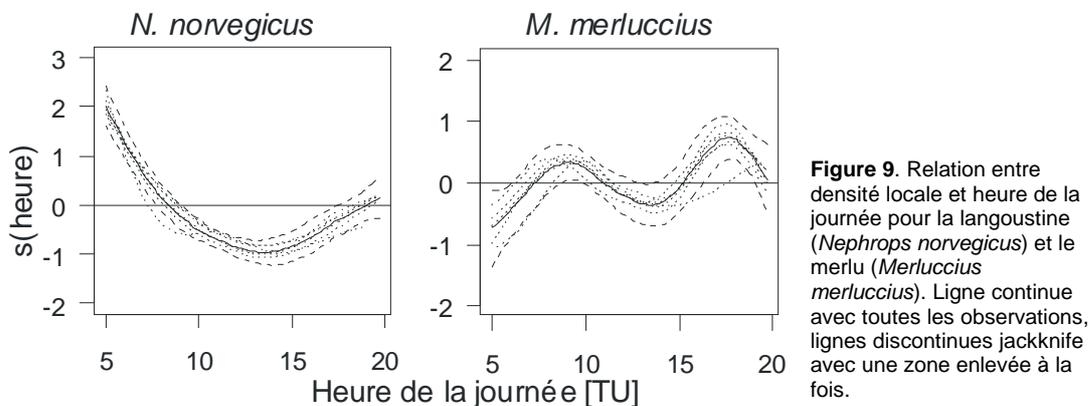


Figure 9. Relation entre densité locale et heure de la journée pour la langoustine (*Nephrops norvegicus*) et le merlu (*Merluccius merluccius*). Ligne continue avec toutes les observations, lignes discontinues jackknife avec une zone enlevée à la fois.

2.3. Détermination de la surface observée

2.3.1. Déterminer la durée réelle de chalutage

La surface de référence pour l'estimation d'abondance basée sur des captures est la surface chalutée. Celle-ci est calculée en multipliant la distance parcourue par l'ouverture horizontale du chalut. La distance à prendre en compte n'est pas une question triviale. Il est de coutume de mesurer la distance parcourue à partir du moment où le chalut est arrivé au fond de la mer et sa géométrie stabilisée. C'est une pratique héritée de la pêche commerciale où, lorsque le chalut est stabilisé, le patron indique "en pêche" et l'équipage retourne à d'autres activités que la mise à l'eau de l'engin. La fin du trait de chalut est déterminée par le protocole d'échantillonnage, souvent après 30 minutes, à l'issue desquelles les treuils entrent en action pour ramener le chalut à bord du navire. Pendant les phases de descente (filage) et de remontée (virage) du chalut, c'est à dire avant et après la durée nominale du trait, le chalut peut capturer des individus des espèces échantillonnées nageant plus ou moins loin du fond. Il s'ensuit que la surface calculée par la procédure décrite est sous-estimée, et la densité surestimée. L'importance du biais dépendra du temps pris pour stabiliser le chalut, qui est une fonction de la profondeur, des conditions météorologiques, du gréement et de l'habileté de l'équipage ainsi que du comportements des poissons plus généralement. Cet effet d'incertitude sur la distance parcourue s'appelle "end effect" en anglais dans la littérature halieutique (Kingsley, 2001), il est ici traduit par "effet de bord".

Pour déterminer l'importance potentielle de l'effet de bord, j'ai participé à une étude expérimentale dans le Golfe de Gascogne (Battaglia *et al.*, 2006). Le plan expérimental consistait à effectuer pour chaque trait de chalut de durée normale (30 minutes), trois traits de durée nulle (virage dès que la géométrie du chalut était stabilisée). Le rapport entre le nombre d'individus capturés lors des traits de durée nulle et nominale variait fortement entre espèces, de 5% pour la sole à 34% pour le merlu en moyenne, et montrait une grande variabilité entre traits. Un examen plus minutieux a montré qu'il semble exister une relation entre le mode de vie d'une espèce et l'importance de l'effet. Il est vraisemblable que les espèces benthiques comme la sole réagissent peu à l'approche du chalut tandis que les espèces démersales très mobiles comme le merlu peuvent être capturées en pleine eau où un effet de surprise plus important peut augmenter leur capturabilité par rapport au fond où le vacarme du train de pêche approchant peut déclencher des réactions de fuite. Cette explication spéculative n'est introduite ici que pour illustrer que des facteurs importants non pris en compte jusqu'à présent devront être identifiés pour expliquer que les captures d'un trait de durée nulle puissent représenter plus de 30% de celle d'un trait standard. Du fait de cette réaction, l'abondance dans le chalut, c'est-à-dire le nombre capturé, pourrait ne pas dépendre linéairement de la surface chalutée et la relation serait différente pour chaque espèce. Ceci a des implications pour la comparaison des estimations entre espèces. L'étude ne permet pas d'obtenir des coefficients de correction pour la durée des traits mais donne un ordre de grandeur du biais d'estimation de densité. Des études plus approfondies, couvrant une diversité de conditions de profondeur, de types de substrat et d'états de la mer seront nécessaires pour obtenir des coefficients de correction.

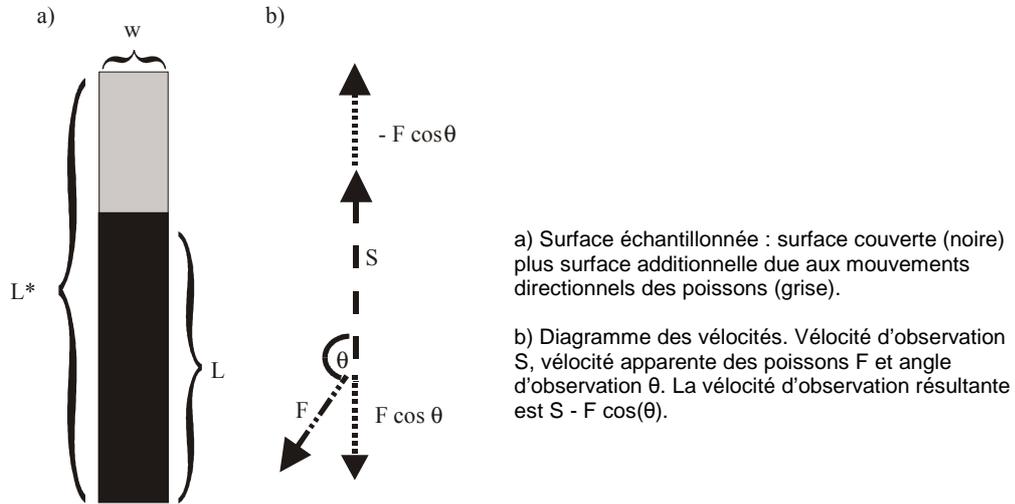
2.3.2. Corriger l'estimation d'abondance pour les mouvements directionnels

La méthode d'estimation de densité dite « strip transect », identique à l'équation (2), repose sur l'hypothèse que tous les individus dans l'aire échantillonnée sont

effectivement comptés et qu'ils ne bougent pas pendant le temps de comptage (comptage instantané). La dernière hypothèse reste correcte si les déplacements des individus sont aléatoires ou s'il s'agit d'un mouvement directionnel perpendiculaire à la direction d'avancement de l'observateur. Dans un cas simple où cette hypothèse n'est pas respectée, si les individus bougent à contre sens à une vitesse F non négligeable par rapport à celle de l'observateur S , la surface effectivement observée est supérieure au produit de la largeur du champ d'observation par la distance parcourue (zone noire dans l'encadré 3). L'estimateur de densité de l'équation (2) est alors biaisé. J'ai développé un estimateur de la variance de la densité corrigé pour le mouvement directionnel des individus en tenant compte de leur vitesse de nage et de la direction relative de leur mouvement (Trenkel, 2003, Encadré 3). L'estimateur lui-même mais sans formule analytique de la variance a été proposé par Watson et al. (1995).

La méthode a été appliquée au cas d'une espèce de poisson profond (*Lycodes frigidus*) pour laquelle des comptages sur sept transects obtenus à partir de vidéos enregistrées au Nord du Spitzberg étaient disponibles. Cette espèce nage souvent à contre courant pendant qu'elle se nourrit. L'estimation de la densité non corrigée des mouvements directionnels était de 5952 individus par km^2 et l'estimation corrigée 7338 individus par km^2 (CV 0.23). Ceci correspond à un biais négatif de 19% de la densité estimée si le mouvement directionnel est ignoré.

Encadré 3. Estimateur de densité tenant compte du mouvement directionnel des individus



a) Surface échantillonnée : surface couverte (noire) plus surface additionnelle due aux mouvements directionnels des poissons (grise).
 b) Diagramme des vitesses. Vitesse d'observation S, vitesse apparente des poissons F et angle d'observation θ . La vitesse d'observation résultante est $S - F \cos(\theta)$.

Surface échantillonnée

sans mouvement : $a = wL$

avec mouvement directionnel constant : $a = wL^* = \frac{wL}{S} |S - F \cos \theta|$

avec mouvement directionnel aléatoire :

$$\hat{a} = E[a] \approx \frac{\hat{w}\hat{L}}{\hat{S}} (\hat{S} - \hat{F} \cos \hat{\theta}) + \frac{\hat{w}\hat{L}}{2\hat{S}} \hat{F} \cos \hat{\theta} V[\theta] - \frac{\hat{w}\hat{L}}{\hat{S}^3} \hat{F} \cos \hat{\theta} V[S] \quad \hat{F} \cos \hat{\theta} < \hat{S}$$

$$\hat{V}[\hat{a}] = \hat{a}^2 \left(\frac{\hat{V}[w]}{\hat{w}^2} + \frac{\hat{V}[L]}{\hat{L}^2} + \left(\frac{\cos \hat{\theta}}{\hat{S} - \hat{F} \cos \hat{\theta}} \right)^2 \hat{V}[F] + \left(\frac{\hat{F} \sin \hat{\theta}}{\hat{S} - \hat{F} \cos \hat{\theta}} \right)^2 \hat{V}[\theta] + \left(\frac{\hat{F} \cos \hat{\theta}}{S(S - \hat{F} \cos \hat{\theta})} \right)^2 \hat{V}[S] \right)$$

Densité

$$\hat{D} = \frac{\sum_i n_i / \sum_i \hat{a}_i = n / \hat{a}}{\left(\sum_{i=1}^k \hat{a}_i \right)^2} + \frac{n^2 \sum_i \hat{V}[\hat{a}_i]}{\left(\sum_{i=1}^k \hat{a}_i \right)^4} \quad \text{avec} \quad \hat{V}[n] = \frac{\hat{a} \sum_{i=1}^k \hat{a}_i (n_i / \hat{a}_i - n / \hat{a})^2}{k-1}$$

w largeur du transect L longueur du transect
 n_i nombre compté i numéro du transect

2.4. Amélioration de la collecte d'observations visuelles

La collecte d'observations visuelles peut se faire par un plongeur *in situ*, en temps réel ou en temps différée à partir d'images vidéo. Dans tous les cas il faut compter et identifier les individus rencontrés. Dans le contexte d'images vidéo, rejouer les vidéos prend autant ou plus de temps que la collecte elle-même. Par exemple, 216 heures de vidéos ont été collectées pendant la campagne Vital. Dans le cadre d'un stage d'ingénieur de fin d'étude (de Corbière, 2002) nous avons étudié la possibilité de faire un traitement automatique des séquences d'images pour détecter les poissons, ce qui éviterait d'avoir à re-visionner l'intégralité des vidéos. Si ça marchait, l'expert n'aurait

qu'à regarder les séquences où il y a effectivement un poisson pour en déterminer l'espèce. Le gain de temps serait énorme, notamment quand l'intervalle de temps entre poissons rencontrés est au moins de quelques minutes. Cette première étude a montré que la détection automatique est possible au prix d'un taux d'erreur de détection élevé (67 %). Les erreurs sont dues à des confusions entre les poissons et d'autres objets, notamment des cailloux, et à un trop faible nombre de pixels par poisson, qui fait disparaître le poisson lors du pré-traitement d'image destiné à enlever le bruit et augmenter le contraste. Nous explorons actuellement d'autres pistes de traitement d'image automatique en collaboration avec le laboratoire L3i de l'université de La Rochelle, spécialiste dans ce domaine.

