

DYNAMIQUE DES POPULATIONS DE POISSONS

par J. DAGET

Une population monospécifique possède, à tout instant, une structure qui peut être définie par des valeurs particulières d'un certain nombre de paramètres tels que taux de croissance, sex-ratio, fécondité, mortalité, etc. Or cette structure et ces paramètres ne sont pas fixés une fois pour toutes. Ils peuvent changer au cours du temps et la Dynamique des populations a précisément pour but d'étudier ces changements d'une façon descriptive et si possible explicative, et même prédictive en évaluant quantitativement l'influence de certains facteurs de l'environnement facilement mesurables sur les divers paramètres démographiques. La Dynamique des populations fait largement appel à des modèles mathématiques qui, traités par ordinateurs, permettent à la fois la prédiction et la simulation.

En ce qui concerne les poissons, deux cas se présentent suivant que la population est exploitée ou non. Si la population n'est pas exploitée, il est nécessaire de l'échantillonner directement et d'obtenir des échantillons aussi représentatifs que possible de la structure démographique. Ceci constitue un problème difficile car tous les moyens de pêche sont plus ou moins sélectifs. On sera donc obligé d'effectuer des pêches expérimentales avec soit des techniques peu sélectives, telles que pêche électrique, empoisonnement, batterie de filets maillants, etc., soit de faire des corrections de sélectivité. Si la population est exploitée on se contente souvent d'étudier la phase exploitée du stock à partir d'échantillons représentatifs de l'ensemble des captures. Ceci est relativement facile, grâce à des techniques bien au point d'échantillonnage stratifié par ports de débarquement et par bateaux ainsi que de prélèvement au hasard dans chaque strate. Comme le mode de capture est sélectif, on n'obtient ainsi qu'une bonne représentation des apports dus à la pêche et non de l'ensemble de la population. Or il peut y avoir de grosses différences entre la structure démographique des captures et celle de l'ensemble de la population car une partie de celle-ci, tout en étant disponible, n'est pas toujours vulnérable aux engins ou aux techniques de pêche utilisés. Je citerai seulement deux exemples. Les plies (*Pleuronectes platessa*), pêchées en mer du Nord et débarquées à Lowestoff de 1929 à 1958, n'étaient exploitées par les chaluts

à mailles de 140 mm qu'à partir d'un âge moyen de 5,5 ans (âge à la première capture) alors qu'elles étaient présentes sur les lieux de pêche à partir d'un âge moyen de 3,7 ans (GULLAND, 1969). Les redfish (*Sebastes mentella*), pêchés dans les parages du banc Kopytov de 1952 à 1960, étaient composés pour 76 % de mâles alors que le sex-ratio pour l'ensemble de la population était normalement de 50 % (SOROKIN, 1964). Notons au passage qu'une vulnérabilité différente pour les deux sexes n'est pas exceptionnelle chez les poissons.

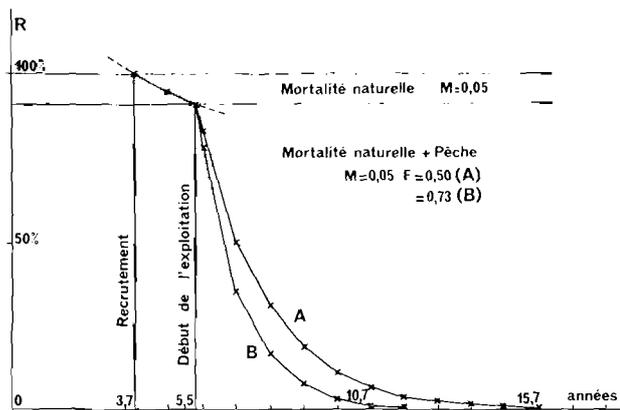


FIG. 1. — *Pleuronectes platessa*: structure démographique d'une cohorte et d'une population à recrutement annuel constant (en pourcentage du nombre de recrues) pour une mortalité naturelle: $M=0,05$, et une mortalité due à la pêche: $F=0,50$ (A) et $F=0,73$ (B).

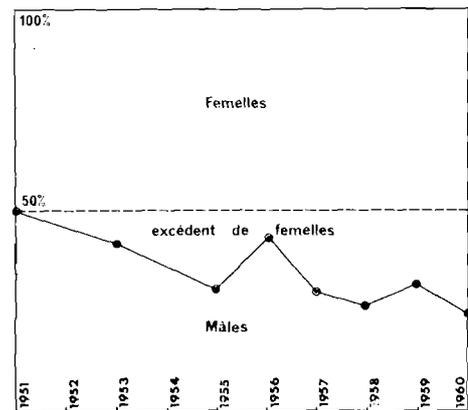


FIG. 2. — *Sebastes mentella*: variations du sex-ratio dans un stock en fonction de l'exploitation qui s'est développée progressivement de 1951 à 1960.

Quoiqu'il en soit, on estime que la dynamique de la partie d'un stock réellement exploitée mérite d'être étudiée séparément, d'une part parce que cette partie seule est soumise à l'influence directe de la pêche, influence que l'on peut définir avec précision (caractéristiques des engins, effort total exercé, tonnage global débarqué, etc.) et que l'on peut éventuellement modifier (réglementation du maillage des filets, fixation de quotas, interdiction de pêcher à certains endroits ou durant certaines périodes, etc.), d'autre part parce que seules les fluctuations de cette partie du stock ont une incidence pratique et économique (revenus des pêcheurs, rentabilité des armements, etc.).

Il ne faudrait cependant pas conclure que le stock réellement exploité n'est pas soumis aux influences des facteurs de l'environnement autres que la prédation particulière exercée par les pêcheurs, comme le sont les populations ou parties de population non exploitées. Ces influences sont simplement jugées secondaires par rapport à celle de la pêche et incluses soit dans les fluctuations aléatoires qui tendent à se compenser sur une période de temps suffisamment longue, soit dans les fluctuations du recrutement prises en compte par certaines techniques telles que l'analyse des cohortes.

Prolégomènes.

Il ne saurait être question d'aborder la dynamique d'une population sans qu'aient été résolus un certain nombre de problèmes préliminaires dont la solution nécessite parfois de longues et minutieuses recherches. Le premier de ces problèmes est la détermination de l'âge d'un individu ou de l'âge moyen d'un échantillon. Depuis la fin du siècle dernier, on sait que les rythmes saisonniers de croissance s'inscrivent dans les structures osseuses des poissons (otolithes, opercules, vertèbres, rayons de nageoires, etc.) et sur leurs écailles. On a d'abord pensé que ces marques saisonnières, dont le décompte donne l'âge en années, ne se produisaient que dans les régions

froides ou tempérées, la croissance étant ralentie en hiver et accélérée en été sous l'influence de la température. On a constaté plus récemment qu'un arrêt de croissance annuel se produisait aussi dans les régions tropicales lorsqu'il existe une alternance de saisons bien tranchées, telles que les hautes eaux et les basses eaux dans les fleuves à régime tropical pur ou de transition. En effet, la croissance peut être perturbée ou suspendue non seulement par une baisse de température mais aussi par d'autres stress physiologiques tels que ceux produits par un changement de milieu, un jeûne prolongé, une surpopulation, la reproduction, etc.

