

32 • L'introduction d'une variable climatique dans les modèles globaux de production

PIERRE FRÉON

ORSTOM, Pôle Caraïbe, BP. 81, 97256 Fort de France Cedex, Martinique, France

RÉSUMÉ

Il est reconnu que certains stocks se prêtent mal à l'utilisation traditionnelle des modèles globaux de production, car les variations de l'effort de pêche n'expliquent qu'une trop faible partie de la variabilité totale des captures annuelles. La variabilité résiduelle provient souvent de l'influence d'un phénomène climatique qui viendra perturber soit l'abondance, soit la capturabilité moyenne du stock d'une année à l'autre. On a donc introduit dans ces modèles traditionnels une (parfois deux) variable climatique explicative supplémentaire, afin d'améliorer leur précision. Cette variable apparaît dans les formules, soit au niveau de l'abondance du stock, soit au niveau de sa capturabilité, soit au niveau de ces deux entités à la fois. On a développé ces modèles d'abord à partir du modèle linéaire de Schaefer, ensuite à partir du modèle exponentiel de Fox. Le modèle généralisé de Pella et Tomlinson n'a été utilisé comme point de départ que dans un seul cas. Les limites de ces types de modèles ont été envisagées, en particulier celles liées à la diminution du nombre de degrés de liberté et au risque d'obtenir de bons ajustements dus seulement au hasard, s'ils sont sélectionnés après une recherche exhaustive et totalement empirique parmi plusieurs variables et formules explicatives. Lorsque le stock n'est pas en équilibre (situations de transition), les cas les plus favorables à ces types de modèles sont fournis par les espèces à vie courte, ou dont la phase critique d'influence de l'environnement est relativement brève. De plus, les fluctuations inter-annuelles de l'environnement devront présenter une période de durée moyenne (suffisamment courte par rapport à la série de données, suffisamment longue par rapport à la durée de la phase critique et à celle de la phase exploitée). Dans ces conditions, les modèles permettent d'interpréter correctement le passé d'une pêcherie et, en particulier, les effondrements du stock pouvant survenir sans augmentation sensible de l'effort de pêche nominal. Parfois, cet outil peut permettre de gérer efficacement la pêcherie, pour peu que le phénomène climatique agisse uniquement au cours des années précédant l'exploitation, ou que l'on soit capable de le prévoir à moyen terme.

ABSTRACT

Conventional surplus production models are not suitable for certain stocks, because the fishing effort variations explain only a small part of the total variability of annual catches. Often the residual variability originates from the influence of climatic phenomenon, which affects either the abundance, or the catchability of the stock from one year to the next. Therefore, in this paper one (sometimes two) additional environmental variables has been inserted into the conventional models in order to improve their accuracy. This variable appears in simple formulae, either at the level of the stock abundance, or at the level of the catchability coefficient, or at both levels. These models have been developed from Schaefer's linear production model, and from Fox's exponential model. The generalised

production model (Pella and Tomlinson) has been used as a starting point only in one case. The limitations of these kinds of models have been considered, especially those related first to the decrease in number of degrees of freedom and secondly in getting good fittings between predicted and observed values due only to chance if they are selected after an exhaustive and fully empirical procedure of research, among many variables and formulas. When the stock is not under equilibrium (transitional state), the most favourable cases are obtained with the short-life species, or when the critical period of the environmental influence is relatively short. In addition its inter-annual fluctuations should show a mean time period (short enough according to the data set length, long enough according to the critical period length and to the length of the exploited stage). Under these conditions, the models allow for a fairly good interpretation of fishery history, particularly when a stock collapses unexpectedly without any appreciable increase in the nominal fishing effort. These models can also provide a useful tool for the efficient management of a fishery, in those instance where climatic phenomena can be forecast, or when their influence is restricted to the year(s) preceding exploitation.

INTRODUCTION

On distingue classiquement deux grandes familles de modèles de production permettant de décrire, et si possible de prévoir, l'évolution des captures d'un stock exploité: les modèles globaux (ou synthétiques) et les modèles structuraux (ou analytiques). Les premiers ne prennent en compte qu'une seule variable explicative: l'effort de pêche exercé sur le stock. Il s'agit du modèle de base linéaire, dit de Schaefer (Graham, 1935; Schaefer, 1954), duquel sont dérivés deux autres modèles très connus: le modèle exponentiel (Garrod, 1969 ; Fox, 1970) et le modèle généralisé de Pella et Tomlinson (1969). Ces modèles ont fait l'objet de nombreuses critiques et adaptations afin d'améliorer les ajustements, particulièrement en situation de non-équilibre de la pêcherie ou lors d'existence de délais de réponse du stock (Schaefer, 1957; Gulland, 1969; Fox, 1975; Walter, 1973, 1975, 1986; Schnute, 1977; Fletcher, 1978; Rivard et Bledsoe, 1978; Uhler, 1979; Walter, 1986).

Dans ces modèles, la variabilité non liée à la pêche est considérée comme un bruit de fond, que l'on suppose aléatoire. Certains modèles élaborés plus récemment comportent une variable aléatoire qui a pour but de simuler ce bruit de fond. Ces modèles sont alors dits stochastiques (voir par exemple Doubleday, 1976).