Pour pouvoir obtenir une estimations des densités d'espèces par classe de taille et plus généralement pour connaître la structure démographique d'une population, il est nécessaire de ne pas seulement compter les individus, mais aussi de mesurer leur taille. J'ai participé à la comparaison de deux méthodes de mesures *in situ*, par laser parallèles et par caméra autofocus (Cadiou *et al.*, 2004; Rochet *et al.*, 2006). La méthode des lasers parallèles est performante pour les espèces qui bougent peu, mais s'avère biaisée pour les grandes espèces de poissons fortement mobiles. Le champ d'application de la caméra autofocus est trop restreint pour obtenir des mesure fiables de ces espèces.

2.5. Vulnérabilité des espèces benthiques au chalutage

En marge des travaux sur l'observabilité j'ai approché la question de l'impact des chaluts sur les communautés benthiques dans le cas de l'écosystème de la pente continentale (campagne Vital). Bien que non ciblées par la pêche, les espèces benthiques comme les coraux sont sensibles à l'activité de chalutage de fond (Collie *et al.*, 2000). Dans ce contexte, la vulnérabilité au chalutage d'une espèce est déterminée par son mode (par ex. vagile ou fixé) et ses traits de vie (potentiel de reproduction, vitesse de croissance, ...). Lors d'un stage de master anglais (Dent, 2005), nous avons étudié les différences entre les densités des espèces benthiques dans des zones soumises à différents niveaux d'exploitation. Cette étude par des analyses multi-tableaux (Legendre *et al.*, 1997) montre que le trait de vie le plus important pour la vulnérabilité du benthos de la pente continentale du Golfe de Gascogne semble être la stratégie d'encrage, c'est-à-dire si l'espèce est fixée au sédiment, à des bloc rocheux (dont les zones sédimentaires étudiées étaient parsemées), ou mobile.

2.6. En résumé

J'ai contribué à l'estimation de la densité des ressource marines par :

- l'étude des facteurs comportementaux, individuels et environnementaux qui influencent l'observabilité et la capturabilité des poissons démersaux et benthiques (§2.2.1, §2.2.2, §2.2.4)
- le développement d'un modèle du processus de capture permettant d'estimer la capturabilité par chalutage (§2.2.3)
- le développement d'une méthode d'estimation de densité corrigée pour l'activité nyctémérale (§2.2.5)
- le développement d'un estimateur pour la variance de la densité corrigée pour les mouvements directionnels (§2.3.2).

3. Estimation d'abondance par modélisation mathématique

L'estimation d'abondance a pour cible un stock (d'une espèce) dans un but de gestion des pêches, ou la population dans un but plus large de suivi de l'écosystème marin, notamment pour les espèces non exploitées. Rappelons que le stock est la partie de la population qui est exploitable par la pêche (Laurec et Le Guen, 1981). Il est évident que cet état exploitable ou non dépend des engins de pêche utilisés et qu'il peut changer au cours du temps, par exemple avec le développement technologique, la modernisation des navires et l'extension des zones de pêche. La définition du sous-ensemble stock relativement à l'ensemble population peut donc évoluer avec le temps. La distinction entre population et stock est importante quand on considère les modèles utilisés pour l'estimation d'abondance. Cette distinction concerne aussi bien les données utilisées que l'interprétation des paramètres démographiques obtenus. Les approches basées uniquement sur les captures des pêcheries n'informent que sur la partie exploitable de la population, c'est-à-dire le stock. Lorsque d'autres données sont utilisées, par exemple des captures de campagnes de pêches scientifiques, la partie de la population échantillonnée peut devenir moins bien définie, notamment si la campagne ne couvre pas la totalité de la zone occupée par la population.

Pour une gestion durable des ressources exploitées, il est nécessaire de connaître la taille du stock, mais aussi sa relation avec la population, pour pouvoir prendre en compte des changements de la capturabilité ou de l'accessibilité de la population due à des changements biologiques, des changements des migrations saisonnières par exemple, ou causé par des changements dans la mise en œuvre de l'exploitation, par exemple des modifications des engins ou zones de pêche. L'accessibilité d'une population est définie ici comme la proportion de la population présente sur les zones où s'exerce la pêche (**accessibilité à la pêche**) ou la proportion présente dans le volume échantillonné par l'observation scientifique (**accessibilité à l'observation scientifique**). A l'accessibilité se rajoute dans chacun des cas la capturabilité pour la pêche et l'observabilité pour l'observation scientifique. Le thème de l'observabilité/capturabilité a été traité dans le chapitre précédent dans le cadre des estimations de densité des espèces.

Conceptuellement, on distingue deux niveaux de complexité pour décrire la structure démographique d'une population ou d'un stock par un modèle mathématique:

- global ;
- structuré en stades, âge ou longueur (Hilborn et Walters, 1992 ; Hart et Reynolds, 2002).

Pour chacun des niveaux on peut considérer le nombre ou la biomasse ; les deux sont des descripteurs de l'état de la population ou du stock.

Pour modéliser la dynamique d'une population, les processus déterminants sont le recrutement, la mortalité naturelle et la mortalité par pêche. Dans le cas d'une modélisation spatialisée se rajoutent les migrations saisonnières ou ontogéniques. Tous ces processus peuvent dépendre de la structure démographique de la population ou de sa densité. Par exemple, la fécondité des femelles croît avec la taille (par ex. Jennings *et al.*, 2001).

L'objectif d'estimation de l'abondance d'un stock ou d'une population a donné lieu au développement de nombreuses méthodes d'estimation des paramètres des modèles de dynamique de populations. Néanmoins on peut distinguer deux grandes classes : les méthodes analytiques et les méthodes statistiques. Les méthodes analytiques sont généralement basées sur des propriétés du modèle à l'équilibre et des dynamiques déterministes. Elles ont perdu leur importance avec la disponibilité de moyens de calcul puissants. Les méthodes statistiques couramment utilisées sont les méthodes du

maximum de vraisemblance et des moindres carrés, ainsi que l'approche Bayésienne. Il existe aussi des approches hybrides et celles où certains paramètres sont fixés à priori. Aux méthodes d'estimation de paramètres se rajoute le type d'observations utilisées.

3.1. Modèles d'évaluation d'abondance : concepts et limites

La méthode la plus utilisée en pratique pour l'évaluation de l'abondance d'un stock est l'analyse de cohortes et ses dérivés (Hilborn et Walters, 1992). L'analyse de cohortes utilise les données de captures des pêcheries. Elle exploite le fait que si l'on somme tous les individus capturés d'une même cohorte (individus nés au même moment, dans la pratique on traite des cohortes annuelles) jusqu'à son extinction et que l'on fait des hypothèses sur la mortalité naturelle, on peut remonter au nombre d'individus recrutés (ayant atteint la taille de première capture dans la pêche considérée) pour cette cohorte. En traitant toutes les cohortes successives, on obtient un tableau reconstitué des estimations des nombres d'individus par groupe d'âge dans le stock année après année. Dans le cas d'une pêche instantanée (intervenant pendant une durée courte de l'année), l'équation déterministe de la dynamique d'une cohorte est :

$$N_{a,t} = N_{a-1,t-1} - C_{a-1,t-1} - D_{a-1,t-1} \quad (4)$$

où $N_{a,t}$ est le nombre d'individus d'âge a dans le stock au début de l'année t , $C_{a-1,t-1}$ sont les captures de l'année $t-1$ (prises instantanément) et $D_{a-1,t-1}$ sont les individus morts naturellement pendant l'année. Cette formulation considère que les individus sont nés au début de l'année $t=0$. En faisant des hypothèses sur le nombre d'individus survivant au-delà de l'âge de capture le plus élevé A , par exemple $N_{A,t} = 0$, et sur le nombre de morts "naturels", la relation ci-dessus permet de calculer le nombre d'individus à l'âge précédent et ainsi de suite jusqu'au recrutement. Dans le cas d'une exploitation continue au cours de l'année, une équation a aussi été formulée.

$$N_{a,t} = N_{a-1,t-1} \exp(-F_{a-1,t-1} - M_{a-1,t-1}) \quad (5)$$

$$C_{a-1,t-1} = (F_{a-1,t-1} / (F_{a-1,t-1} + M_{a-1,t-1})) (N_{a-1,t-1} - N_{a,t})$$

Où F est la mortalité par pêche et M la mortalité naturelle.

Dans les deux cas, pêche instantanée ou continue, il faut trouver une manière d'estimer le nombre d'individus des cohortes qui ne sont pas encore tous morts ($a < A$) dans l'année t . Pour cela différentes approches ont été développées qui utilisent en général une série d'indices d'abondance et un algorithme de maximisation (par exemple la méthode XSA de Shepherd, 1999). En revanche, le nombre d'individus morts naturellement, souvent modélisé par un taux de mortalité M (cf. eq. 5), est toujours considéré connu.

L'estimation d'abondance par analyse de cohorte repose sur les hypothèses suivantes :

- les captures par âge sont parfaitement connues
- les valeurs de la mortalité naturelle sont parfaitement connues
- la structure du modèle est correcte

La disponibilité de captures sans erreurs pose deux problèmes pratiques : les rejets et les sur- ou sous-déclarations de captures. Les données disponibles sont en général les débarquements et non les captures. La différence est due aux rejets d'individus hors-taille (en dessous de la taille minimale légale de commercialisation) ou abîmés par le processus de captures. Ainsi, nous avons estimé que les rejets peuvent

constituer une proportion supérieure à 50% des captures en nombre pour des espèces cible comme le merlu, le merlan ou la langoustine dans les pêcheries chalutières de mer Celtique (Rochet, *et al.*, 2002). Le taux de survie des rejets après retour à la mer est très variable et souvent faible, même pour une espèce à squelette externe comme langoustine, il est inférieur à 30% (Evans *et al.*, 1994). Il est probablement de près de 100% pour des poissons fragiles comme le merlu et le merlan. La sous-déclaration des débarquements d'une espèce peut être causée par la poursuite (illégal) de la pêche alors que le quota (plafond de captures autorisées) est atteint. Si, par exemple, les débarquements de l'espèce en question sont déclarés sous le nom d'une autre espèce (voisine ou de même prix) on aura sous-déclaration pour l'espèce dont le quota est atteint et sur-déclaration pour l'espèce sous le nom de laquelle sont déclarés les débarquements illégaux. Dans le domaine des fraudes, les combinaisons possibles sont nombreuses. En pratique, les sous-déclarations doivent être plus fréquentes que les sur-déclaration à cause des ventes échappant à tout système d'enregistrement officiel (vente directes, godaille des équipages, captures de la pêche récréative...). L'utilisation des seules données de débarquements en guise de captures peut entraîner un biais considérable dans l'estimation d'abondance du stock par analyse de cohortes, comme par tout autre modèle.

L'estimation de la mortalité naturelle est complexe et dépasse le contexte de ce document ; elle est traitée dans les manuels d'halieutique (cf. Quinn II et Deriso, 1999). En l'absence d'estimation précise, une valeur de 0.2 a été souvent utilisée pour par les groupes de travail d'évaluation du CIEM, Conseil International pour l'Exploration de la Mer (par ex. Anonymous, 2000). Cette valeur est considérée comme un ordre de grandeur compatible avec les connaissances disponibles de longévité, ou d'abondance relative des classes d'âge successives pour des populations inexploitées ou peu exploitées de beaucoup d'espèces commerciales. Ce problème d'estimation de la mortalité naturelle est aussi lié au surparamétrage des modèles qui induit une non-identifiabilité des paramètres. Fixer les valeurs de certains paramètres, par exemple la mortalité naturelle, est une manière d'éviter le surparamétrage mais, en retour, l'estimation d'abondance devient conditionnelle à ces valeurs (en plus de l'être à la structure du modèle).