Il en résulte que l'interprétation des marques naturelles de croissance pour la détermination de l'âge d'un individu nécessite une connaissance approfondie de l'écologie et de l'éthologie de l'espèce dont il fait partie. Dans l'Atlantique tropical est, l'hydroclimat comporte une grande saison chaude, une grande saison froide, une petite saison chaude et une petite saison froide. Sur des otolithes par exemple, les quatre zones correspondantes sont distinctes tant que la croissance est rapide. Lorsque celle-ci se ralentit, les zones des petites saisons tendent à se télescoper avec les deux zones des grandes saisons qui finissent par rester seules lisibles. Néanmoins, correctement interprétées, ces zones ont permis de déterminer de façon précise l'âge des *Pseudotolithus* (POINSARD et TROADEC, 1966 ; BAYAGBONA, 1966). Actuellement, on pense que les rythmes circadiens s'inscrivent dans les structures osseuses et sur les écailles dont une analyse fine devrait permettre d'évaluer le nombre de jours où la croissance a été effective (PANELLA, 1973).

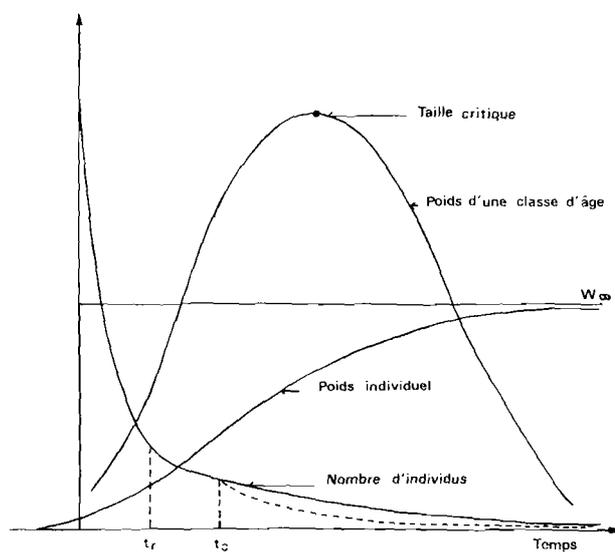


FIG. 3. — Schéma montrant en fonction du temps : 1) la diminution par mortalité du nombre d'individus dans une cohorte ; 2) l'augmentation du poids individuel moyen ; 3) les variations de la biomasse qui commence par augmenter puis diminue au-delà d'une taille (ou d'un âge) critique. L'évolution est la même dans une population à recrutement annuel constant.

Lorsqu'on connaît la loi de croissance moyenne d'une population $L_t = f(t)$, la relation inverse $t = g(L_t)$ fait correspondre un âge t à une longueur donnée L_t . Mais une telle correspondance n'est valable que s'il s'agit d'une longueur moyenne ($L_t < L_\infty$). En fait, les clefs âge-longueur ne peuvent fournir que l'âge le plus probable d'un échantillon homogène dont les tailles sont distribuées au hasard autour de leur valeur moyenne L_t (distribution gaussienne unimodale). Ces clefs sont utiles pour les travaux de routine portant sur des populations dont les lois de croissance sont parfaitement connues.

Certains auteurs se contentent de la classe d'âge, les classes notées 0^+ , 1^+ , 2^+ , etc., comprenant les individus de moins d'un an, de un à deux ans, de deux à trois ans, etc. Cette pratique n'est pas à recommander en Dynamique des populations de poissons car pour nombre de petites espèces, d'espèces tropicales ou intensément exploitées, la longévité moyenne est de l'ordre

de une à quelques années. L'unité de temps qui convient le mieux dans tous les cas est le mois. Le problème qui se pose alors est de déterminer une date moyenne de ponte ou d'éclosion pour en déduire l'âge absolu le plus probable, en nombre de mois écoulés jusqu'à la date de capture.

Dans les cas les plus simples, il n'y a qu'une seule ponte annuelle et tous les géniteurs frayent en même temps ou presque. L'observation directe permet alors de fixer le mois où la quasi totalité des éclosions se produisent. Souvent il y a plusieurs pontes successives d'où un étalement des éclosions sur plusieurs mois ou même l'année entière. Cependant, il est rare qu'il n'existe pas une ou deux saisons privilégiées où les pontes sont plus nombreuses qu'aux autres. Les procédés les plus couramment utilisés pour déterminer ces pics de reproduction sont les suivants :

a) étude des stades de maturation des gonades par examen macroscopique ou histologique ; cet examen se fait de préférence chez les femelles, les stades des ovaires étant plus faciles à identifier que ceux des testicules ;

b) étude du RGS, rapport gonado-somatique, rapport du poids des gonades et plus particulièrement des ovaires au poids du corps ;

c) étude d'un autre indice qui varie comme le RGS tout en étant plus facile à déterminer ; ce peut être le cas du RHS, rapport hépato-somatique, du facteur de condition $K = 100 P/L^3$, etc.

Ces études portent sur des échantillons et donnent des valeurs moyennes valables pour une population. Il est évident qu'il subsiste toujours une certaine marge d'incertitude sur l'âge précis que l'on sera fondé à attribuer à tel ou tel individu particulier, mais ceci n'a guère d'importance dès que l'on travaille, comme dans le cas des populations exploitées, sur des échantillons d'effectif considérable.