Par ailleurs, des relations entre les fluctuations de l'environnement et l'abondance ou la disponibilité des

stocks ont été mises en évidence dans de nombreuses occasions, et ont parfois été quantifiées. On en trouvera des exemples dans les travaux de synthèse tels que ceux publiés ou édités par Saville (1980), Le Guen et Chevallier (1983), Sharp et Csirke (1983) ou Csirke et Sharp (1983).

Nous n'avons cependant pas relevé dans la littérature l'utilisation de modèles de production synthétiques et déterministes prenant en considération, à la fois l'effet de l'effort de pêche f , et celui d'une variable V liée à l'environnement. Bien que cette approche ait été suggérée depuis longtemps (Dickie, 1973), seuls Griffin *et al.* (1976) ont, à notre connaissance, utilisé une relation empirique reliant les captures Y de crevettes à l'effort de pêche et au débit des fleuves, du type:

$$Y = aV^b (1-c^f)$$

où a , b et c sont des constantes. Ce type de relation ne peut s'appliquer que sur un court intervalle de variation de l'effort, en-deçà de l'optimum (ou pour un recrutement indépendant de f), puisque Y est une fonction croissante et asymptotique selon f . Pourtant, comme nous le verrons, les bases théoriques de tels modèles figurent implicitement dans bon nombre de travaux d'écologie terrestre ou aquatique, où sont étudiés les effets des changements d'habitat sur une population donnée. Dans le cadre de l'approche analytique, en revanche, divers auteurs (Nelson *et al.*, 1977; Loucks et Sutcliffe, 1978; Parrish et Mac Call, 1978) ont introduit des variables hydroclimatiques dans les modèles de production structuraux usuels, mais ceux-ci nécessitent toujours des connaissances fines et quantitatives sur la totalité, ou partie, du cycle biologique de la population étudiée (mortalité naturelle, recrutement, structures démographiques, croissance, reproduction). On rencontre le même type de difficulté lorsque l'on utilise les modèles de simulation portant sur l'ensemble des biomasses de l'écosystème (Laevastu et Larkins, 1981).

Dans un article antérieur, nous avons effectué une modélisation de la pêcherie de sardinelles du Sénégal, en appliquant empiriquement un modèle de production global exponentiel, auquel nous avons intégré un indice d'upwelling (Fréon, 1983). L'objectif de cet article est de développer les bases théoriques de ce type de modèle. On distinguera deux modalités d'action de l'environnement, que l'on attribuera ici à des variations hydroclimatiques: effet sur la production du stock, ou sur la capturabilité des individus qui le constituent. Dans chacun de ces deux cas, on étudiera les trois grands groupes de modèles globaux: linéaire, exponentiel et généralisé. On envisagera ensuite le cas où l'action du phénomène hydroclimatique se situe à la fois sur la production et sur la capturabilité.

MODALITÉ D'ACTION D'UNE VARIABLE CLIMATIQUE SUR UN STOCK

Définitions

On entendra ici par variable climatique un quelconque élément de l'environnement capable de fournir un in-

dice, direct ou indirect, sur un phénomène naturel influençant les captures réalisables sur un stock. Il peut s'agir, pour ne citer que quelques exemples, de la température (de l'air ou de l'eau), la salinité, la force des vents, la turbidité, l'intensité et la direction des courants, l'ensoleillement, la pluviométrie, le débit des fleuves, etc. On remarquera que, dans certains cas, une même variable climatologique pourra avoir des incidences à divers niveaux, parfois d'effets opposés. Le cas du vent est exemplaire à ce sujet: il peut être un indice d'upwelling (on utilisera alors le carré d'une composante directionnelle) et aura un effet bénéfique sur l'abondance, mais il est aussi un indice de turbulence (on utilisera alors le cube des vecteurs de vents, indépendamment de leur direction) et peut avoir, à d'autres périodes ou sur d'autres stocks, un effet négatif sur la reproduction (Sharp, 1980; Fréon, 1984; Parrish *et al.*, 1984), ainsi qu'un effet négatif sur la capturabilité.

Notons enfin que, dans certains cas, la variable climatique pourra être observée dans un lieu géographique très éloigné de l'aire de répartition du stock étudié, en raison de l'existence d'interactions (certains diront de caprices) hydroclimatiques complexes (Wyrski, 1973). Dans le même ordre d'idée, des décalages temporels, voire spatio-temporels, peuvent être observés entre les fluctuations de la variable climatique et ses effets directs ou indirects sur le stock.

Les termes de capturabilité, accessibilité, vulnérabilité et disponibilité recouvrent des significations sensiblement différentes selon les auteurs. Nous retiendrons ici les définitions données par Laurec et Le Guen (1981):

- l'accessibilité correspond à la présence physique des animaux sur les lieux de pêche,
- la vulnérabilité dépend des interactions in situ entre engin et animaux: elle est souvent liée à des problèmes de comportement,
- la disponibilité est la conjugaison des deux phénomènes précédents,
- la capturabilité q est la probabilité, pour un individu pris au hasard dans un ensemble, d'être capturé par une unité de pêche. C'est donc une mesure de la disponibilité.