La validité du modèle choisi est difficile à évaluer théoriquement. La construction d'un modèle repose sur les connaissances biologiques des processus et le choix des objets mathématiques pour les représenter. Dans le cas des modèles d'évaluation des stocks la représentation de l'évolution temporelle d'une cohorte ne fait pas débat. En revanche, les questions de cette dernière décennie ont concerné la prise en compte de l'environnement (Rice, 1995 ; Mangel et Levin, 2005), notamment pour expliquer le recrutement, ainsi que des interactions entre espèces pour la mortalité naturelle et pour la croissance, individuelle ou de la population (Hollowed *et al.*, 2000).

3.2. Modèles sans captures

Nous avons abordé le problème des captures mal connues sous différents angles. S'il était possible de prédire les captures à partir des débarquements, on pourrait utiliser les captures prédites au lieu des débarquements. Ainsi nous avons contribué à l'étude des rejets pour la pêche de chalutage de fond en mer Celtique (Rochet, *et al.*, 2002). Ensuite nous avons étudié les processus des rejets plus généralement (Rochet et Trenkel, 2005a).

Bien que les débarquements ne correspondent pas aux captures, ils en représentent un minorant si les rejets sont plus importants que les sur-déclarations, ce qui doit être le cas général. J'ai contribué au développement d'une méthodologie

d'évaluation de stock qui traite les débarquements comme données censurées (Hammond et Trenkel, 2005).

Finalement, j'ai développé un modèle de la population en biomasse (Trenkel, 2005). Ce modèle ne requiert que des indices d'abondance, sans données de débarquements ni de captures.

3.2.1. Comprendre le processus de rejets

Dans Rochet *et al.* (2002) nous avons étudié les facteurs qui pourraient permettre de prédire les rejets en l'absence d'échantillonnage avec des modèles de régressions linéaires. Dans ce but, nous avons analysé les données de l'Ifrémer sur les rejets des chalutiers opérant en mer Celtique. Ni les variables décrivant les débarquements (débarquements de l'espèce ou totaux) ni les caractéristiques de l'engin de pêche (taille des mailles, ouverture verticale) n'ont montré de pouvoir explicatif de la quantité rejetée. Seule la taille du plus petit individu capturé était informative de cette quantité. Malheureusement la taille du plus petit individu n'est pas disponible en routine pour toutes les opérations de pêche. Donc, on ne peut pas faire l'économie d'échantillonnage à bord pour estimer la quantité et la structure des rejets. La direction des pêches de la commission européenne est arrivée au même constat et a instauré un échantillonnage des rejets dans les eaux de la communauté européenne depuis 2003.

Faute de prédire les rejets, il serait néanmoins souhaitable de comprendre le processus pour adapter le plan d'échantillonnage et pour élaborer des estimateurs adaptés. Dans Rochet et Trenkel (2005a), à partir d'une étude bibliographique, nous avons formulé onze hypothèses par rapport aux facteurs déterminants des rejets (Tableau 2). La plausibilité de chaque hypothèse a été évaluée par le nombre d'études publiées dans lesquelles cette relation était significative.

Tableau 2. Facteurs qui pourraient influencer la quantité et composition des rejets (extrait de Rochet and Trenkel, 2005a) .

Class of factors	Description	Related hypotheses
Assumptions related to resource availability	Species- or length-composition, year-class strength for a given stock, and the environmental drivers of resource dynamics (space and time and physical variables) together will determine what is available for the fishing operation	H1. Environmental conditions are key to discards H2. Species composition of communities or length structure of populations determine what is discarded H3. Year-class strength determines discards
Influence of the fishing operation	Amount of time spent fishing, areas fished, and the gear selectivity and mesh size determine which part of the resource comes onboard	H4. Discards are proportional to fishing time H5. Fishing methods determine what is discarded
Catch and discards	Catch is the result of the first two components and should influence small-scale variability in discards. The high spatial and temporal patchiness of fisheries resources will be reflected in the sorting material, whereas the sorting criteria should vary on different scales	H6. Discards are proportional to catch and hence to landings H7. Length composition of the catch determines discard amounts and size
Market incentives to discarding	Market incentives, i.e., the price differential between parts of the catch, are considered by economists as the major cause of discards	H8. Market prices determine sorting criteria
Technical constraints on landings or sorting	Technical factors, mainly the hold capacity and sorting capacity of the crew in space, time, and manpower, will constrain the sorting criteria	H9. Hold capacity limits the storage of fishing products
Regulations influencing discarding	Landing parts of the catch can be prohibited	H10. Minimum landing size determines the maximum length of discards H11. Total allowable catch and quotas create incentives for discarding

3.2.2. Traiter les débarquements comme observations censurées

La plupart des modèles d'évaluation de stock comprennent un terme de soustraction des captures, par exemple eq. 4. Si seuls les débarquements et non les captures sont disponibles et que les deux diffèrent, les estimations de taille des stocks seront biaisées. En collaboration avec Tim Hammond au CEFAS, nous avons exploré l'utilisation des débarquements comme observations censurées des captures (Hammond et Trenkel, 2005). Dans ce cadre, les débarquements sont un minorant des captures. Pour l'estimation des paramètres, cela implique d'utiliser la fonction de répartition au lieu de la fonction de densité de probabilité dans la fonction de vraisemblance (Encadré 4). Nous avons testé l'approche par simulation pour un modèle de production (modèle global), celui de surplus de Schaefer dans la formulation de Meyer et Millar (1999). L'estimation des paramètres est faite dans un cadre Bayésien par Markov Chain Monte Carlo (MCMC). Les résultats des simulations montrent que la nouvelle approche mène à des estimations de biomasse moins biaisées en moyenne que la méthode traditionnelle qui consiste à prendre les débarquements comme connus. La supériorité de l'approche des captures censurées est valide pour une gamme de rapports entre débarquements et captures, c'est-à-dire des degrés de rejets variables. Il serait intéressant de tester l'approche des observations censurées pour d'autres modèles que le modèle de production de Schaefer et dans le cadre fréquentiste d'estimation de paramètres.

Encadré 4 : Estimation de paramètres d'un modèle de biomasse par maximum de vraisemblance avec données de captures aléatoires ou censurées	
<u>Modèle de biomasse de Schaefer</u>	<u>Définitions</u>
$B_{t+1} = B_t(t)(1+r) - rB_t^2 - C_t / K$	B biomasse
$B_t = B_t / K$	r taux de croissance intrinsèque
	K capacité d'accueil
	C captures
<u>Modèle des captures</u>	q capturabilité
$C_t = qEB_t$	E effort de pêche
	D débarquements
	θ^2 variance de débarquements
<u>Distribution aléatoire des débarquements</u>	$\log N$ fonction de densité de probabilité
$D_t \sim \log N(\log(qE_t B_t K), \theta^2)$	$\log \text{Normale}$
$\ell = \prod_{t=1}^T \log N(D_t, \log(qE_t B_t K), \theta_2)$	$d\log N$ fonction de répartition logNormale
	ℓ fonction de vraisemblance
<u>Distribution aléatoire censurée pour débarquements</u>	
$C_t \sim \log N(\log(qE_t B_t K), \theta^2)$	
$D_t \leq C_t$	
$\ell = \prod_{t=1}^T (1 - d\log N(D_t, \log(qE_t B_t K), \theta_2))$	

3.2.3. Modèle de biomasse avec effets aléatoires

J'ai développé un modèle d'évaluation de la population en biomasse à partir des estimations de biomasse issues des observations de campagnes scientifiques sans utiliser de données de captures ou de débarquements (Trenkel, 2005 ; Encadré 5). Il s'agit bien d'un modèle d'estimation de la biomasse de la population et non du stock :

l'accessibilité à la pêche n'est pas modélisée tandis que l'observabilité par les moyens d'observation scientifiques l'est. Néanmoins, le facteur d'observabilité de la biomasse totale q_b doit être fixé (ici à 1) pour que les paramètres du modèle deviennent identifiables. De plus, une étude de simulation a montré qu'un des paramètres, la variance de l'accroissement σ_g^2 , n'est généralement pas estimable (les estimations du paramètre sont égales à la borne inférieure d'estimation, ici -6 pour $\ln(\sigma_g)$, Figure 10). Cela n'a pas d'incidence sur les estimations des autres paramètres.

La nouveauté de ce modèle par rapport à sa formulation classique (Hilborn et Walters, 1992) est la modélisation du recrutement et le changement de la biomasse de la population, qui résulte de la croissance individuelle et de la mortalité, comme effets aléatoires. Ceci réduit considérablement le nombre de paramètres à estimer, tout en gardant une flexibilité pour modéliser une variété de trajectoires de populations. Des applications à des cas réels sont en cours dans le cadre du projet européen Fisboat (Fisheries independent survey-based operational assesment tools).

Encadré 5. Modèle de biomasse sans captures avec effets aléatoires pour le recrutement et la croissance

Modèle de biomasse

$$B_t = R_t + g_t B_{t-1}$$

Effets aléatoires

$$\ln(R_t) \sim \text{Normal}(\ln(\mu), \sigma_R^2)$$

$$\ln(g_t) \sim \text{Normal}(\ln(g_{t-1}), \sigma_g^2)$$

Modèles d'observations

$$\ln(IB_t) \sim \text{Normal}(\ln(q_b B_t), \sigma_o^2)$$

$$\ln(IR_t) \sim \text{Normal}(\ln(q_r R_t), \sigma_o^2)$$

Estimation des paramètres par maximum de vraisemblance avec utilisation de l'approximation de Laplace.

Définitions

- B_t biomasse totale
- g_t accroissement en biomasse
- R_t recrutement en biomasse
- μ recrutement moyen
- σ_R^2 variance du recrutement (échelle normale)
- σ_g^2 variance de l'accroissement
- t année
- q_b observabilité de la biomasse totale, fixé à 1
- q_r observabilité des recrues
- IB_t indice biomasse totale
- IR_t indice recrutement
- σ_o^2 variance d'observation

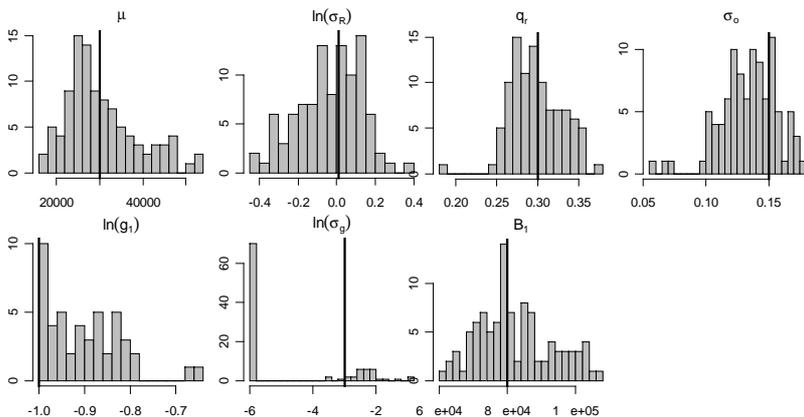


Figure 10. Test par simulation de l'identifiabilité des paramètres du modèle de biomasse avec effets aléatoires (cf. encadré 5). Données simulées à partir du modèle. Les lignes verticales représentent les valeurs vraies.

3.3. Modèles avec relations multispécifiques

Les modèles utilisés pour l'évaluation des stocks sont généralement monospécifiques et ignorent l'effet potentiel des prédateurs et proies sur la dynamique d'un stock ou population. La prise en compte de ces relations prédateurs-proies permettrait-elle d'améliorer les estimations d'abondance ? La réponse à cette question est loin d'être évidente. Les études empiriques montrent que la direction de réaction d'une communauté après une intervention aussi drastique que l'enlèvement du prédateur de plus haut niveau trophique n'est pas prévisible (Christensen, 1996) ; dans les études théoriques la direction de réaction dépend étroitement des hypothèses du modèle utilisé (Yodzis, 2001). La théorie prédit aussi que la dynamique des prédateurs généralistes est indépendante de celles de leurs proies, ce que semblent confirmer les études empiriques (Spencer et Collie, 1995; Murdoch, 2002).