Lorsqu'il s'agit de populations exploitées, le préalable à toute étude de dynamique sera l'existence de statistiques de pêche précises et détaillées, portant non seulement sur les quantités débarquées par catégories, mais aussi sur les dates et lieux de capture, les engins et techniques utilisés, y compris les caractéristiques des bateaux (puissance en cv, nombre d'hommes d'équipage, jauge, capacité des cales, autonomie de route, etc.). Ces renseignements sont indispensables pour déterminer deux types de données fréquemment utilisées : l'unité d'effort et l'effort total de pêche. Le choix de la meilleure unité est généralement empirique et circonstanciel, valable seulement pour une pêcherie déterminée. Par exemple, pour les thons de longue ligne, l'unité d'effort le plus souvent adoptée est le millier d'hameçons. Pour une flottille de canneurs basée à Pointe Noire (Congo) et composée en 1967 de bateaux de 300 à 600 cv, 145 à 255 tonneaux, 54 à 102 tonnes de capacité de stockage et 10 à 14 cannes, une étude a montré que la meilleure unité était le jour de mer. Pour une flottille de canneurs japonais, composée de bateaux de 35 m, 725 cv, 240 tonneaux, 114 tonnes de capacité de stockage et 24 cannes, la meilleure unité était aussi le jour de mer, mais en 1965, 1966 et 1967, cette unité valait respectivement 1,26, 1,46 et 1,34 fois l'unité précédente (POINSARD et LE GUEN, 1970). Cet exemple montre qu'une unité dûment établie n'est valable que pour un type de pêche et une flottille relativement homogène et qu'elle doit être révisée dès que les caractéristiques des bateaux changent.

Enfin, une notion importante à préciser est celle de stock-unité. Théoriquement, un stock-unité est une partie de population exploitée qui est et reste homogène quant à ses paramètres démographiques et qui, par conséquent, ne peut être décomposée en sous-ensembles présentant des paramètres démographiques significativement différents. Mâles et femelles d'une même espèce peuvent constituer deux stocks-unités s'ils diffèrent suffisamment par leur vitesse de croissance, leur âge à la première capture, leur vulnérabilité donc leur taux de mortalité due à la pêche. Pour des poissons sédentaires, le stock-unité pourra être lié à une aire de répartition géographiquement définie. Pour des pélagiques ou des migrants, il pourra être lié à une aire de ponte délimitée ou à un pool génique déterminé. Dans tous les cas, il dépend aussi et surtout du mode de pêche. Les albacores (*Thunnus albacares*) ont une distribution bathymétrique fonction de la taille. Il en résulte que les petits canneurs, qui pêchent à l'appât vivant près de la surface, ne capturent pratiquement qu'une seule classe d'âge, celle de 1 à 2 ans. Les senneurs prennent plusieurs classes d'âge, selon la hauteur de chute de leur filet. Quant aux palangriers dont les hameçons descendent encore plus bas, ils exploitent les classes les plus âgées et notamment les individus matures. Dans la population monospécifique disponible, il y a donc lieu de distinguer

trois stocks unités : celui des canneurs, celui des senneurs et celui des palangriers qui ont chacun leur structure démographique et leur dynamique propres.

Je ne pense pas nécessaire de m'étendre davantage sur ces questions et toutes celles qui s'y rattachent. On les trouvera traitées en détail dans de nombreux ouvrages mieux que je ne saurais le faire ici. Mon propos était seulement de bien montrer que la dynamique des populations ne peut être abordée sans une connaissance préalable approfondie de la biologie des espèces et éventuellement des modalités de leur exploitation.

Populations non exploitées.

En dynamique des populations, la première tâche consiste à établir des modèles de croissance linéaire et pondérale pour représenter la croissance moyenne d'une ou plusieurs cohortes (on appelle cohorte l'ensemble des individus de même âge ayant vécu dans les mêmes conditions). Or le taux moyen de croissance est loin d'être uniforme de l'éclosion à la mort et divers modèles mathématiques ont été proposés pour représenter les variations de la longueur L_t ou du poids W_t en fonction de l'âge t . Le plus souvent utilisé pour les poissons est celui de VON BERTALANFFY $L_t = L_\infty [1 - e^{-k(t-t_0)}]$. Les trois paramètres L_∞ , k et t_0 se déterminent par la méthode des

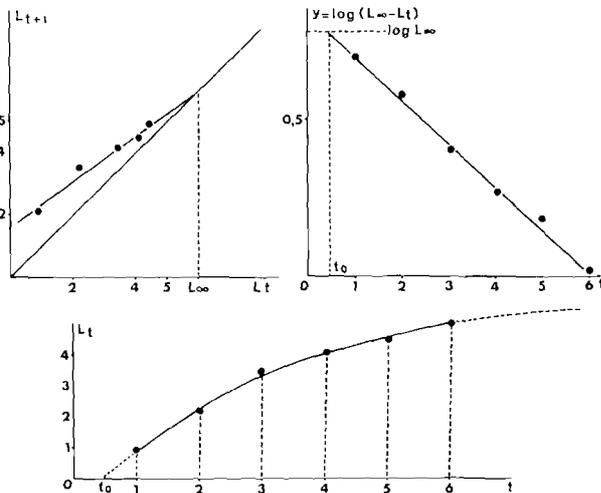


FIG. 4. — Courbe de croissance de von Bertalanffy donnant L_t en fonction de l'âge t . En haut à gauche, détermination de L_∞ et k par la méthode de Ford-Walford, la droite d'ajustement de L_{t+1} en L_t a pour pente e^{-k} et coupe la première bissectrice au point $L = L_\infty$. En haut à droite, détermination de k et t_0 , la droite d'ajustement de $\log(L_\infty - L_t)$ en t a pour pente $-k$ et donne t_0 pour $L_t = 0$.

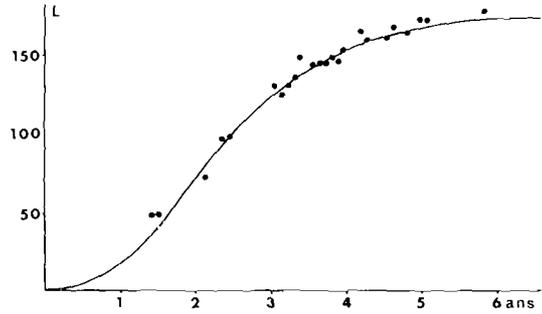


FIG. 5. — Courbe de Gompertz représentant la croissance de *Thunnus albacares* dans le Pacifique tropical oriental : $L_t = 164,78 (0,17468)^{exp 0,9177 (t-t_0)}$ avec L en cm et t en mois.

moindres carrés (ABRAMSON, TOMLINSON, 1961) ou par des méthodes approximatives plus simples (GULLAND, 1969). L'ajustement aux données est d'autant meilleur que ces données couvrent un intervalle d'âges plus étendu mais il est rarement bon pour les premiers mois. Pour une représentation convenable des débuts de croissance, les modèles de GOMPERTZ, $L_t = L_\infty a [exp b^{(t-t_0)}]$ sont plus indiqués mais, par rapport aux modèles de VON BERTALANFFY, ils présentent l'inconvénient de compliquer les équations de production que l'on ne peut plus intégrer. Enfin, si l'on considère seulement la croissance durant un laps de temps très court, l'arc de n'importe quelle courbe peut être remplacé par un segment de droite et l'on peut considérer comme valable un modèle de la forme $L_t = L_0 + k(t-t_0)$.