La production et l'abondance d'un stock seront ici implicitement exprimées en poids, ce qui sous-entend qu'elles seront fonction du nombre d'individus et de leur poids moyen. Pour les autres éléments des modèles de production on retiendra la notation suivante, empruntée à Ricker (1975) pour l'essentiel:

- B : biomasse du stock à un instant donné
- B_j : biomasse moyenne annuelle
- B_∞ : biomasse maximale que peut supporter l'environnement (K dans les modèles d'écologie terrestre)
- k : constante du taux d'accroissement de la biomasse (r dans les modèles d'écologie terrestre)
- t : le temps, conventionnellement exprimé en années
- F : mortalité instantanée par pêche
- f : effort de pêche annuel, standardisé pour être proportionnel à F : $F = qf$
- Y_j : captures en poids de l'année i
- \hat{Y}_j : captures annuelles prédites par le modèle

- U_j : moyenne annuelle de la prise par unité d'effort (ou PUE dans le texte)
- B_e, f_e, Y_e et U_e : correspondent respectivement à B, f, Y et U lorsque le stock est en équilibre
- Y_{max} : production maximale équilibrée du stock
- f_{opt} : effort de pêche «optimal», permettant d'atteindre Y_{max}
- U_{opt} : prise par unité d'effort «optimale».
- ϵ : résidu d'un ajustement
- e : base des logarithmes naturels

Relations retenues

Modèle linéaire. Les modèles de production synthétiques linéaires sont basés sur la description de l'évolution du taux d'accroissement relatif instantané de la biomasse par la courbe logistique; en l'absence d'exploitation:

$$\frac{dB}{dt} \frac{1}{B} = k \frac{B_\infty - B}{B_\infty} = k \left(1 - \frac{B}{B_\infty} \right) \quad (1)$$

Divers auteurs, travaillant sur le milieu terrestre, ont envisagé l'effet d'un changement du type d'habitat, dans le temps ou dans l'espace, sur cette relation. On en trouvera une synthèse dans les travaux de Mac Call (1984). L'effet du changement d'habitat peut être traduit de trois façons théoriques distinctes au niveau de la relation (1): soit un effet sur B_∞ uniquement (fig. 1a), soit sur k uniquement (fig. 1b), soit sur ces deux paramètres à la fois. Bien que les modèles globaux se résument à une «boîte noire» dans laquelle ne sont pas discernables les effets des différents facteurs à divers stades du cycle de vie, on notera que, de façon très schématique, les variations de B_∞ peuvent être reliées à celles du recrutement, et celles de k à des variations de croissance et de la mortalité après le recrutement. Après avoir analysé en détail les avantages et inconvénients de chacune des trois méthodes, Mac Call (1984) conclut que la dernière est la plus appropriée, particulièrement lorsque l'on retient la solution qui consiste à fixer une pente constante à la relation (1), qui peut alors s'écrire (fig. 1c):

$$\frac{dB}{dt} \frac{1}{B} = k - hB \quad (2)$$

où k garde sa signification, h étant la pente constante du taux relatif d'accroissement instantané. Dans ces conditions, on remarquera que pour retrouver l'expression (1), on doit avoir: $h = k/B_\infty = cte$, et que h correspond au k de Schaefer (1954), que cet auteur considérait déjà comme une constante.

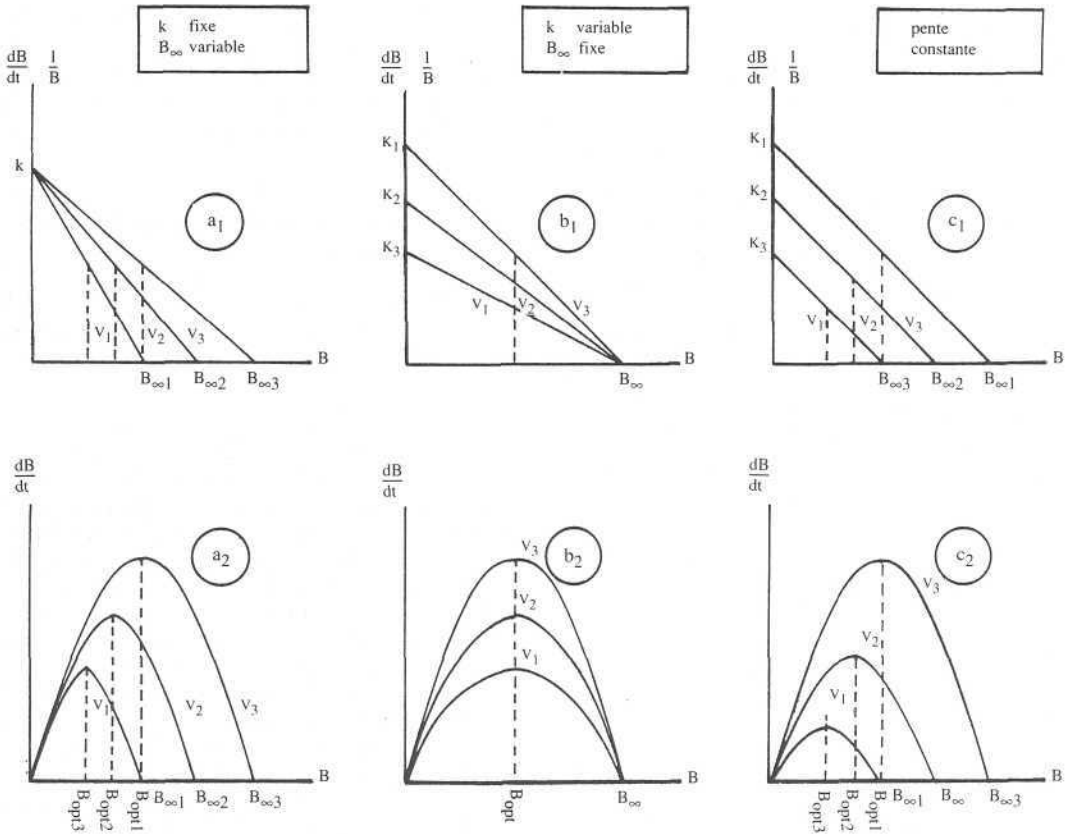
En suivant le raisonnement habituel, qui consiste à considérer que les variations de la biomasse exploitée résultent de la conjugaison des variations naturelles et du prélèvement qfB lié à la pêche, on obtient l'équation de base du modèle dit de Schaefer:

$$\frac{dB}{dt} = kB - hB^2 - qfB = hB(B_\infty - B) - qfB \quad (3)$$

Les phénomènes hydroclimatiques, selon cette formulation, ne peuvent intervenir qu'à deux niveaux: sur q si

Fig. 1

Comparaison graphique de trois types d'effets de l'environnement sur la relation entre le taux d'accroissement de la biomasse (relatif = a_1, b_1, c_1 et absolu = a_2, b_2, c_2) et la biomasse dans les modèles linéaires pour trois valeurs (V_1, V_2 et V_3) d'une variable climatique V .



capturabilité varie, ou bien sur le couple $k-B_{\infty}$ (le rapport de ces deux grandeurs étant constant), s'il s'agit de variations naturelles d'abondance. Dans ce deuxième cas, afin de faciliter l'exposé, on a généralement choisi de ne retenir que les formules faisant apparaître B_{∞} et h , et de faire varier B_{∞} en fonction de l'environnement. Mais on gardera à l'esprit qu'à toute variation de B_{∞} correspond une variation simultanée de k , et qu'un choix opposé aurait conduit à des formules équivalentes. On notera $g(V)$ la fonction mathématique reliant une variable climatique V à B_{∞} et $y(V)$ celle reliant q à V .

Le modèle de Schaefer suppose que, si le stock est en état d'équilibre, l'accroissement de la biomasse est nul, ce qui peut être obtenu à partir de l'équation (3) si:

$$B_e = B_{\infty} - qf/h = g(V) - y(V)f/h \quad (4)$$

d'où l'on obtient:

$$U_e = qB_e = qB_{\infty} - q^2 f/h = y(V)g(V) - y^2(V)f/h \quad (5)$$

$$Y_e = fU_e = qB_{\infty}f - q^2 f^2/h = y(V)g(V)f - y^2(V)f^2/h \quad (6)$$

On obtient f_{opt} en cherchant la valeur de f qui annule la dérivée de cette dernière équation. Soit:

$$f_{opt} = B_{\infty} h/2q = g(V) h/2 y(V) \quad (7)$$

$$d'où \quad U_{opt} = qB_{\infty}/2 = y(V)g(V)/2 \quad (8)$$

$$et \quad Y_{max} = B_{\infty}^2 h/4 = g^2(V) h/4 \quad (9)$$

Modèle exponentiel. Le modèle exponentiel décrit par Garrod (1969) et Fox (1970) suppose que:

$$\frac{dB}{dt} = k (\log_e B_{\infty} - \log_e B) \quad (10)$$

Dans cette formulation, qui n'est pas directement comparable à l'équation (1), si l'on veut obtenir comme précédemment une pente constante, on doit fixer k et supposer que $B_{\infty} = g(V)$. Si l'on veut appliquer une formulation similaire à celle des modèles linéaires (et compatible avec celle du modèle généralisé), on doit écrire:

(11)

$$\frac{dB}{dt} = \frac{k(\log_e B_{\infty} - \log_e B)}{\log_e B_{\infty}} = k - h \log_e B = h(\log_e B_{\infty} - \log_e B)$$

et supposer que h est une constante telle que:

$$h = k/\log_e B_{\infty}$$

En suivant les développements de Fox (1970), on obtient alors à l'équilibre (fig. 3b):

$$U_e = qB_{\infty} e^{-qf/h} = y(V)g(V) e^{-y(V)f/h} \quad (12)$$

$$f_{opt} = h/q = h/y(V) \quad (13)$$

$$U_{opt} = qB_{\infty}/e = y(V)g(V)/e \quad (14)$$

$$Y_{max} = B_{\infty} h/e = g(V) h/e \quad (15)$$

Il est à noter que, du fait des propriétés des logarithmes,

ces modèles procurent une valeur unique de f_{opt} , indépendante de la variable V (contrairement aux modèles linéaires précédents) et l'extinction théorique du stock est obtenue lorsque f tend vers l'infini, quel que soit V . Ils sont en fait comparables au cas où, dans la relation linéaire (1), k serait fixe et seul B_{∞} varierait. On obtiendrait ici aussi des valeurs uniques pour f_{opt} et pour le point d'extinction. Ceci nous a amené à développer d'autres formulations pour palier cet inconvénient.