Dans le cadre du projet européen dst2, development of structurally detailed statistically testable models of marine populations (Stefánsson, 2005) nous avons étudié des modèles multispécifiques pour l'évaluation des stocks (Trenkel *et al.*, 2004d). Nous avons aussi contribué à l'étude de différentes méthodes pour modéliser la variabilité individuelle de la croissance (Bogstad *et al.*, 2002) ainsi qu' à l'écriture matricielle de ces modèles multispécifiques (Trenkel *et al.*, 2002). En collaboration avec John Pinnegar du Cefas, nous avons travaillé sur le cas d'étude de la communauté des poissons démersaux de la mer Celtique. Pour formuler et appliquer un modèle multispécifique, il faut connaître les relations entre les prédateurs et leurs proies. Nous avons donc d'abord étudié le rapport entre la prédation et l'abondance de la population et le stock à l'échelle annuelle (Pinnegar *et al.*, 2003) puis nous avons regardé les variations spatiales et saisonnières de composition spécifique des proies dans les estomacs des prédateurs (Trenkel *et al.*, 2005).

3.3.1. Mesurer les relations interspécifiques

Pour identifier le type de relation entre prédateurs et proies nous avons comparé la proportion des proies dans les estomacs des prédateurs piscivores à leur abondance dans les captures scientifiques de la même année en mer Celtique (Pinnegar, *et al.*, 2003). Nous disposons de contenus stomacaux pour cinq prédateurs (morue, merlu, cardine, merlan et lieu noir) collectés entre 1977 et 1994 par le Cefas et le laboratoire de Concarneau du MNHN (M.-H. du Buit). Tous les prédateurs consomment une assez large gamme de proies, mais une dizaine d'espèces sont dominantes. Le merlan bleu et d'autres espèces de petits pélagiques ont été identifiés comme proies importantes, qui sont sélectionnées de préférence par certains prédateurs. L'importance d'une espèce dans les proies une année donnée pourrait être liée à sa densité dans l'environnement. Dans cette étude, ce facteur était évident pour le merlan bleu et moins pour d'autres espèces.

Une analyse par modèle généralisé additif a permis de mettre en évidence les structures spatio-temporelles de la consommation des proies (Trenkel, *et al.*, 2005). La consommation du merlan bleu était maximale pendant l'été et au dessus de la pente continentale, alors que celle des maquereaux et des tacauds (*Trisopterus* spp.) était plus importante pendant l'hiver et sur le plateau continental. Ces distributions de consommation suivent d'assez près les distributions spatiales de chacune des proies.

Ces analyses de contenus stomacaux ont permis de construire un réseau trophique partiel de la mer Celtique (Figure 11). Il ne contient que les espèces pour lesquels des données étaient disponibles. Les analyses ont donc montré que les principales espèces piscivores de la mer Celtique sont des généralistes (elles consomment une gamme d'espèces) opportunistes (leur régime alimentaire s'adapte à la disponibilité

locale). La mer Celtique est un réseau trophique marin typique, comme la plupart de ces systèmes à l'exception des systèmes boréaux il est dominé par des prédateurs généralistes (Link, 2002).

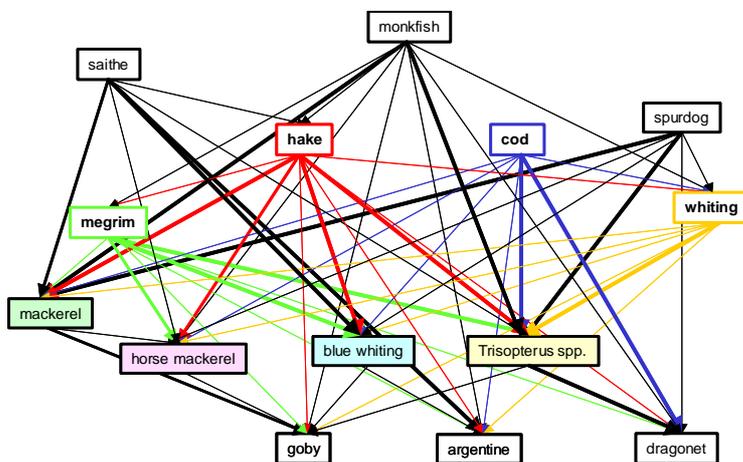


Figure 11. Réseau trophique partiel pour la mer Celtique. En gras les relations prédateurs-proies importantes (présentes dans 10% au moins des estomacs échantillonnés)

3.3.2. Modèles multisécifiques

En ce qui concerne la pertinence d'un modèle multisécifique pour les espèces de la communauté démersale de la mer Celtique, les travaux d'analyse du système (section 3.3.1) me donne à penser que la structure du réseau trophique en mer Celtique ne permettrait pas d'améliorer les estimations d'abondance pour les espèces commerciales, qui sont les principaux prédateurs (généralistes et opportunistes). Pour confirmer cette prédiction, nous avons construit un modèle à trois espèces où la morue et le merlan sont prédateurs du merlan bleu et où le merlan est aussi proie de la morue (Trenkel, *et al.*, 2004d). Le modèle est structuré en longueur et en âge et ajusté par maximum de vraisemblance en utilisant l'environnement de modélisation Gadget (Begley, 2004). Dans ce modèle, seuls les prédateurs ont un impact sur leur proies mais il n'y a pas d'impact en retour de proies vers les prédateurs parce que le merlan bleu n'est pas leur unique proie, d'autres proies étant modélisées par une variable « autres proies ». Cependant, faute de contraste dans les données pour rendre tous les paramètres du modèle identifiables nous avons été conduits à fixer les paramètres qui déterminent l'importance du merlan bleu et du merlan dans le régime alimentaire de leurs prédateurs. Autre difficulté, la distribution du stock de merlan bleu s'étend de l'Espagne à la Norvège, alors que les stocks de morue et merlan sont restreints à la mer Celtique. Le merlan bleu présent en mer Celtique ne constitue donc pas un stock. Ce problème est typique et se serait posé de la même manière pour les autres espèces de proies du réseau trophique. Par conséquent nos estimations sont peu comparables à celles du stock entier réalisées par le groupe de travail du CIEM, instance qui évalue l'état des stocks exploités en Europe. Les estimations d'abondance et de biomasse des deux proies merlan bleu et merlan issues d'un modèle monosécifique et du modèle à trois espèces ne sont pas apparues différentes. L'utilisation de modèles multisécifiques n'est pas forcément un moyen d'améliorer les estimations des stocks.

Les résultats présentés ci-dessus semblent indiquer que les modèles multisécifiques classiques avec une liaison forte entre prédateurs et proies ne semblent pas adaptés aux système marins comme la mer Celtique qui sont caractérisés par des prédateurs de régime alimentaire généraliste et opportuniste et

des proies qui sont « généralistes d'habitat » (distribution géographique large). Une conséquence de ce constat est qu'on peut peut-être ignorer les relations trophiques et se servir des modèles monospécifiques pour l'estimation d'abondance de ces espèces. La deuxième conclusion est qu'il n'existe pas de modèles adéquats pour modéliser les relations prédateurs-proies de faible connectivité.

En collaboration avec un mathématicien de l'université de Mulhouse, Tewik Sari et ma collègue Marie-Joëlle Rochet, nous avons développé une classe de modèles prédateurs-proies pour les systèmes à faible connectivité (Trenkel *et al.*, 2004f). Dans ces modèles, la relation entre prédateurs et proies est décrite par des fonctions à seuil (Encadré 6). En dessous de son seuil d'abondance, le prédateur est sans effet sur la dynamique des proies. En revanche, si c'est la proie qui est en dessous de son seuil d'abondance, la population du prédateur ne peut pas croître. Ainsi la relation prédateur-proie présente quatre stades avec autant de dynamiques différentes. L'analyse mathématique des points stables de ce système montre qu'il y en a trois, dont un trivial à zéro.

Ce modèle a été appliqué au cas de la mer Celtique. Les essais d'ajustement du modèle par moindres carrés en utilisant une série d'indices d'abondance n'ont pas été satisfaisants. Plus de travail est nécessaire dans ce domaine. Actuellement (2005-2008) je co-encadre une thèse (Y. Reecht) dont le sujet couvre la validation des hypothèses du modèle ainsi que son applicabilité et utilité pour les réseaux trophiques marins à faible connectivité.

<p>Encadré 6. Modèles prédateurs-proies à seuils</p> <p><u>Modèle différentiel de la dynamique de population</u></p> $\dot{x}_i = f_i(x_i) - (M_i + mF_i)x_i, i=1, \dots, n$ <p>f_i est positive et constante par morceaux</p> <p><u>Exemple proie x_1 et prédateur x_2</u></p> $\begin{cases} f_1(x_1, x_2) = k_1(1 - S_2(x_2, \theta_2)) \\ f_2(x_1, x_2) = k_2 S_1(x_1, \theta_1) \end{cases} \text{ ou } S_i(x_i, \theta_i) = \begin{cases} 0 & \text{si } x_i < \theta_i \\ 1 & \text{si } x_i > \theta_i \end{cases}$		<p>Pour l'espèce i (prédateur ou proie):</p> <p>x_i abondance f_i production M_i taux de mortalité naturelle F_i taux de mortalité par pêche m multiplicateur de mortalité par pêche</p> <p><u>Hypothèses</u></p> <ul style="list-style-type: none"> • quand il n'y a pas ou peu de proie, il n'y a pas de production de prédateur • quand il y a beaucoup de prédateurs, toute la production de proie est consommée par le prédateur. <p><u>Comportement asymptotique : 3 cas</u></p> $g_1 = \frac{k_1}{M_1 + mF_1} \text{ et } g_2 = \frac{k_2}{M_2 + mF_2}$ <p>a) si $g_1 < \theta_1$: $(x_1(t), x_2(t))_{t \rightarrow \infty} \rightarrow (g_1, 0)$</p> <p>b) si $g_1 > \theta_1$ et $g_2 < \theta_2$: $(x_1(t), x_2(t))_{t \rightarrow \infty} \rightarrow (g_1, g_2)$</p> <p>c) si $g_1 > \theta_1$ et $g_2 > \theta_2$: $(x_1(t), x_2(t))_{t \rightarrow \infty} \rightarrow (\theta_1, \theta_2)$</p>

3.4. En résumé

J'ai contribué aux méthodes d'estimation de l'abondance des populations et des stocks de poissons par

- l'étude des facteurs menant aux rejets des captures en mer (§3.2.1)
- l'introduction de l'approche des données censurées pour utiliser les débarquements au lieu des captures non connues pour l'évaluation des stocks (§3.2.2)
- la proposition d'un modèle parcimonieux avec effets aléatoires basé uniquement sur les observations de pêches scientifiques pour établir la biomasse relative des populations (§3.2.3)
- l'étude des caractéristiques des relations trophiques dans une communauté de poissons démersaux (§3.3.1)
- la proposition d'une nouvelle classe de modèles prédateurs-proies avec seuil discontinu au premier ordre (§3.3.2)

4. Déterminer les changements temporels

La densité et l'abondance renseignent sur l'état du stock ou de la population à un moment (année) donné. Connaître l'état seulement ne suffit pas pour établir le diagnostic de la population et pour décider d'une mesure de gestion. Pour cela deux informations supplémentaires sont nécessaires : un état de référence (état "satisfaisant" ou "désirable") et une mesure du changement d'état, c'est à dire de la dynamique de population. L'approche d'estimation d'abondance par modèle mathématique inclut une mesure de la dynamique comme paramètre(s) du modèle. Par contre l'approche statistique d'estimation de densité ne fournit pas d'information sur la dynamique. Il faut donc développer une approche spécifique; une proposition sera faite dans la section suivante. L'état de référence doit être déterminé pour les deux approches, estimation de densité ou d'abondance. La détermination de l'état de référence n'est pas sans conséquence comme en fonction de la valeur de référence, l'interprétation des évolutions temporelles va varier. Malheureusement il n'existe actuellement pas de théorie pour déterminer l'état de référence, mais seulement des approches heuristiques, comme prendre l'état de la population non-exploitée, dit l'état vierge basé sur un modèle de simulation (Jennings and Blanchard, 2004) ou par rapport à une période historique (par exemple Greenstreet *et al.*, 1999). La détermination de l'état de référence ne sera pas traité ici, mais c'est un sujet sur lesquels nous travaillons actuellement avec mes collègues de l'IFREMER.