Pour passer de la croissance linéaire à la croissance pondérale, il faut connaître la relation entre W_t et L_t . Elle est presque toujours de la forme $\log W_t = a \log L_t + \log b$ c'est-à-dire $W_t = b L_t^a$ avec a voisin de 3. Même si a est significativement différent de 3, il arrive qu'une relation de la forme $W_t = b L_t^3$ donne des estimations de W_t suffisamment approchées dans l'intervalle d'âges considéré. On peut alors écrire $W_t = b L_\infty^3 [1 - e^{-k(t-t_0)}]^3$ ou encore

$W_t = W_\infty [1 - e^{-k(t-t_0)}]^3$. Introduite dans les équations de production, cette relation donne des formes facilement intégrables. Ces modèles correspondent à des croissances moyennes continues. S'il y a des arrêts annuels assez longs et des paliers saisonniers de croissance, les modèles devront faire intervenir la durée de ces arrêts et leur position dans l'année par rapport à la date moyenne d'éclosion. La croissance discontinue ne peut plus être représentée par un modèle mathématique simple mais, le calcul de L_t et W_t , pour toutes les valeurs de t , reste facile (DAGET et ECOUTIN, 1976).

Indépendamment des différences entre populations qui peuvent être dues à des facteurs génétiques ou à des facteurs d'environnement par exemple à l'hydroclimat, les cohortes successives d'une même population peuvent avoir des croissances significativement différentes. Ainsi pour les brochets (*Esox lucius*) du lac de Windermere étudiés par FROST et KIPLING (1967) de 1944 à 1962, la croissance linéaire de première année a varié de 21,1 à 25,1 cm (moyenne 23,2 cm) et ces variations étaient en corrélation étroite avec celles de la température. Pour les poissons-chiens (*Hydrocynus brevis* et *H. forskalii*) de la région de Mopti (Mali) on a constaté durant les années de sécheresse qui ont récemment sévi sur le Sahel que la croissance de première année avait varié du simple au double suivant la durée et l'importance de la crue annuelle du Niger (DANSOKO, BREMAN et DAGET, 1976). Dans une série d'expériences portant sur la truite (*Salmo fario*) BACKIEL et LE CREN (1967) ont montré que pour les populations de densité inférieure à 50 individus/m², la vitesse spécifique de croissance pondérale G était inversement proportionnelle au logarithme de la densité N en nombre d'individus par m² selon la relation $G = 4,5 - 0,8 \log N$.

Des influences analogues sont probablement la règle générale mais on considère souvent leurs effets sur la croissance comme aléatoires par rapport aux lois moyennes applicables à une population donnée. De toute façon, lorsqu'on cherche à estimer la production d'une population ou à étudier l'évolution de sa structure démographique, les résultats dépendent beaucoup plus des taux de mortalité que des paramètres de croissance. Aussi est-il illusoire et sans intérêt de les déterminer avec une très grande précision.

Si la mortalité moyenne restait constante à tous les âges, le nombre N_t de survivants d'une cohorte à l'âge t serait donné en fonction du nombre initial d'individus N_0 par $N_t = N_0 e^{-Zt}$. Z est appelé coefficient instantané de mortalité totale. Pour l'estimation de $Z = 1/t \log N_0/N_t$, les effectifs N_0 et N_t sont remplacés par des valeurs qui leur sont proportionnelles, nombres d'individus à l'unité de volume ou de surface, prises par unité d'effort, etc. Malheureusement, il n'y a aucune raison pour que Z reste constant durant toute la durée de vie d'une cohorte. Il prend au contraire des valeurs très différentes suivant les périodes de l'année, les stades de développement, les facteurs du milieu dont les variations peuvent être fortuites et accidentelles. C'est donc seulement pour simplifier que l'on attribue à Z des valeurs moyennes valables dans certains intervalles d'âge.

Chez *Cottus gobio*, MANN (1971) a montré que pour une ponte estimée de 21 146 œufs on n'obtenait que 2 216 alevins un mois plus tard, 33 individus au bout d'un an et 12 au bout de deux ans. Chez les poissons qui n'accordent aucun soin à leur progéniture, la mortalité aux stades œufs et alevins est considérable. Elle est due à la prédation, aux maladies, aux variations physico-chimiques du milieu, à la disponibilité d'une nourriture adéquate aux stades critiques de la vie larvaire. Dans ces conditions, une réduction des effectifs de 95 à 99 % dans les premiers mois est relativement courante et pour survivre les espèces ont dû augmenter le plus possible leur fécondité potentielle (sélection- r au sens de PIANKA, 1970). La mortalité diminue ensuite et tend à se stabiliser; une légère augmentation est parfois observée aux âges élevés. On s'accorde de plus en plus à penser que la mortalité, loin d'avoir des valeurs constantes caractéristiques d'une population donnée, est naturellement modulée par la densité de peuplement selon des modalités encore mal connues. Suivant que la production d'œufs et d'alevins est excédentaire ou déficitaire par rapport à la moyenne, la mortalité tendrait à devenir plus forte ou plus faible que la normale de façon à assurer dans tous les cas la survie d'un nombre d'adultes correspondant à la capacité biogénique du milieu. Cette conception rejoint la notion de résilience définie comme « la capacité de reproduction inemployée, neutralisée par une ambiance hostile mais capable d'une expansion soudaine au premier relâchement de l'étreinte de cette dernière » (VIBERT et LAGLER, 1961). Elle rendrait vaine la recherche d'une relation précise entre la fécondité potentielle d'un stock reproducteur et le recrutement.

La situation est différente en ce qui concerne les poissons vivipares, ceux qui ont des pontes protégées ou gardées, qui pratiquent une forme ou une autre d'incubation, etc. Les œufs sont alors moins nombreux mais les chances de survie aux premiers stades plus fortes (sélection-K au sens de PIANKA, 1970). Les mortalités sont alors moins sujettes aux aléas de toutes sortes et plus constantes. Ces variations adaptatives de la mortalité constituent l'un des aspects les moins bien connus et les plus difficiles à étudier de la dynamique des populations. On doit s'attendre à une intensification des recherches et à des progrès substantiels dans ce domaine au cours des prochaines années.