Modèle généralisé. L'équation de base du modèle généralisé (Pella et Tomlinson, 1969) peut s'écrire (Ricker, 1975):

$$B_e = \left(B_{\infty}^{m-1} + \frac{qf}{h} \right)^{1/(m-1)} \quad (16)$$

si l'on pose: $B_{\infty}^{m-1} = k/h$

En suivant la méthode appliquée dans le cas du modèle linéaire on obtient:

$$U_e = [((g(V) y(V))^{m-1} + \frac{y(V)^m}{h}) f]^{1/(m-1)} \quad (17)$$

Fonctions $g(V)$ et $y(V)$

On peut envisager une infinité de fonctions mathématiques reliant une variable climatique quelconque V à B_{∞} ou à la capturabilité, telles que $B_{\infty} = g(V)$ ou $q = y(V)$. Nous ne retiendrons ici que quatre types de relations, dérivées d'une seule fonction extrêmement «flexible», qui en elle-même ne sera utilisée que comme outil de calcul:

$$g(V) \text{ ou } y(V) = a + b V^c \quad (18)$$

Les quatre relations dérivées sont les cas particuliers où:

$$- a = 0; b = 0 \text{ et } c = 1 \quad \text{soit: } bV \quad (18.I)$$

$$- a = 0; b = 1; c \neq 0 \text{ et } c \neq 1 \quad \text{soit: } V^c \quad (18.II)$$

$$- a \neq 0; b \neq 0 \text{ et } c = 1 \quad \text{soit: } a + bV \quad (18.III)$$

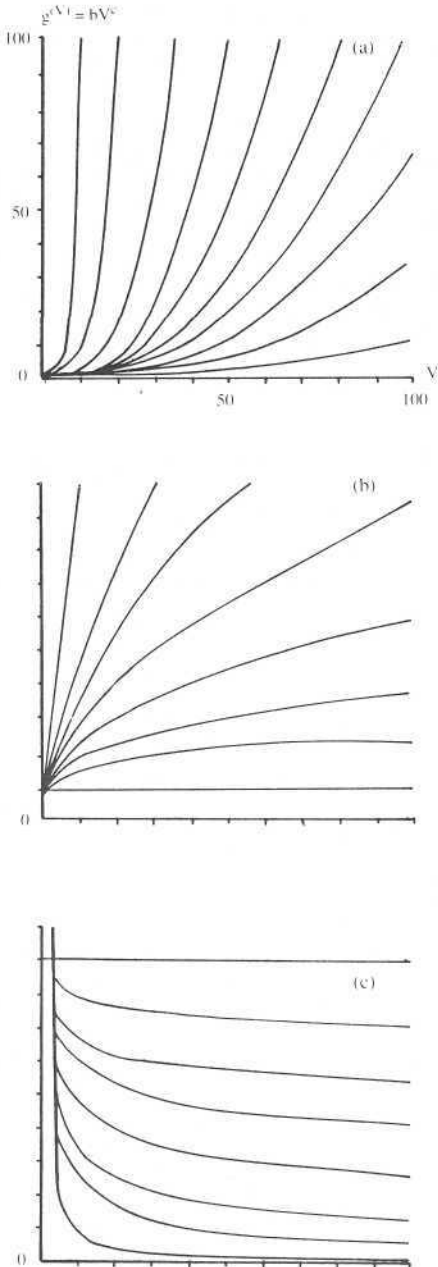
$$- a = 0; b \neq 0 \text{ et } c \neq 1 \quad \text{soit: } bV^c \quad (18.IV)$$

Cette dernière relation (18.IV) reste très flexible et permet de couvrir de façon satisfaisante la plupart des cas, lorsque l'on ne s'intéresse qu'au domaine où $g(V)$ est positive et monotone (fig. 2). Mac Call (in: Fox, 1974) l'avait proposée le premier pour relier q à la biomasse. On notera cependant que cette fonction présente l'inconvénient de s'annuler lorsque $V=0$. Si l'on utilise une variable hydroclimatique susceptible de prendre en pratique une valeur moyenne annuelle proche de zéro, on utilisera donc de préférence la relation linéaire (18.III), ou l'on transformera V au préalable par une translation linéaire. Il est en effet difficile de concevoir que B_{∞} ou q puissent être nuls dans des conditions naturelles. Par ailleurs, il est des cas où $g(V)$ n'est plus monotone et doit présenter un maximum dans l'intervalle d'observation, si V présente une plage optimum au-dessous et au-dessus de laquelle l'environnement est défavorable. On pourra alors utiliser par exemple la

Fig. 2

Exemples de domaines couverts par la fonction $g(V) + bV^c$ pour V et $g(V) > 0$.

- a) $b = 0,001$ et $C > 1$;
- b) $b = 10$ et $0 < C < 1$;
- c) $b = 90$ et $C < 0$;



fonction parabolique:

$$g(V) \text{ ou } y(V) = aV - bV^2 \quad (19)$$

ou la fonction utilisée par Ricker pour la relation stock-recrutement:

$$g(V) \text{ ou } y(V) = aVe^{-bV}$$

Ces cas plus complexes ne seront envisagés que pour certains modèles.

Les valeurs des paramètres a , b et c (ou de paramètres globaux p_i , les regroupant avec d'autres paramètres) seront déterminées par ajustement des modèles aux données observées. Tous les modèles présentés peuvent bien sûr s'utiliser en employant une transformation mathématique préalable de la variable V , à condition que cela se justifie par des connaissances reliant cette variable (vitesse du vent par exemple) au phénomène responsable des variations d'abondance ou de capturabilité (upwelling, turbulence). Rappelons que, comme le soulignent Bakun et Parrish (1980), le choix de la variable à incorporer dans un modèle doit être autant que possible effectué sur des critères déterministes et non empiriques. Ajoutons qu'il en est de même pour les transformations mathématiques autre que la translation linéaire (puissance, logarithme, exponentielle, etc.) que l'on choisira d'effectuer sur la variable hydroclimatique, et qu'il serait même souhaitable de pouvoir choisir objectivement la fonction $g(V)$ ou $y(V)$ s'adaptant le mieux au cas traité.