Jusqu'ici j'ai traité d'estimation de densité pour une zone d'intérêt sans aborder la question de la délimitation de la zone. Quand on veut comparer les estimations de densité entre années, il devient impératif de bien définir la zone. Le contexte multispécifique de beaucoup de campagnes de collecte d'observations complique la chose. Sauf cas exceptionnel, il ne semble pas possible de définir simultanément une zone pertinente pour toutes les populations. La seule approche pragmatique me semble être de garder un oeil sur l'accessibilité des populations, par exemple en analysant la relation entre les estimations et des paramètres décrivant le plan d'échantillonnage (cf. §2.2.3.).

Un autre handicap pour détecter les tendances temporelles vient des grandes incertitudes attachées aux estimations de densité. Pour les estimations d'abondance (densités multipliées par surface totale) et de biomasse de la mer Celtique à partir de chalutages de fond scientifiques j'ai trouvé des coefficients de variations (CV) respectivement de 34 % et 33% en moyenne dans une étude portant sur 25 espèces et quatre années (Trenkel et Rochet, 2003). Pour augmenter la capacité à détecter des changements dans la population on pourrait essayer de réduire la variance des estimations. Malheureusement ce n'est pas facile, à cause de la forme de la distribution spatiale des individus qui fait que la distribution statistique des observations est

asymétrique avec une longue queue de valeurs élevées. L'alternative est de compléter les estimations de densité ou d'abondance par d'autres indices décrivant la dynamique de la population, par exemple la longueur moyenne. On s'attend à ce que la combinaison de plusieurs indices permette d'augmenter la puissance statistique de détection de tendances. Si les indices supplémentaires sont bien choisis, ils devraient aider à distinguer les causes des changements détectés. On voudrait notamment distinguer les changements dus à une surexploitation par la pêche de ceux causés par d'autres activités anthropiques, ou par des variations environnementales.

Dans Rochet et Trenkel (2003) nous avons évalué l'adéquation d'un certain nombre d'indices comme indicateurs de l'état d'une population, mais aussi d'une communauté dans une perspective multispécifique pour fournir ce complément d'information. Les critères d'évaluation de l'adéquation étaient i) signification théorique de l'indice, ii) changement de l'indice attendu sous l'impact de la pêche, iii) exclusivité de l'effet (d'autres effets peuvent-ils induire le même résultat attendu ?) et iv) disponibilité des données nécessaires. Nous avons ainsi obtenu une liste d'indices dont nous avons évalué empiriquement les propriétés statistiques pour les observations des campagnes de chalutage de fond de la mer Celtique (Trenkel et Rochet, 2003). Les critères retenus pour l'évaluation statistique empirique étaient la précision obtenue de l'estimation de l'indice et la puissance du test du changement temporel.

J'ai contribué à la réflexion sur l'établissement d'un diagnostic basé sur la combinaison statistique et la représentation visuelle des résultats de plusieurs indices. Ces différentes méthodes ont été évaluées pour neuf communautés de poissons côtiers et du plateau continental, suivis par des campagnes scientifiques françaises (Bertrand, 2004) et pour 14 communautés en Méditerranée (Bertrand *et al.*, en prép.).

4.1. Taux de croissance intrinsèque d'une population

La dynamique d'une population ou stock, exploité ou non, peut être décrite par

$$N_t = N_{t-1} e^r \quad (7)$$

avec N_t l'abondance de l'année t et r le taux de croissance intrinsèque de la population, qui est le résultat net de la reproduction et de la mortalité. Pour une population à abondance constante, $r=0$; si $r<0$ la population décroît et si $r>0$ elle croît. Le taux de croissance r peut être estimé en utilisant les densités estimées auparavant (chapitre 2). La valeur du taux de croissance permet de classer une population par rapport aux catégories décroissante, stable ou croissante pendant la période de temps considérée. Ce classement requiert un test d'hypothèse sur la valeur de r en tenant compte de l'incertitude d'estimation de r (Trenkel et Rochet, 2003), dont dépend la puissance du test.

La méthode décrite ci-dessus vise à estimer un taux de croissance constant au cours de la période considérée. Pour diverses raisons, ce taux de croissance peut être différent pour une année particulière ou une série d'années. Dans le premier cas on parlera plutôt d'années exceptionnelles et dans le second de régimes différents (Collie *et al.*, 2004). Si les conditions environnementales, par exemple la production primaire, sont à l'origine de taux de croissance différents, on s'attend à trouver les mêmes années exceptionnelles avec plusieurs espèces, ou la même année charnière entre deux régimes environnementaux (par exemple, régimes de production haute et basse). J'ai développé une méthode basée sur les CUSUM charts (tableaux des sommes cumulées) pour détecter ces deux cas en utilisant les estimations de densité d'une sélection d'espèces (Trenkel, en prép.).

4.1.1. Test et puissance du test

Sous l'hypothèse d'un taux de croissance intrinsèque constant pendant toute la période d'étude, on peut estimer le taux de croissance comme la pente de la régression du logarithme des densités sur le temps (Encadré 7). L'utilisation d'un indice d'année standardisé (moyenne zéro) permet d'obtenir une estimation de la pente non corrélée à celui de l'ordonnée à l'origine. Par ailleurs, comme la densité d'une population est corrélée dans le temps, les erreurs de cette relation linéaire sont auto-corrélées. Cette corrélation temporelle doit être prise en compte explicitement si elle est élevée, sinon l'estimation du taux de croissance intrinsèque par modèle linéaire simple est biaisée. Le test d'hypothèse du taux intrinsèque pour 25 populations de poissons de la mer Celtique a montré que pour deux populations, r était significativement plus grand que zéro et pour deux autres plus petit que zéro (Trenkel et Rochet, 2003). Donc seulement quatre populations sur 25 ont changé significativement de densité sur la période 1997-2000. Pour estimer la puissance de ces tests, j'ai développé la fonction de puissance pour le taux de croissance r (Encadré 7). Ainsi j'ai trouvé que la puissance des tests était inférieure à 0.08 pour toutes les populations dont le taux de croissance était négatif. Ceci est dû à la courte durée de la série d'observations utilisée mais aussi à la faible précision du taux de croissance.

Encadré 7. Estimation et puissance du test d'hypothèse sur le taux de croissance intrinsèque	
<p><u>Modèle</u></p> $N_t = N_{t-1} e^r = N_0 e^{rt}$ $\log(N_t) = \log(N_0) + rt = a + rt$ <p><u>Estimateur</u></p> <p>régression linéaire $\log(\hat{N}_t) = a + rt^* + \omega_t$ $t^* = t - \bar{t}$</p> <p>a) erreur $\omega_t \sim N(0, \sigma_\omega^2)$ b) erreur auto-corrélée $\omega_t = \delta \omega_{t-1} + v_t$ et $v_t \sim N(0, \sigma_v^2)$</p> <p><u>Test d'hypothèse</u></p> <p>$H_0: r = 0$ et $H_1: r \neq 0$</p> <p>Fonction de puissance $\beta(r) = 2P(G > c - r / \sqrt{V[r]})$</p> <p>$\beta(0) = \alpha$ si $P(G > c) = \alpha = 0.025$</p>	<p><u>Définitions</u></p> <p>N_t abondance de l'année t N_0 constante r taux de croissance intrinsèque t indice d'année ($t=1, \dots$)</p> <p>\hat{N}_t abondance estimée ω_t erreur d'observation</p> <p>$V[r]$ variance du taux de croissance α niveau du test G variable aléatoire de distribution Student t</p>

4.1.2. Détecter les changements

La croissance des populations peut varier selon les années à cause des conditions environnementales ou de variations de la mortalité. Les premières peuvent être temporairement plus au moins favorables au recrutement, par exemple à la survie des larves, tandis que les secondes peuvent être le fait de la pêche ou des prédateurs. Il peut exister des années anormales, avec des croissances exceptionnellement basses ou élevées pour plusieurs populations. Au contraire, les changements de plus longue durée sont caractérisés par des périodes avec des taux de croissance moyens distincts. Pour tester ces hypothèses, on peut regarder la première dérivée de la croissance annuelle $\partial r / \partial t$ pour les deux cas: i) détecter des années anormales et ii) détecter des années de changement de régime. J'ai développé une méthode de test basée sur les CUSUM charts (diagrammes des sommes cumulées) pour les deux cas (Trenkel, en prép.) La méthode est dérivée de la

proposition de Manly et MacKenzie (2003), mais au lieu de traiter des échantillons de plusieurs sites, elle utilise les populations comme répétitions. La méthode est basée sur la somme cumulée des estimations de croissance annuelle $r_{i,t}$ de l'année t pour toutes les espèces ($i=1,\dots,m$) pour le premier cas (H1) et la somme cumulée des différences $\Delta r_{i,t} = r_{i,t} - r_{i,t-1}$ dans le deuxième cas (H2) (Encadré 8). Les croissances annuelles par espèce $r_{i,t}$ sont estimées à partir de la relation $r_{i,t} = \log(N_{i,t}/N_{i,t-1})$. On reporte ces vecteurs de sommes cumulées sur le numéro d'ordre de la population pour obtenir le diagramme CUSUM pour chaque année (figure dans encadré 8). Le numéro d'ordre des populations est fixé pour toutes les années au rang de la population selon sa croissance moyenne. Le test de permutation consiste à déterminer si la forme de ce diagramme annuel est significativement différent de ce à quoi l'on pourrait s'attendre sous l'hypothèse nulle que toutes les années sont similaires.

Encadré 8. Construction des tableaux CUSUM pour tester les variations de la croissance annuel de plusieurs populations

Modèle

$\ln(N_{i,t}) = \ln(N_{i,t-1}) + r_{i,t}$
taux de croissance stochastique autocorrélé
 $r_{i,t} = r_i + \varepsilon_{i,t} = \delta \varepsilon_{i,t-1} + v \quad v \sim N(0, \sigma^2) \quad i = 1, \dots, m$
 $S_t(j) = (r_{1,t} - \bar{r}_1) + (r_{2,t} - \bar{r}_2) + \dots + (r_{j,t} - \bar{r}_j) \quad j = 1, \dots, m$

$N_{i,t}$ densité
 i numéro de population ($i=1,\dots,m$)
 j rang de la population selon sa croissance moyenne ($j=1,\dots,m$)
 t année ($t=1,\dots,n$)

Hypothèses à tester

H0 : $r_{i,t} = r_i$ moyenne r_i constante pour toutes les années
H1 : $r_{i,t} \neq r_i$ moyenne différente pour une/plusieurs années

H2 : $r_{i,t} = r_{i,a} \quad r_a = \begin{cases} r_{1,a} & t < \text{année } x \\ r_{2,a} & t \geq \text{année } x \end{cases}$ deux périodes pour moyenne

Statistique de test pour H1 (similaire pour H2)

$Z_{\max,t} = \text{Max}(|Z_{1,t}|, |Z_{2,t}|, \dots, |Z_{m,t}|)$
avec $Z_{j,t} = S_{j,t} / \sqrt{\text{Var}[S_{j,t}]}$
et $\text{Var}[S_{j,t}] = \frac{(r_{1,t} - \bar{r}_1)^2 + (r_{2,t} - \bar{r}_2)^2 + \dots + (r_{j,t} - \bar{r}_j)^2}{j}$
détermination de la distribution de $Z_{\max,t}$ par permutation

a) CUSUM graphe pour la mer Celtique en 1992 pour 42 populations de poissons.
b) Valeur de test pour l'hypothèse alternative H1.

J'ai appliqué la méthode au cas de la mer Celtique en utilisant des estimations de densité pour 42 populations issues des observations de chalutage de fond (1984-2003) effectués par des collègues britanniques. Six années anormales ont été trouvées : 1989, 1993 et 2002 avec des taux de croissance anormalement hauts et 1981, 1988 et 1999 avec des taux bas. L'année 1993 a été identifiée comme année charnière entre deux régimes.