Quelles qu'en soient les causes, les variations de la mortalité totale entraînent, à âge équivalent, l'inégalité des effectifs des différentes cohortes ou classes de recrutement qui s'ajoutent les unes aux autres pour constituer une population. La structure démographique de celle-ci varie donc d'une année à l'autre, car il en est des poissons comme des récoltes : de bonnes années où les pontes réussissent bien et donnent un grand nombre de recrues alternent avec de mauvaises années à recrutement déficitaire. À la limite, une classe de recrutement peut totalement manquer. Les conséquences en sont très différentes suivant la longévité de l'espèce. Lorsque celle-ci est grande, cas général des espèces d'eaux tempérées ou froides, la population comporte un grand nombre de classes d'âge et la déficience de l'une ou la surabondance d'une autre n'ont qu'une influence limitée sur la structure de la population qui, dans son ensemble, reste relativement stable. Au contraire si la longévité est courte la population se compose d'une seule ou d'un petit nombre de classes d'âge, sa structure est instable et son effectif total sujet à de très importantes fluctuations. Une espèce à un moment dominante peut brusquement décliner et être remplacée par une autre. Ces phénomènes sont fréquents dans les peuplements des zones tropicales dont la richesse spécifique est beaucoup plus forte que celle des peuplements des zones tempérées ou froides.

La connaissance des lois et des paramètres de croissance et de mortalité permet de calculer la biomasse et la production. La biomasse B_t , à un instant t , est le poids total de matière vivante existante. Pour les poissons d'eau douce, cette biomasse est souvent rapportée à une unité de surface et exprimée en kg/ha. La production brute P est le poids de matière vivante produite pendant un temps donné, par exemple une année, que les individus survivent ou non à la fin de la période considérée. ALLEN (1971) a donné les définitions et les valeurs mathématiques de B et de P dans le cas d'une cohorte pour diverses lois de croissance et

de mortalité : $B_t = N_t W_t$ et $P = \int_0^1 N_t \frac{dW_t}{dt} dt$. Dans le cas d'une population, les résultats sont

un peu plus complexes car il faut additionner les biomasses et les productions relatives aux diverses cohortes qui composent la population. Au cours d'une année, la biomasse peut augmenter par reproduction, recrutement, croissance ou immigration ; elle peut diminuer par mortalité, émigration ou baisse de condition. Mais il est possible d'estimer une valeur moyenne B . On en déduit le rapport P/B entre la production brute annuelle et la biomasse moyenne annuelle. Dans le cas d'une cohorte, ALLEN a montré que si la fonction de mortalité est une exponentielle simple et la fonction de croissance un modèle linéaire, exponentiel ou de VON BERTALANFFY, $P/B = Z = 1/A$, A étant l'âge moyen ou la durée moyenne de vie.

Dans le cas d'une population, P/B est aussi, grosso modo, inversement proportionnel à l'âge moyen de la population. Il en résulte qu'à densité de peuplement égale, ou à biomasse égale, la production sera beaucoup plus forte si la durée de vie est courte (Z élevé) que si la durée de vie est longue (Z faible). À titre indicatif, on notera que pour les *Stolothrissa* du lac Tanganika des recherches préliminaires ont conduit à une valeur de la mortalité totale $Z = 5,2$ (non publié) alors que pour les plies en mer du Nord, de 1950 à 1958, Z était égal à 0,55 (GULLAND, 1969). La production d'une cohorte de *Stolothrissa* serait donc 9,5 fois plus élevée dans le lac Tanganika que celle d'une cohorte de plies dans la mer du Nord. Il doit en être approximativement de même pour les populations. Enfin, on signalera que le seul fait d'exploiter un stock antérieurement vierge, en augmentant la mortalité totale, aura pour effet, toutes choses égales par ailleurs, de faire augmenter la production brute.

Populations ou stocks exploités.

L'étude de la dynamique des populations exploitées diffère de celle des populations non exploitées par les buts recherchés et les méthodes utilisées. Elle se propose essentiellement de prévoir les effets pratiques d'une augmentation ou d'une réduction de l'intensité de la pêche et les conséquences de toute mesure de réglementation qui pourrait être proposée et appliquée. Pour cela, elle se base sur l'échantillon constitué par l'ensemble des captures et qui représente un pourcentage du stock exploité d'autant plus considérable que la pêche est plus intense. Les

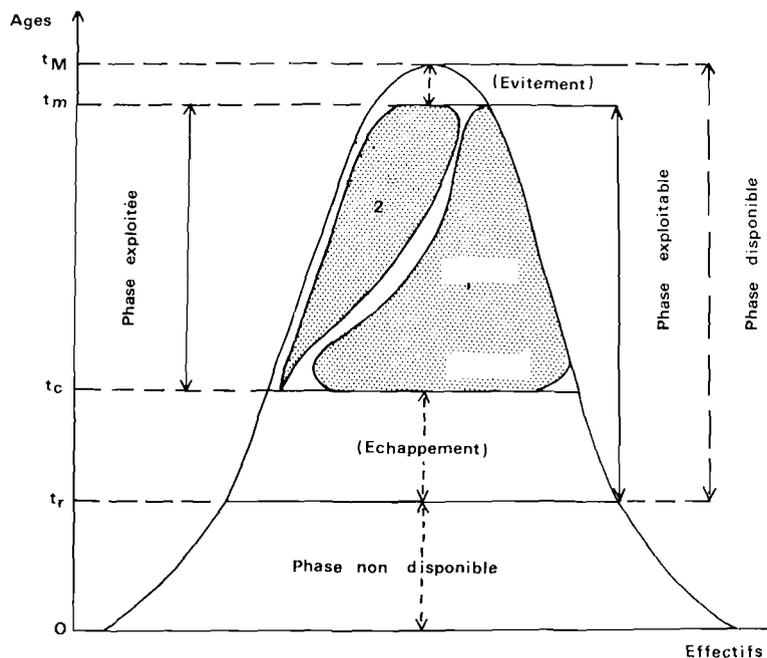


FIG. 6. — Schéma montrant les relations entre population, phase disponible, phase exploitable et phase ou stock exploité. Les aires 1 et 2 correspondent à des fractions du stock exploité, capturées par deux types de pêche ou d'engins sélectifs, l'un capturant surtout des jeunes (1), l'autre surtout des adultes (2).

poissons n'étant retenus qu'à partir d'un certain âge (âge au recrutement ou âge à la première capture), il se trouve que les croissances sont généralement bien représentées par des lois de VON BERTALANFFY et que les mortalités naturelles varient suffisamment peu pour qu'on puisse leur attribuer une valeur moyenne constante pour les diverses classes d'âge soumises à l'exploitation. Enfin, la mortalité totale Z peut être décomposée en une somme de deux mortalités, $Z = M + F$, F étant la mortalité due à la pêche et M la mortalité naturelle ou plus exactement la mortalité apparente résultant de toutes les causes autres que la pêche. Entre l'âge à la première capture t_c et l'âge maximal t_M , le nombre total d'individus capturés est

$$N_c = \int_{t_c}^{t_M} F N_t dt \text{ et le tonnage total capturé : } Y_c = \int_{t_c}^{t_M} F N_t W_t dt.$$

On écrit souvent $F = qf$, f étant l'effort total de pêche et q un coefficient instantané de mortalité par unité d'effort. Pour une population donnée et un type de pêche donné, on considère généralement que q reste constant et que F varie proportionnellement à f bien qu'en réalité la relation soit quelquefois plus complexe.