Nos connaissances des phénomènes biologiques et hydroclimatiques nous empêchent généralement d'aller aussi loin et l'on sera contraint, dans la plupart des cas, à adopter un ajustement global, les données, ne permettant généralement pas de séparer de visu l'effet de l'effort de pêche de celui du phénomène hydroclimatique. On voit cependant l'intérêt immédiat qu'offre le simple fait de décider si, dans la relation (18), l'ordonnée à l'origine doit ou non être nulle ou si l'exposant c peut être considéré égal à 1: cela permet de réduire le nombre de paramètres et donc de diminuer l'intervalle de confiance de ceux-ci. Les modèles conduisant à un nombre total de paramètres supérieur à quatre ne seront pas développés car, appliqués à un nombre d'années d'observation toujours réduit, le nombre de degrés de liberté serait trop faible.

PHÉNOMÈNE HYDROCLIMATIQUE AFFECTANT L'ABONDANCE DU STOCK

Modèle linéaire

Considérons un stock dans des conditions d'équilibre, non seulement avec la pêche, mais aussi avec l'environnement. Si l'on suppose que la capturabilité q est constante et si l'on retient l'expression (18.IV) pour exprimer $g(V)$, l'équation (5) sera de la forme:

$$U_e = bqV^c - q^2f/h$$

soit, en regroupant les facteurs constants:

$$U_e = p_1 V^{p_2} - p_3 f \quad (20)$$

où p_1 , p_2 et p_3 sont des paramètres fixes pour un stock et

une pêche donnée. A partir des relations (7), (8) et (9), on peut obtenir les valeurs de f_{opt} , U_{opt} et Y_{max} . On en déduira aussi les cas correspondant à d'autres expressions de $g(V)$, y compris le cas où cette fonction est non monotone (tab. 1). On remarquera que pour $g(V)$ linéaire, on retrouve la formulation de l'un des modèles proposés pour la pêche sardinière sénégalaise (Fréon, 1983).

Les figures résultant de ces nouveaux modèles se présentent donc en trois dimensions, f_{opt} , Y_{max} et U_{opt} n'ont plus une valeur unique, comme dans les modèles traditionnels, mais sont des fonctions de la variable hydroclimatique V (fig. 3a).

Modèle exponentiel

En appliquant le même raisonnement que précédemment, on obtient à partir des relations (12) à (15) divers modèles exposés au tableau 1. On voit que dans tous les cas f_{opt} est indépendant de $g(V)$. Aussi, bien que ce type de modèle multiplicatif ait été envisagé pour la pêche sardinière sénégalaise (Fréon, 1983), nous lui avons préféré un autre modèle, de type exponentiel additif (fig. 4a):

$$U_e = a e^{-af} + bV + c \quad (21)$$

qui est de la forme: $U_e = U_{\infty} + a - a e^{-af}$

si l'on considère que $U_{\infty} = bV + c - a$ (ceci afin que, lorsque $f = 0$, on obtienne bien: $U_e = U_{\infty}$).

Les valeurs f_{opt} , Y_{max} et U_{opt} n'ont pas de solution analytique, mais on peut les déterminer facilement par itération ou par méthode graphique. On vérifie qu'ici Y_{max} est toujours une fonction de V .

Si l'on considère le même type de modèle avec $U_{\infty} = bV^c - a$, on obtient à l'équilibre:

$$U_e = p_1 V^{p_2} - p_3 e^{-p_4 f} \quad (22)$$

On remarquera cependant que ces modèles de type additif peuvent présenter la particularité de procurer des courbes de capture croissant vers l'infini lorsque l'effort augmente, aux forts niveaux de la variable climatique. Cet inconvénient peut être éliminé en imposant une valeur «raisonnable» au paramètre a (ou aux paramètres b et c). On rejoint ici le problème de la détermination a priori de la valeur de m dans le modèle généralisé (Pella et Tomlinson, 1969).

Afin de donner au modèle exponentiel multiplicatif des propriétés comparables à celles du modèle linéaire lorsque V varie, une autre solution consiste à faire agir cette variable sur k et sur B_{∞} indépendamment, dans l'expression (10). Si l'on retient le cas simple où:

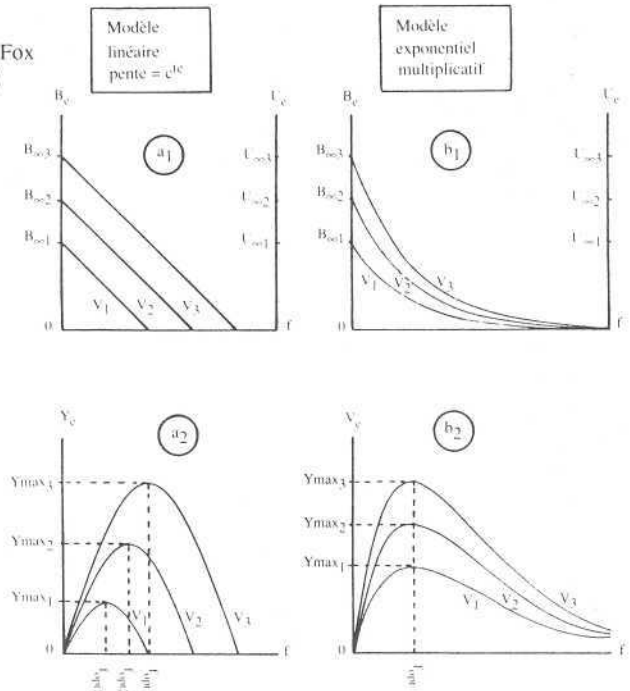
$$B_{\infty} = g(V) = bV^c \text{ et } k = g'(V) = b^*V^{c^*}$$