4.2. Ajouter d'autres indices

Pour mieux identifier la direction d'évolution d'une population nous avons étudié l'utilisation d'indices complémentaires comme la longueur moyenne et la mortalité totale de la population (Rochet et Trenkel, 2003; Trenkel et Rochet, 2003). Tous les tests statistiques ont une faible chance d'être positifs s'il n'y a pas de changement temporel réel (erreur du type II). Au contraire, l'incertitude sur les estimations des indices peut empêcher de détecter une tendance, par exemple un taux de croissance différent de zéro, à cause d'une puissance de test faible (erreur du type I). L'intérêt de la combinaison d'indices est que l'erreur de type II de la combinaison est plus faible (probabilité erreur type II = (niveau test)^{nombre d'indices}). La première étape consiste à choisir des indices qui répondent aux critères d'adéquation et statistiques.

Nos travaux ont montré que l'estimation de la longueur moyenne est précise (Trenkel et Rochet, 2003). La longueur moyenne a néanmoins pour défaut de diminuer aussi bien sous l'impact de la pêche par l'enlèvement des grands individus qu'à l'arrivée d'un bon recrutement (augmentation de l'abondance des individus de petite taille). Un changement de longueur moyenne n'a donc pas une cause claire. Au contraire, sous l'hypothèse d'une mortalité naturelle constante, un changement de la mortalité totale a une cause unique : la pêche, mais son estimation souffre d'une précision plus faible.

Mes travaux actuels dans le cadre du projet européen Fisboat portent sur la recherche d'autres indicateurs pour lever le doute sur les sources des changements. Une piste prometteuse est l'utilisation des quartiles de la distribution en longueur d'une population (Rochet et Trenkel, 2005b). Ainsi le quartile de 25% augmente souvent quand un bon recrutement arrive, tandis que le quartile de 75% diminue sous l'effet de la pêche.

4.3. Construire le diagnostic d'une population exploitée

La combinaison d'indices et de leurs tendances temporelles permet d'affiner le diagnostic concernant l'état et la dynamique d'une population. Plusieurs approches ont été proposées pour combiner les résultats de plusieurs indices. Caddy (2002) a proposé de construire un tableau de bord où chaque indice est coloré en fonction de l'état qu'il signifie. Ainsi un indice qui signifie que tout va bien est coloré en vert, s'il y a un problème il est coloré en rouge. Il y a plusieurs problèmes avec cette méthode. Premièrement, il doit y avoir une interprétation claire de la situation pour chaque indice, c'est-à-dire qu'il doit exister une relation univoque entre la valeur de l'indice et son classement quelque soit le contexte. En général cela implique la disponibilité de points de référence. Or, comme mentionné pour la longueur moyenne, l'interprétation de la valeur ou de la tendance peut dépendre du contexte et les points de référence ne sont pas forcément disponibles. De plus, si le signal est mixte, on ne sait pas comment pondérer les différents indices. Jennings et Dulvy (2005) ont proposé d'utiliser non des points mais des directions de référence pour juger si un indice signalait une dégradation. Nous avons repris cette idée pour combiner les résultats de plusieurs indices d'une population.

4.3.1. Arbre de décision

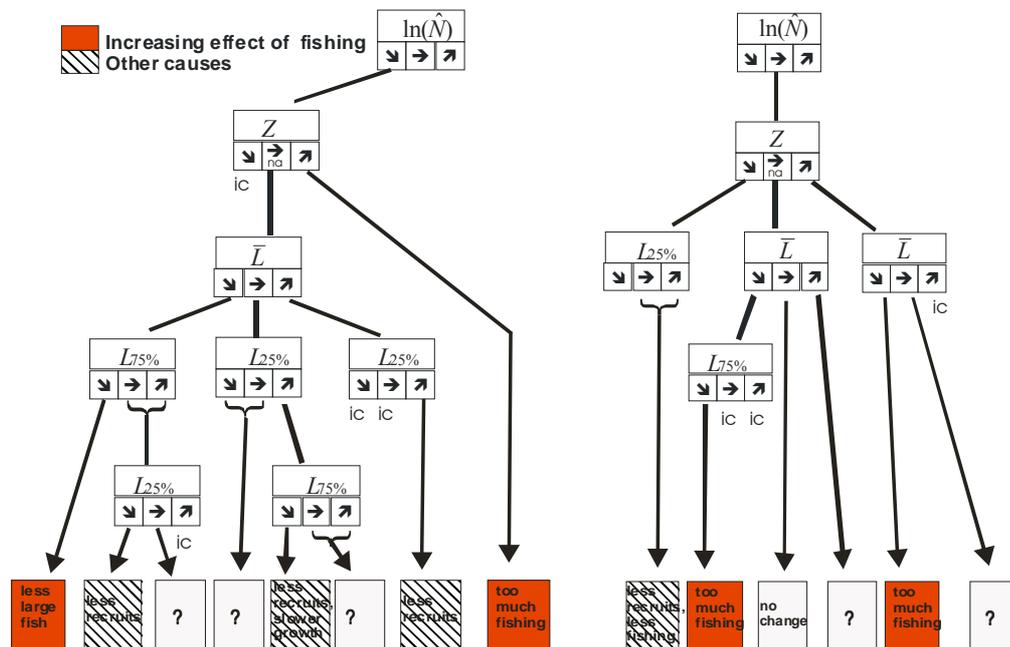
L'approche que ma collègue et moi avons proposé pour arriver à un diagnostic de l'état d'une population consiste à estimer la tendance temporelle de tous les indices (densité/abondance, longueur moyenne, quantiles..) puis de combiner les résultats à l'aide d'un arbre de décision. Le but est de déterminer la cause des changements

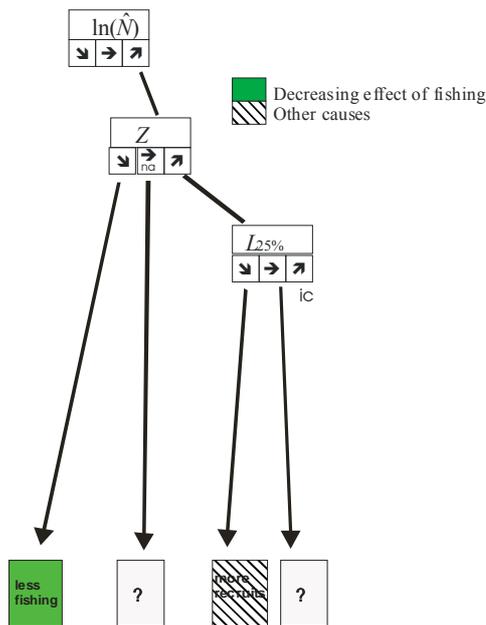
observés. La pêche, les changements du nombre de recrues et de la croissance individuelle influencent les indices, mais d'une manière différente (Tableau 3). Ainsi, en fonction de la combinaison des directions des changements, la cause principale la plus probable est déterminée (Figure 12). Cependant, il peut arriver que la combinaison de tendances observées n'ait pas d'explication biologique, par exemple si les estimations sont très incertaines (marqué ic dans la figure 12). Cette proposition est basée sur des réflexions théoriques et nécessite d'être validée, par exemple par l'analyse de systèmes réels et par une approche de simulation. La simulation permet, par exemple, d'appréhender l'interaction entre un bon ou mauvais recrutement et des variations de la pression de pêche pour les indices dérivés de la distribution en longueur. Ces scénarios doivent être testés pour des espèces avec différentes histoires de vie, par exemple des durées de vie longues et courtes. Ces travaux sont en cours en collaboration dans le cadre du projet européen Fisboat déjà mentionné.

Tableau 3. Direction attendue de l'impact des changements de la pression de pêche et des processus biologiques sur les indices de population.

Indice	pêche ↗	recrutement ↗	croissance individuelle ↗
Log(abondance/densité)	↘	↗	→ ou ↘
longueur moyenne	↘	↘	↗
25% longueur*	→	↗ ou →	↘
75% longueur	↘	→ ou ↘	↗
mortalité totale	↗	↘	→ ou ↗

* ou autre quantile à conditions qu'il soit inférieur à la taille de première capture.





$\ln(N)$: log(abondance)
 Z : mortalité totale
 \bar{L} : longueur moyenne
 $L_{25\%}$: quantile 25% de la longueur
 $L_{75\%}$: quantile 75% de la longueur
 na dans certaines circonstances, Z ne peut pas être estimé
 ic pas d'explication biologique

Figure 12. Arbre pour combiner plusieurs indices et arriver à un diagnostic sur l'état d'une population. Les causes probables des changements sont indiquées en bas de graphes. ? cause indéterminée.

4.3.2. Applications

Les méthodes présentées permettent de construire le diagnostic de l'état d'une population. Pour gérer une seule population cela suffit. Cependant, dans le cadre d'une gestion écosystémique des pêcheries, l'état de l'ensemble de la communauté, constituée de populations d'intérêt commercial et non commerciales, doit être pris en compte. Le diagnostic d'ensemble ajoute un niveau communauté au niveau populations, traité dans ce document. Dans le cadre des projets de l'Ifremer, j'ai aussi contribué au développement des méthodes pour le niveau communauté et la combinaison des deux. Ces méthodes ont été appliqués aux données des campagnes scientifiques menées par l'Ifremer sur les côtes de la France lors d'ateliers scientifiques (Bellail *et al.*, 2003; Bertrand, 2004; Rochet *et al.*, 2005). Avec deux collègues j'ai participé à l'animation de ces ateliers depuis 2001 et à la préparation des programmes de calculs sous Splus et R. Une approche similaire a été appliquée aux données collectées lors des campagnes MEDITS en Méditerranée (Bertrand, en prép). MEDITS est une série de campagnes de chalutage de fond standardisée qui couvre 14 régions de l'Espagne à la Grèce (début 1994). Ce dernier projet (MEDITS) a une finalité très opérationnelle et les travaux sont menés dans le cadre de réunion internationales financées par la direction générale de la pêche de la commission européenne.

4.4. En résumé

J'ai contribué aux méthodes de détermination des tendances et changements des populations de poissons et de la construction d'un diagnostic par

- la formulation et le développement de la fonction de calcul de la puissance du test de la valeur du taux de croissance intrinsèque d'un population (§4.1.1)
- le développement d'une méthode par tableaux de CUSUM pour détecter les années anormales et les changements de régimes à partir des séries temporelles de taux de croissance instantané de plusieurs populations (§4.1.2)

- la proposition d'arbres de décision pour combiner les résultats de plusieurs indices (§4.2, §4.3)
- la validation empirique des méthodes de combinaison d'indices (§4.3.2.).

5. Conclusions et perspectives

Ma contribution à la recherche dans le domaine de l'évaluation des ressources marines relève de travaux d'ordre méthodologique (méthodes statistiques, modèles, ...) et d'ordre thématique (validation empirique des méthodes, acquisition de connaissances,..) (Tableau 4). Le fil commun à tous mes travaux est l'application halieutique.

Tableau 4. Résumé des contributions scientifiques avec références aux chapitres concernés.