Comme les mortalités sont toujours difficiles à déterminer avec précision, on utilise fréquemment des modèles dits de rendement global équilibré qui ne font intervenir que les prises totales et les efforts de pêche. Ces données sont en principe obtenues à partir des statistiques de pêche qui, suivant les pays et les circonstances, sont plus ou moins exactes et complètes.

Le modèle de SCHAEFER (1954, 1957) s'applique lorsqu'il existe une relation approximativement linéaire $U = a + bf$ entre la prise par unité d'effort U et l'effort total f . La prise équilibrée $Y_e = fU$ est représentée en fonction de f par une parabole $Y_e = af + bf^2$. Il y a intérêt à maintenir f au voisinage de la valeur $-a/2b$ qui correspond au meilleur rendement (sommet de

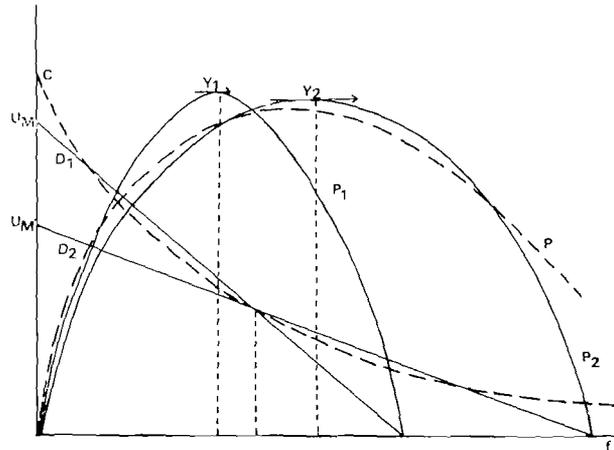


FIG. 7. — Modèles logistiques de SCHAEFER (traits pleins), paraboles de production équilibrée P_1 et P_2 et droites d'équilibre D_1 et D_2 correspondant à deux états successifs d'un même stock soumis à des exploitations d'intensité croissante. Modèle exponentiel de Fox (traits interrompus), courbe de production équilibrée P et exponentielle d'équilibre C uniques.

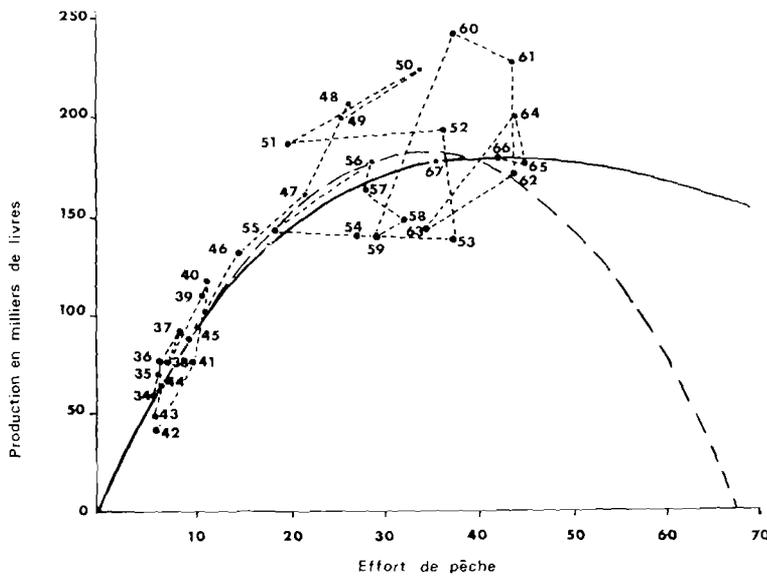


FIG. 8. — Productions observées de 1934 à 1967 (points millésimés) en fonction de l'effort en milliers de jours de bateau pour les *Thunnus albacares* du Pacifique tropical oriental. Courbes de production équilibrée données par le modèle exponentiel de Fox (trait plein) et par le modèle logistique de SCHAEFER (trait interrompu).

la parabole). Comme la détermination d'un modèle de SCHAEFER se ramène à celle d'une droite de régression de U en f , les paramètres a et b sont calculés avec d'autant plus de précision

que les couples de valeur $U-f$ sont nombreux (statistiques portant sur une longue période) et que leur intervalle de variation est grand (effort de pêche ayant largement varié durant la période considérée).

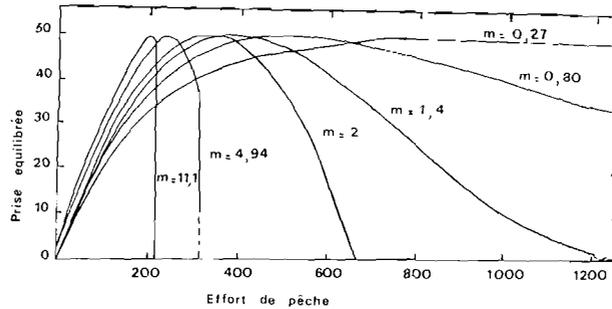


FIG. 9. — Modèles GENPROD: courbes de production équilibrée pour différentes valeurs de m . Pour $m = 2$ on retrouve la parabole de SCHAEFER et pour $m = 1$ la courbe du modèle exponentiel de Fox.

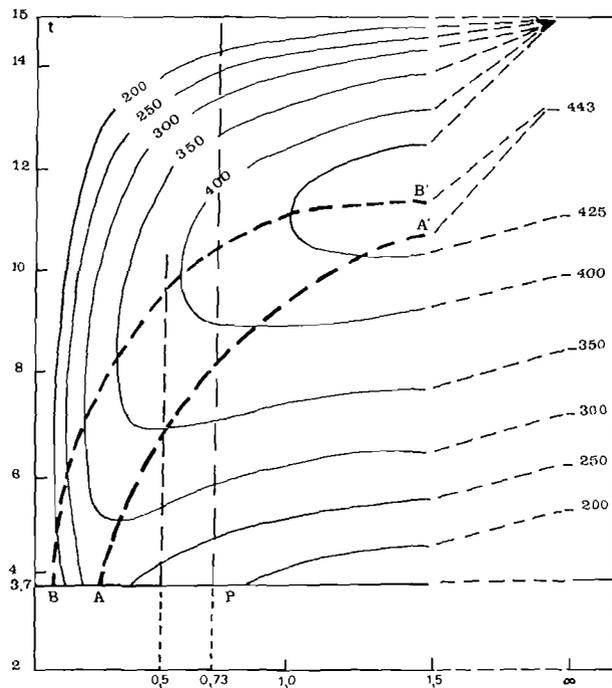


FIG. 10. — Modèle de BEVERTON et HOLT. Réseau d'isoplethes correspondant aux *Pleuronectes platessa* de mer du Nord. Les rendements par recrue sont donnés en grammes en fonction de l'âge t à la première capture et de la mortalité due à la pêche F . AA': lieu des maxima de production lorsque t_c varie, et BB': lieu des maxima lorsque F varie (courbe eumétrique).