on obtient: $U_e = qbV^c e^{-qfV^{-c}/b^*}$

qui est de la forme: $U_e = p_1 V^{p_2} e^{-p_4 f V^{p_3}}$ (23)

Fig. 3

Modèles de production linéaire type Schaefer (1954) (a_1 et a_2) et exponentiel multiplicatif type Fox (1970) (b_1 et b_2), pour trois valeurs (V_1, V_2 et V_3) d'une variable climatique V agissant sur la production ($B_{\infty} = g(V)$).



d'où: $f_{opt} = 1 / p_4 VP_3$

$U_{opt} = p_1 VP_2 / e$

$Y_{max} = p_1 VP_2 - P_3 / p_4 e$

Si l'on veut voir ce modèle conserver des propriétés comparables à celles du modèle linéaire (20), on doit obtenir des valeurs de p_2 et p_3 de signes opposés et différentes de zéro lors de l'ajustement (fig. 4b). Sinon il faut, soit effectuer un ajustement sous contrainte (exemple les logiciels PAR ou P3R (Dixon et Brown, 1979) disponibles dans la bibliothèque BMDP), soit utiliser les modèles précédents (tels que (21) ou (22)), soit encore d'autres types de modèles exposés ci-dessous si l'on suppose que les valeurs d'ajustement obtenues traduisent une action du phénomène climatique à la fois sur l'abondance et sur la capturabilité, ou seulement sur la capturabilité.

Modèle généralisé

On n'envisage ici que le cas où $B_{\infty} = bV^c$, afin de limiter à quatre le nombre de paramètres du modèle. En suivant la méthode appliquée dans le cas du modèle linéaire on obtient:

$$U_c = [(bV^c q)^{m-1} + \frac{q^m}{h} f]^{1/(m-1)}$$

En conservant la même notation pour m (qui gardera la

même signification que dans le modèle de base), on peut écrire:

$$U_c = [(p_1 V^{P_2}) + p_3 f]^{1/(m-1)} \tag{24}$$

Si $m = 2$, on retrouve l'équation du modèle linéaire correspondant. Les valeurs de f_{opt} , Y_{max} et U_{opt} sont indiquées au tableau 1.

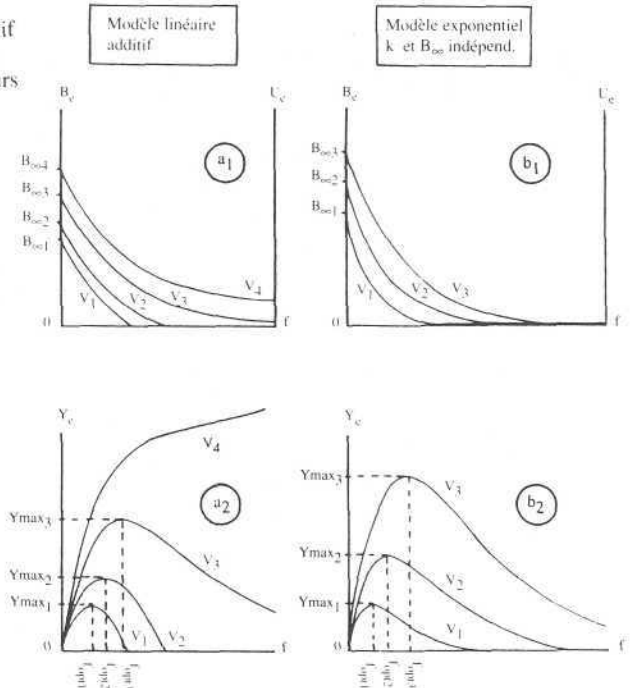
PHÉNOMÈNES HYDROCLIMATIQUES AFFECTANT LA CAPTURABILITÉ

Généralités

La capturabilité q peut être affectée par les phénomènes hydroclimatiques au niveau de l'une ou l'autre de ses deux composantes: l'accessibilité ou la vulnérabilité. Ainsi, pour ne citer que quelques exemples, dans une pêcherie donnée, les déplacements des masses d'eau peuvent induire des migrations parallèles ou perpendiculaires à la côte, qui affecteront l'accessibilité du stock, particulièrement si l'on est en présence d'embarcations à faible rayon d'action. Par ailleurs, la turbidité de l'eau pourra augmenter la vulnérabilité du poisson à certains types d'engins de pêche (filets maillants, chaluts) ou, au contraire, la diminuer (pêche au lamparo). L'état de la mer (houle, clapot) peut, dans le cas de la pêche à la senne tournante, diminuer la vulnérabilité (détection à vue des bancs difficile, manoeuvres du filet plus lentes, etc.). Rappelons que le cas où q varie en fonction de l'abondance du stock a déjà fait l'objet d'une adaptation du modèle généralisé (Fox, 1974). On

Fig. 4

Modèles de production exponentiels de type additif (a_1 et a_2) et multiplicatif avec k et B_{∞} variables et indépendants (b_1 et b_2), pour trois ou quatre valeurs (V_1, V_2, V_3 et V_4) d'une variable climatique V agissant sur la production (B_{∞} et $k = g(V)$).



soulignera enfin le risque de voir q diminuer lorsque f augmente, en raison de la compétition locale entre unités de pêche.