Domaine	Développements méthodologiques	Collecte d'observations	Animation scientifique
Estimation de densité	- estimateur de la capturabilité par chalutage (§2.2.4) - estimateur de densité corrigée pour variations temporelles (§2.2.6) et mouvements directionnels (§2.3.2)	- détermination des facteurs qui influencent l'observabilité et la capturabilité des poissons (§2.2.1, 2.2.3 & 2.25)	- campagne Vital - campagne Mertail
Estimation d'abondance	- estimateur basé sur données censurées (§3.2.2) - proposition de modèle avec effets aléatoires pour observations scientifiques (§3.2.3) - proposition de modèles prédateurs-proies avec seuil (§3.3.2)	- facteurs des rejets en mer (§3.2.1) - relations trophiques en mer Celtique (§3.3.1)	- projet européen DST2 (contribution française)
Changements temporels	- puissance du test du taux de croissance intrinsèque (§4.1.1) - méthode par tableaux CUSUM pour changements dans les taux de croissance instantanés (§4.1.2) - proposition d'arbres pour établir diagnostic sur la base de tendances dans plusieurs indices (§4.2 & 4.3)	- application aux données de chalutages scientifiques françaises et méditerranéennes (§4.4)	- groupe de travail interne Ifremer SIH-c - groupe de travail international Medits

Les méthodes statistiques que j'ai utilisées et adaptées appartiennent à deux catégories: méthodes exploratoires et méthodes inférentielles. Les modèles additifs généralisés (GAM) m'ont beaucoup servi pour explorer la forme de la relation entre des variables continues. L'avantage des GAM est qu'ils ne nécessitent pas d'hypothèse *a priori* sur la forme de la relation, par exemple linéaire simple, quadratique etc. La forme de la relation est le résultat de l'analyse. Cet avantage est aussi un désavantage car leur grande flexibilité rend les GAM dépendants des nombres d'observations, notamment aux extrémités de la gamme de valeurs de la variable explicative. Ceci est vrai même si le degré de liberté des fonctions non-linéaires ("smoothers") est estimé par validation croisée comme je l'ai fait dans mon travail. La figure 13 illustre cette sensibilité. La figure de gauche montre l'influence forte des observations venant des plus grandes profondeurs. De gauche à droite l'influence des données venant des grandes profondeurs ont été enlevées successivement. La forme de la relation devient plus visible (effet de l'échelle), mais change pour les plus petites profondeurs : sur

l'image du centre l'effet de la profondeur est significatif à 50m, c'est-à-dire que 0 n'est pas inclus dans l'intervalle de confiance. Enfin, sur le graphique de droite l'effet n'est plus significatif. La plus grande prudence est donc nécessaire pour l'interprétation des formes des relations estimées par GAM. Les GAM me semblent moins adaptés pour l'inférence sur le pouvoir explicatif d'une variable indépendante et dans le cadre de tests d'hypothèses en général.

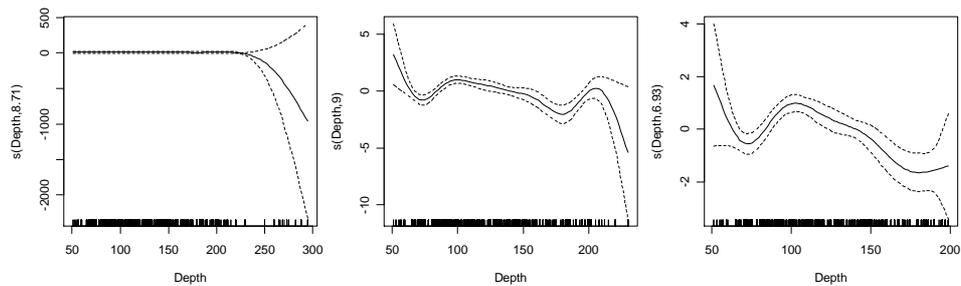


Figure 13. Effet du choix des données sur les résultats d'un modèle additif généralisé (GAM). Relation entre la probabilité de présence de la proie *Trisopterus* ssp. dans l'estomac des prédateur merlus et la profondeur d'échantillonnage du prédateur. Résultats pour les données avec profondeur <300 m (gauche), profondeur <250 m (milieu) et profondeur < 200m). Les barres verticales indiquent la présence de données.

La gestion des ressources halieutiques repose sur la connaissance des processus biologiques et écologiques. Cette connaissance peut être acquise par l'observation des systèmes réels et par la modélisation mathématique. J'ai utilisé les deux approches dans mon travail. Ainsi pour l'étude des écosystèmes marins sur les plateaux continentaux des eaux européennes, notamment la Mer Celtique, j'ai utilisé des données qui n'avaient pas nécessairement été collectées dans ce but. J'ai aussi mené des campagnes en mer pour obtenir des observations pour des questions spécifiques avec des plans d'échantillonnage adaptés. Le point commun aux deux situations est que la taille des échantillons est petite pour des analyses statistiques. Il n'est pas rare de n' avoir pas plus d'une dizaine de points. Ceci pose des problèmes pour l'application des méthodes statistiques standard, notamment pour les méthodes reposant sur des conditions de convergence pour des échantillons de grande taille, par exemple l'approximation de la distribution d'une mesure statistique par une Gaussienne. L'application de méthodes non-paramétriques peut être une solution au problème. Considérons l'exemple des estimations de la mortalité totale dans la figure 14. La valeur p du test d'une tendance temporelle est sensiblement plus petite si un test non-paramétrique basé sur les rangs est utilisé plutôt qu'une régression linéaire avec hypothèse de normalité. Notons que l'autocorrélation entre années successives a été négligée dans les deux cas.

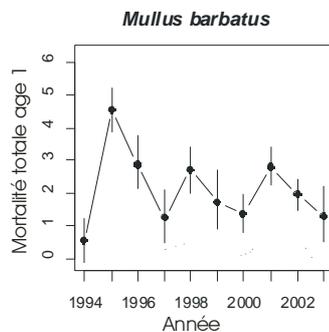


Figure 14. Mortalité totale annuelle estimée avec intervalle de confiance de 95% (basé sur bootstrap paramétrique). Résultats des tests pour tendance temporelle : régression linéaire $p=0.13$; test non-paramétrique de Cox et Stuart $p=0.06$.

Une autre conséquence du petit nombre d'observations est que le nombre de paramètres estimables est limité (au maximum le nombre d'observations moins un). Dans ce cas on ne peut estimer que les effets dominants en utilisant des modèles simples, par exemple des modèles linéaires. L'utilisation des GAM mentionnés ci-dessus nécessite déjà un certain nombre d'observations. Le manque d'observations explique que généralement j'ai fait des analyses statistiques simples.

Les modèles mathématiques jouent plusieurs rôles pour la recherche en halieutique et dans le domaine de l'écologie marine dans un sens plus large. J'ai utilisé des modèles mathématiques dans le cadre de l'estimation d'abondance et de la dynamique des populations (chapitre 3). Dans cette approche l'intérêt principal est les méthodes utilisées pour estimer les paramètres. La construction d'un modèle et l'étude de ses propriétés aident à bien poser les hypothèses sur le processus modélisé, et fournissent des pistes pour la collecte d'observations et l'analyse de données supplémentaires pour combler les lacunes des connaissances. Cette approche a été utilisée dans le cadre du modèle prédateur-proie. Un autre domaine d'application de la modélisation mathématique en halieutique est la simulation, notamment pour tester l'effet potentiel de différentes mesures de gestion sur la dynamique des populations exploitées pour une optimisation de la gestion des pêcheries. Vu la difficulté à prédire la dynamique des populations et des réseaux trophiques marins en dehors du domaine observé, que je déduis de mes études sur le système de la mer Celtique, la contribution que l'on peut attendre de la simulation pour cette question doit rester limitée. Tout résultat de simulation est conditionnel à la formulation du modèle et aux valeurs des paramètres, deux quantités qu'on connaît mal. Cependant, la simulation est un outil performant pour tester de nouvelles méthodes d'analyses statistiques, du debuggage du code informatique jusqu'à la détermination des propriétés statistiques (biais et variance) en passant par la robustesse aux violations des hypothèses du modèle. Dans les développements méthodologiques je me suis régulièrement servie de la simulation.

L'ensemble de mes travaux sur l'estimation de la densité trouve une suite logique dans l'animation du projet ObsHal qui m'a été confiée en 2005. Ce projet sera le fil conducteur de ma recherche dans les années à venir. Certaines actions en cours (projet européen Fisboat, travaux sur les indicateurs etc.) qui ne sont pas sans lien avec ObsHal seront poursuivies.

5.1. Le projet ObsHal

Le projet 'Outils et méthodes de quantification et d'observation halieutique' (ObsHal) a pour but d'améliorer les méthodes de collecte de données en mer et les méthodes d'analyse statistique. L'animation du projet consiste à articuler les composantes entre elles : développement technologique, traitement du signal acoustique, analyses statistiques des observations et questions halieutiques.

L'apport des outils nouveaux par rapport à l'acoustique, utilisée depuis plusieurs décennies en halieutique, est la possibilité d'identifier les espèces détectées par le sondeur. Dans le projet, ces technologies seront mises en œuvre pour étudier les relations entre les poissons et leur environnement, et entre les poissons et les engins d'observation (chalut, navire,...). Les échelles étudiées sont l'individu et la population. Ceci sera possible grâce à une diversification des plates-formes d'observation (navire, robot autonome et engin tracté), des technologies utilisées (acoustique mono-faisceau et multi-faisceaux, vidéo, chalutage, ...) et la combinaison de différents types d'observations. Le but ultime est d'utiliser la connaissance des comportements issue des observations acoustiques, en particulier sur les espèces pélagiques, pour améliorer la précision des estimations d'abondance.

Le projet concerne aussi les espèces démersales avec l'intention d'analyser des types de données qui ne sont pas utilisées traditionnellement, comme la vidéo et les données acoustiques enregistrées à l'avant du chalut, pour estimer la densité locale et son effet sur la capturabilité. L'hypothèse d'un tel effet vient d'observations par vidéo qui suggèrent que pour certaines espèces les individus solitaires auraient plus de réaction d'évitement du chalut que ceux qui sont en groupe. Ces travaux sont poursuivis en collaboration avec l'IMR (Norvège) et le MarLab (Ecosse). L'étude de la capturabilité par chalutage exposée ici continue sous ma direction par un chercheur post doctorant qui a commencé début 2006.

6. Références

- Anonymous. 2000. Report of the working group on the assessment of mackerel, horse mackerel; sardine and anchovy. 540pp.
- Battaglia, A., Trenkel, V.M. and Rochet, M.-J. 2006. Estimating end effect in trawl catches. *ICES Journal of Marine Science*, 63: 956-959.
- Begley, J. 2004. Gadget User Guide. available at <http://www.hafro.is/gadget> pp.
- Bellail, R., Bertrand, J., Le Pape, O., Mahé, J.-C., Morin, J., Poulard, J.-C., Rochet, M.-J., Schlaich, I., Souplet, A., Trenkel, V. 2003. A multispecies dynamic indicator-based assessment approach. *ICES Annual Science Conference*.CM 2003/V:02.
- Bertrand, J.A.E. 2004. L'état des communautés exploitées au large des côtes de France, Rapport interne IFREMER, 170 pp.
- Bertrand, J.A.E. in prep. Report of MEDITS Working Group 15-18 March 2005. Nantes.
- Bogstad, B., Trenkel, V., Frøysa, K.G. 2002. Implementation of growth variability in a length-structured population dynamics model. *dst2 Development of structurally detailed statistically testable models of marine populations. Progress report for 1 January 2001 to 31 December 2001*. Stefánsson, G., 78-87 pp.
- Bozzano, A., Sardà, F., Ríos, J. 2005. Vertical distribution and feeding patterns of the juvenile European hake, *Merluccius merluccius* in the NW Mediterranean. *Fisheries Research* 73: 29-36.
- Caddy, J.F. 2002. Limit reference points, traffic lights, and holistic approaches to fisheries management with minimal stock assessment input. *Fisheries Research* 56: 133-137.
- Caddy, J.F., Mahon, R. 1995. Reference points for fisheries management. Rome, FAO Fisheries Technical Paper 347, 83 pp.
- Cadiou, J.-F., Trenkel, V.M., Rochet, M.-J. 2004. Comparison of several methods for in situ size measurements of moving animals. *Proceedings of the Fourteenth International Offshore and Polar Engineering Conference, The International Society of Offshore and Polar Engineers*, 438-444.
- Chapman, C.J. 1980. Ecology of juvenile and adult Nephrops. *The biology and management of lobsters* Vol. II, Academia Press, Inc. II, 143-178 pp.
- Christensen, V. 1996. Managing fisheries involving predator and prey species. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 6: 417-442.
- Cochran, W.G. 1953. Sampling techniques. John Wiley & Sons, New York. 330pp.
- Collie, J.S., Escanero, G.A. and Valentine, P.C. 2000. Photographic evaluation of the impacts of bottom fishing on benthic epifauna. *ICES Journal of Marine Science* 57: 987-1001.
- Collie, J.S., Gislason, H. 2001. Biological reference points for fish stocks in a multispecies context. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58: 2167-2176.
- Collie, J.S., Richardson, K., Steele, J.H. 2004. Regime shifts: can ecological theory illuminate the mechanisms? *Progress in Oceanography* 60: 281-302.