Il arrive que la relation entre U et f ne soit pas linéaire et que U (ou Y_c) diminue moins vite, quand f augmente au-delà de la valeur optimale, que ne le prévoit le modèle linéaire (ou parabolique) de SCHAEFER. On peut alors recourir à deux modèles de SCHAEFER correspondant à deux périodes successives (DAGET, LE GUEN, 1974) et à deux états différents du stock ou à un modèle exponentiel $U = a e^{-bf}$. Le rendement maximal est alors obtenu pour $f \approx 1/b$ (Fox, 1970).

Enfin, il existe des modèles dits GENPROD de la forme $U = (a + bf)^{1/m-1}$ (PELLA, TOMLINSON, 1969). Si $m = 2$, on retrouve le modèle de SCHAEFER. Si $m < 2$, ce qui paraît être le cas général, la chute de rendement au-delà des conditions optimales est moins accusée et la résistance du stock à la surexploitation est plus forte que ne l'indique le modèle de SCHAEFER. C'est l'inverse si $m > 2$: la chute est alors brutale et la population est menacée de disparition rapide. Or, pour un stock déterminé, la valeur de m ne peut être fixée a priori et sa meilleure estimation par ajustement à une série de données observées conduit souvent à des valeurs mal définies. Sans nous étendre davantage sur les modèles de rendement global équilibré, nous dirons qu'ils sont excellents pour décrire l'évolution passée d'une pêcherie surtout lorsque cette évolution a été lente et progressive. Ils sont beaucoup moins intéressants pour prédire l'évolution à court et moyen terme lorsque f augmente brutalement, lorsque le stock ne réagit à l'effet de la pêche qu'avec quelques années de retard ou lorsque le recrutement varie largement d'une année à l'autre.

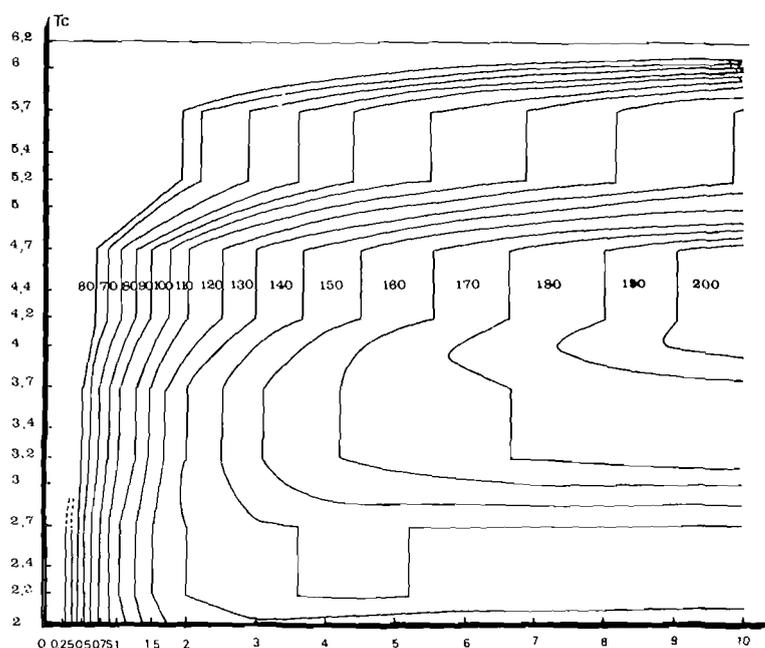


FIG. 11. — Modèle de RICKER. Réseau d'isoplèthes correspondant aux *Pseudolithus elongatus* du Bas-Congo avec un arrêt de pêche de six mois par an. Les rendements par recrue sont donnés en grammes en fonction de l'âge t à la première capture et d'un facteur multiplicatif de l'effort annuel moyen de la période 1965-68 pris comme unité.

Les modèles de rendement équilibré par recrue utilisent les paramètres de croissance et les coefficients de mortalité, estimés pour l'ensemble des captures. Ils supposent donc une étude biologique et démographique du stock approfondie, mais qui peut être limitée dans le temps. Les modèles de BEVERTON et HOLT (1957) donnent le rendement pondéral par recrue pour une mortalité naturelle M déterminée, en fonction de la mortalité due à la pêche F et de l'âge à la première capture t_c . Les modèles de RICKER (1975) donnent aussi le rendement pondéral par recrue en fonction de l'âge à la première capture et de l'intensité de la pêche, F prenant des valeurs variables au cours des années. Ces deux types de modèles, souvent présentés graphiquement sous forme de réseaux de courbes isoplèthes, permettent de prévoir les effets d'un changement de l'intensité de la pêche ou de l'âge à la première capture (fonction de la taille des mailles autorisées), ainsi que les effets d'arrêts saisonniers de la pêche, et ceci indépendamment de toute variation dans le recrutement ou dans le stock. Un modèle de RICKER

n'est valable que pour une seule pêcherie alors qu'un modèle de BEVERTON et HOLT est valable pour une espèce et permet de comparer la situation de plusieurs pêcheries exploitant la même espèce.

Ces modèles de rendement équilibré sont relativement simples mais ne répondent que partiellement aux questions posées par la gestion rationnelle des stocks. Les modèles de rendement global sont les mieux appropriés pour la fixation de quotas, exprimés en tonnage débarqué ou en effort total déployé. Les modèles de BEVERTON et HOLT permettent de fixer le maillage minimal autorisé, ceux de RICKER, de choisir les dates d'ouverture et de fermeture de la pêche, suivant qu'un type de réglementation ou un autre paraît devoir être imposé. Toutefois, les captures sont rarement monospécifiques et telle mesure réglementaire jugée la meilleure pour une espèce n'est pas forcément bonne pour les autres. D'où la nécessité de recourir à des modèles plus complexes multispécifiques. En outre, la pêche est une activité socio-économique et dans cette optique le rendement pondéral est moins important à considérer que le rendement pécuniaire qui dépend du coût des opérations de pêche et du cours de vente des diverses espèces. Ces données devront donc être intégrées dans des modèles nouveaux que des équipes mixtes de biologistes des pêches et de socio-économistes auront à concevoir et à rendre opérationnels.