- de Corbière, F. 2002. Analyse d'images et détection de poissons profonds. Rapport de fin d'études, Ecole Centrale de Nantes, 76 pp.
- Dent, J.E. 2005. Links between species traits and environmental characteristics, including trawling impact, for mega-benthos on the Bay of Biscay continental slope. MRes thesis, University of York, 26 pp.
- Engås, A. 1994. The effects of trawl performance and fish behaviour on the catching efficiency of demersal sampling trawls. *Marine fish behaviour in capture and abundance estimation*. Fernö, A. and Olsen, S. Oxford, Fishing News Books, 45-68 pp.
- Evans, S.M., Hunter, J.E., Elizal, Wahju, R.I. 1994. Composition and fate of the catch and bycatch in the Farne Deep (North Sea) Nephrops fishery. *ICES Journal of Marine Sciences* 51: 155-168.
- FAO. 1995. The state of world fisheries and aquaculture. Special publication for the 21st Session of the Committee on Fisheries. Rome, FAO.
- FAO. 2003. Fisheries management. The ecosystem approach to fisheries. FAO Technical guideline for responsible fisheries, no. 4 (Suppl.2).
- Garrison, L.P., Michaels, W., Link, J.S., Fogarty, M.J. 2000. Predation risk on larval gadids by pelagic fish in the Georges Bank ecosystem. I. Spatial overlap associated with hydrographic features. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 57: 2455-2469.
- Greenstreet, S.P.R., Spence, F.E., McMillan, J.A. 1999. Fishing effects in northeast Atlantic shelf seas: patterns in fishing effort, diversity and community structure. V Changes in structure of the North Sea groundfish species assemblage between 1925 and 1996. *Fisheries Research* 40: 153-183.
- Hammond, T.R., Trenkel, V.M. 2005. Censored catch data in fisheries stock assessment. *ICES Journal of Marine Science* 62: 1118-1130.
- Hart, P.J.B., Reynolds, J.D., Eds. 2002. Handbook of fish biology and fisheries: Fisheries. Malden, Blackwell. 410 pp.
- Hilborn, R., Walters, C.J. 1992. Quantitative fisheries stock assessment: Choice, dynamics and uncertainty. Chapman and Hall, New York. 570pp.
- Hjellvik, V., Godø, O.R., Tjøstheim, D. 2001. Modeling diurnal variation of marine populations. *Biometrics* 57: 189-196.
- Hollowed, A.B., Ianelli, J., Livingstone, P. 2000. Including predation mortality in stock assessments: a case study for Gulf of Alaska walleye pollock. *ICES Journal of Marine Science* 57: 279-293.
- ICES. 2000. Report of the working group on ecosystem effects of fishing activities, 93pp.
- Jennings, S., Blanchard, J.L. 2004. Fish abundance with no fishing: predictions based on macroecological theory. *Journal of Animal Ecology* 73: 632-642.
- Jennings, S., Dulvy, K. 2005. Reference points and reference directions for size-based indicators of community structure. *ICES Journal of Marine Science* 62: 397-404.
- Jennings, S., Kaiser, M.J., Reynolds, J.D. 2001. *Marine fisheries ecology*. Blackwell Science, Malden, 417pp.
- Kingsley, M.C.S. 2001. Studies in 2001 on the end effect of the Skjervøy 3000 trawl in the West Greenland shrimp survey, 7 pp.
- Krause, J., Hensor, E. M. A., Ruxton, G. D. 2002. Fish as prey. *Handbook of fish biology and fisheries* Vol 2, 284-297 pp.
- Laurec, A., Le Guen, J.-C. 1981. Dynamique des populations marines exploitées : Concepts et modèles. Brest, CNEXO, 118 pp.
- Legendre, P., Galzin, R., Harmelin-Vivien, M.L. 1997. Relating behaviour to habitats: solutions to the fourth-corner problem. *Ecology* 78: 547-562.
- Link, J. S. 2002. Does food web theory work for marine ecosystems? *Marine Ecology Progress Series* 230: 1-9.

- Lorance, P., Trenkel, V.M. 2006. Variability in natural behaviour, and observed reactions to an ROV, by mid-slope fish species. *Journal of Marine Experimental Biology and Ecology*, 332: 106-119.
- Mangel, M., Levin, P.S. 2005. Regime, phase and paradigm shifts: making community ecology the basic science for fisheries. *Philosophical Transactions of the Royal Society London Series B* 360: 95-105.
- Manly, B.F.J., MacKenzie, D. I. 2003. CUSUM environmental monitoring in time and space. *Environmental and Ecological Statistics* 10: 231-247.
- Meyer, R., Millar, R. 1999. BUGS in Bayesian stock assessments. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56: 1078-1086.
- Murawski, S.A. 2000. Definitions of overfishing from an ecosystem perspective. *ICES Journal of Marine Sciences* 57: 649-658.
- Murdoch, W.W. 2002. Single-species models for many-species food webs. *Nature* 417: 541-543.
- Pinheiro, J.C., Bates, D.M. 2000. *Mixed-effects models in S and S-plus*. Springer Verlag, New York. 528pp.
- Pinnegar, J.K., Trenkel, V.M., Tidd, A.N., Dawson, W.A., du Buit, M.-H. 2003. Does diet in Celtic Sea fishes reflect prey availability? *Journal of Fish Biology* 63 (Supplement A): 197-212.
- Poulard, J.-C., Trenkel, V.M. soumis. Can survey design and wind conditions influence survey indices? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*.
- Quinn II, T.J., Deriso, R.B. 1999. *Quantitative fish dynamics*. Oxford University Press, New York. 542pp.
- Rice, J. 1995. Food web theory, marine food webs, and what climate change may do to northern marine populations. In *Climate change and northern fish populations*. Beamish, R. J. (ed) 121, 561-568 pp.
- Richards, L.J., Maguire, J.-J. 1998. Recent international agreements and the precautionary approach: new directions for fisheries management science. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55: 1545-1552.
- Rochet, M.-J., Cadiou, J.F., Trenkel, V. M. 2006. Precision and accuracy of fish length measurements obtained with two visual underwater methods. *Fishery Bulletin* 104: 1-9.
- Rochet, M.-J., Péronnet, I., Trenkel, V.M. 2002. An analysis of discards from the French trawler fleet in the Celtic Sea. *ICES Journal of Marine Science* 59: 538-552.
- Rochet, M.-J., Trenkel, V.M. 2003. Which community indicators can measure the impact of fishing ? A review and proposals. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 60: 86-99.
- Rochet, M.-J., Trenkel, V. M. 2005a. Factors for the variability of discards: theory and field evidence. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 62: 224-235.
- Rochet, M.-J., Trenkel, V.M. 2005b. Joint interpretation of trends in population indicators of exploited fish stocks. *Fisboat*. In *Fisboat. Fisheries independent survey-based operational assessment tools. Progress report for 1 March 2005 to 31 August 2005*. EU project 502572.
- Rochet, M.-J., Trenkel, V.M., Bellail, R., Coppin, F., Le Pape, O., Mahé, J.-C., Morin, J., Poulard, J.-C., Schlaich, I., Souplet, A., Vérin, Y., Bertrand, J. 2005. Combining indicator trends to assess ongoing changes in exploited fish communities: diagnostic of communities off the coasts of France. *ICES Journal of Marine Science* 62: 1647-1664.
- Seber, G. 1982. *The estimation of animal abundance and related parameters*. Macmillan, New York, 654 pp.
- Shepherd, J.G. 1999. Extended survivors analysis: An improved method for the analysis of catch-at-age data and abundance indices. *ICES Journal of Marine Sciences* 56: 584-591.

- Spencer, P.D., Collie, J.S. 1995. A simple predator-prey model of exploited marine fish populations incorporating alternative prey. *ICES Journal of Marine Science* 53: 615-628.
- Stefánsson, G. 2005. *dst2* Development of structurally detailed statistically testable models of marine populations. QLK5-CT1999-01609, 512 pp.
- Trenkel, V.M. 2003. Density estimators for strip transects when animals show directional movement and observation speed is slow. *Computational Statistics and Data Analysis* 44: 305-312.
- Trenkel, V.M. 2005. Random effects biomass model using only survey indices: description and simulation results. In *Fisboat. Fisheries independent survey-based operational assessment tools. Progress report for 1 March 2005 to 31 August 2005*. EU project 502572.
- Trenkel, V.M. in prep. Using cumulative sum (CUSUM) charts to detect changes in (intrinsic) population growth rates across many populations.
- Trenkel, V.M., Francis, R.I.C.C., Lorance, P., Mahévas, S., Rochet, M.-J., Tracey, D. 2004a. Availability of deep-water fish to trawling and visual observation from an ROV. *Marine Ecology Progress Series* 284: 293-303.
- Trenkel, V.M., Godø, O.R., Handegard, N.O., Patel, R. 2004b. Studying the relationship between spatial fish distributions and trawl catches. *ICES Annual Science Conference, Vigo, Spain*. ICES CM 2004/R:26.
- Trenkel, V.M., Le Loc'h, F., Rochet, M.-J. soumis. Small-scale spatial interactions between marine mega fauna: activity patterns, competition and co-occurrence. *Marine Biology Research*.
- Trenkel, V.M., Lorance, P., Mahévas, S. 2004c. Do visual transects provide true population density estimates for deep-water fish? *ICES Journal of Marine Science* 61: 1050-1056.
- Trenkel, V.M., O'Brien, C.M., Bogstad, B. 2002. Length-based population dynamics models in state space form. *dst2 Development of structurally detailed statistically testable models of marine populations. Progress report for 1 January 2001 to 31 December 2001*. Stefánsson, G., 88-95 pp.
- Trenkel, V.M., Pinnegar, J.K., Blanchard, J.L., Tidd, A.N. 2004d. Can multispecies models be expected to provide better assessments for Celtic sea groundfish stocks? *ICES Annual Science Conference, Vigo*. ICES CM 2004/FF:05.
- Trenkel, V.M., Pinnegar, J.K., Dawson, W.A., du Buit, M.H., Tidd, A.N. 2005. Spatial and temporal structure of predator-prey relationships in the Celtic Sea fish community. *Marine Ecology Progress Series* 299: 257-268.
- Trenkel, V.M., Pinnegar, J.K., Rochet, M.-J., Rackham, B. 2004e. Different survey designs provide similar pictures of community structure but not of individual fish populations. *ICES Journal of Marine Science* 61: 351-362.
- Trenkel, V.M., Rochet, M.-J. 2003. Performance of indicators derived from abundance estimates for detecting the impact of fishing on a fish community. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 60: 67-85.
- Trenkel, V.M., Rochet, M.-J., Sari, T. 2004f. A new class of predator prey models with interactions described by thresholds. *ICES Annuals Science Conference, Vigo, Spain*. ICES CM 2004/FF:04.
- Trenkel, V.M., Skaug, H.J. 2005. Disentangling the effects of trawl efficiency and population abundance on catch data using random effects models. *ICES Journal of Marine Science* 62: 1543-1555.
- Wardle, C.S. 1977. Effects of size on the swimming speeds of fish. *Scale effects in animal locomotion*. Pedley, T. New York, Academic Press, 295-313 pp.
- Wardle, C.S. 1993. Fish behaviour and fishing gear. *Behaviour of teleost fishes*. 2nd edition. Pitcher, T. J. (ed.), Chapman and Hall.
- Watson, R.A., Carlos, G.M., Samoilys, M.A., 1995. Bias introduced by the non-random movement of fish in visual transect surveys. *Ecological Modelling*. 77: 205-214.

- Wood, S. N. 2003. Thin plate regression splines. *Journal of the Royal Statistical Society B* 65: 95-114.
- Wood, S.N. 2004. Stable and efficient multiple smoothing parameter estimation for generalized additive models. *Journal of the American Statistical Association*. 99: 673-686.
- Yodzis, P. 2001. Must top predators be culled for the sake of fisheries ? *Trends in Ecology and Evolution* 16: 78-84.