Quant aux prévisions à court terme, la méthode qui a donné jusqu'ici les meilleurs résultats pratiques est l'analyse des cohortes. Elle consiste à suivre le devenir de chaque cohorte depuis son recrutement jusqu'à son extinction. A condition que l'exploitation porte simultanément sur au moins deux classes d'âge successives, elle permet de prévoir un an à l'avance le rendement de chacune des classes exploitées, sauf de la première qui vient d'être recrutée. Les prévisions d'une année à l'autre sont en général très précises et il ne subsiste d'incertitude que sur le recrutement. Ce dernier, comme on l'a vu plus haut, n'est souvent lié à la fécondité potentielle du stock reproducteur que de façon assez lâche. C'est à cette difficulté d'estimer à l'avance le taux de recrutement de chaque cohorte que se heurtent actuellement les spécialistes. Les recherches s'orientent soit vers des techniques de dénombrement des œufs et des larves planctoniques, soit vers des corrélations multiples avec des facteurs de l'environnement. Des progrès substantiels sont à prévoir dans des domaines encore peu étudiés et qui constituent un goulot d'étranglement en matière de modèles prédictifs.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ABRAMSON (N.J.) et TOMLINSON (P.K.), 1961. — Fitting a von Bertalanffy growth curve by least squares, including tables of polynomials. — *Fish Bull., Calif. Dep. Fish Game*, **116** : 1-69.
- ALLEN (K.R.), 1971. — Relation between production and biomass. — *J. Fish. Res. Bd Canada*, **28** : 1573-1581.
- BACKIEL (T.) et LE CREN (E.D.), 1967. — Some density relationships for fish population parameters : 261-293. — In GERKING (S.D.), *The biological basis of freshwater fish production*, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- BAYAGBONA (E.O.), 1966. — Age determination and the Bertalanffy growth parameters of *Pseudotolithus typus* and *P. senegalensis* using the « burnt otolith technique ». — *Actes Symp. Océanogr. Ressources halieutiques Atlantique trop.*, (Abidjan 20-28 oct. 1966), UNESCO, 1969, **27** : 349-359.
- BEVERTON (R.J.H.) et HOLT (S.J.), 1957. — On the dynamics of exploited fish populations *Fish Invest.*, Londres sér. 2, **19** : 1-533.
- DAGET (J.) et ECOUTIN (J.M.), 1976. — Modèles mathématiques de production applicables aux Poissons tropicaux subissant un arrêt annuel prolongé de croissance. — *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, **10** (2) : 59-69.
- DAGET (J.) et LE GUEN (J.C.), 1974. — Remarques sur l'interprétation des modèles linéaires et exponentiels de production équilibrée d'un stock de poissons. — *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, **12** (4) : 71-76.
- DAGET (J.) et LE GUEN (J.C.), 1975. — Les critères d'âge chez les poissons : 253-289. — In LAMOTTE (M.), BOURLIÈRE (F.), *Problèmes d'écologie : la démographie des populations de Vertébrés*. Paris, MASSON et Cie. — 1975. — Dynamique des populations exploitées de poissons : 395-443. In LAMOTTE (M.), BOURLIÈRE (F.). — *Ibid.*

- DANSOKO (D.), BREMAN (H.) et DACET (J.), 1976. — Influence de la sécheresse sur les populations d'*Hydrocynus* dans le delta central du Niger. — *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, **10** (2) : 71-76.
- FOX (W.W.), 1970. — An exponential surplus-yield model for optimizing exploited fish populations. — *Trans. Amer. Fish. Soc.*, **99** (1) : 80-88.
- FROST (W.E.) et KIPLING (C.), 1967. — A study of reproduction, early life, weight-length relationship and growth of Pike, *Esox lucius* L., in Windermere. — *J. anim. Ecol.*, **36** : 651-693.
- GULLAND (J.A.), 1969. — Manuel des méthodes d'évaluation des stocks d'animaux aquatiques. Première partie Analyse des populations. *FAO Man. Fish. Sc.*, **4** : 1-160.
- MANN (R.K.H.), 1971. — The populations, growth and production of fish in four small streams in southern England. — *J. anim. Ecol.*, **40** : 155-190.
- PANELLA (G.), 1973. — Otolith growth patterns; an aid in age determination in temperate and tropical fishes. — Proc. int. Symp. on the ageing of Fish, University of Reading, England, 19-20 July 1973. UNWIN Brothers Ltd : 28-39.
- PELLA (J.J.) et TOMLINSON (P.K.), 1969. — A generalized stock production model. — *IATTC Bull.*, **13** (3) : 419-496.
- PIANKA (E.R.), 1970. — On *r*- and *K*-selection. — *Amer. Natur.*, **104** : 592-597.
- POINSARD (F.) et LE GUEN (J.C.), 1970. — Observations sur la définition d'une unité d'effort de pêche applicable à la pêcherie de thon de l'Atlantique tropical africain. — *Doc. Sci. Centre ORSTOM Pointe-Noire*, **3** : 1-8.
- POINSARD (F.) et TROADEC (J.P.), 1966. — Détermination de l'âge par la lecture des otolithes chez deux espèces de Sciaenidés ouest-africains (*Pseudotolithus senegalensis* C.V. et *Pseudotolithus typus* BLKR.). — *J. Cons.*, **30** (3) : 291-307.
- RICKER (W.E.), 1975. — Computation and Interpretation of biological statistics of fish populations. — *Bull. Fish. Res. Bd Canada*, **191** : 1-382.
- SCHAEFER (M.B.), 1954. — Some aspects of the dynamics of populations important to the management of the commercial marine fisheries. — *IATTC Bull.*, **1** (2) : 27-56.
- 1957. — A study of the dynamics of the fishery for Yellowfin tuna in the Eastern tropical Pacific ocean. — *Ibid.*, **2** (6) : 245-285.
- SOROKIN (V.P.), 1964. — On the influence of the fishery upon the population structure of redfish (*Sebastes marinus* L. and *Sebastes mentella* TRAVIN). — *J. Cons.*, **28** (3) : 405-409.
- VIBERT (R.) et LAGLER (K.F.), 1961. — Pêches continentales. Biologie et Aménagement. — Paris, DUNOD, 720 p.