Modèle linéaire

Si, dans l'équation (5) du modèle de Schaefer, on suppose que B_∞ est constant et que l'on remplace q par l'expression (18.IV), on obtient à l'équilibre (fig. 5a):

$$U_c = bV^c B_\infty - b^2 V^{2c} f/h$$

soit, en regroupant les facteurs constants:

$$U_c = p_1 V^{p_2} - p_3 V^{2p_2} f \quad (25)$$

A partir des relations (7) à (9) on obtiendra les valeurs correspondant à U_{opt} , f_{opt} et Y_{max} . De même, d'autres expressions de $y(V)$ peuvent être envisagées (tab. 2). Dans tous les cas on vérifie bien que Y_{max} est indépendant de V (fig. 5a).

Modèle exponentiel

La procédure précédente a été appliquée également au modèle exponentiel (tab. 2; fig. 5b). Dans le cas où $y(V)$ est représenté par l'expression (18.IV), on obtient:

$$U_c = p_1 V^{p_2} e^{-p_3 V^{p_2} f} \quad (26)$$

On remarque de nouveau que Y_{max} est toujours indépendant de V . Le modèle généralisé ne sera pas développé dans ce cas, compte tenu du trop grand nombre de paramètres qu'il comporterait.

PHÉNOMÈNES HYDROCLIMATIQUES AFFECTANT À LA FOIS L'ABONDANCE ET LA CAPTURABILITÉ

Généralités

Il est des cas où il est vraisemblable que le phénomène hydroclimatique affecte à la fois l'abondance du stock et sa capturabilité. Ainsi, dans le cas du stock de *Sardinella aurita* de Côte-d'Ivoire, il semble que l'upwelling assure non seulement une plus grande abondance (densité et surtout aire de répartition du stock) mais augmente également la disponibilité (ORSTOM, 1976; COPACE, 1980 b). On est alors en droit d'introduire la variable hydroclimatique à deux niveaux dans les modèles: celui de B_∞ et celui de q .

Seul le cas de la relation (18.IV), appliquée à la fois à $g(V)$ et à $y(V)$, sera examiné, afin de limiter le nombre des paramètres. Cependant, on retiendra qu'il s'agit là d'une simplification, envisageable du fait de la grande flexibilité de la fonction (18.IV), mais qu'en théorie rien ne permet de supposer que $g(V)$ et $y(V)$ soient identiques. De même, on peut envisager des situations où la capturabilité et l'abondance dépendraient de deux phénomènes climatiques distincts, et introduire alors deux variables, V et V' , dans le modèle (voir l'exemple de la Côte d'Ivoire).

Modèle linéaire : $g(V)$ et $y(V) = bV^c$

Si l'on considère d'un part que: $B_\infty = g(V) = bV^c$
et d'autre part que: $q = y(V) = b'V^{c'}$

en suivant la procédure habituelle on obtient (fig. 6):

$$U_c = bb' V^{c+c'} - b^2 V^{2c} f/h$$

qui est la forme: $U_c = p_1 V^{p_2+p_3} - p_4 V^{2p_2} f$ (27)

Les valeurs caractéristiques de ce modèle et des modèles dérivés sont présentées au tableau 3. On remarque que si $p_3 = 0$, on retrouve le cas où V n'agit que sur B_∞ (modèle de base (20); tab. 1), et si $p_2 = 0$ on retrouve bien le modèle (25) où V n'agit que sur q .

A titre d'exemple, si $g(V)$ est de type parabolique (équation 19) on obtient:

$$U_c = (p_1 V^{1+p_2} - p_3 V^{2+p_2}) - p_4 V^{2p_2} f \quad (29)$$

Modèle exponentiel : $g(V)$ et $y(V) = bV^c$

Si, dans la formulation du modèle exponentiel de Fox (1970), on considère que $B_\infty = g(V) = bV^c$ et $q = y(V) = b'V^{c'}$, on obtient:

$$U_c = bb' V^{c+c'} e^{-b' V^{c'} f/h}$$

qui, après regroupement des facteurs constants, peut s'exprimer sous la même forme que l'expression (23). Il s'agit d'un modèle exponentiel multiplicatif en ce qui concerne l'effet de la variable hydroclimatique sur l'abondance. On ne développera pas ici de modèle additif, qui offrirait dans ce cas peu d'intérêt supplémentaire, compte tenu des larges possibilités d'ajustement du modèle présenté ci-dessus (fig. 7). On voit en particulier que lorsque $g(V)$ et $y(V)$ sont de signes opposés, on obtient des figures identiques à celles où V n'agirait que sur l'abondance. De même si $p_2 = p_3$ (ce qui revient à considérer que $c=0$), on retrouve une expression équivalente à celle obtenue lorsque l'on considère que V n'agit que sur la capturabilité (modèle (26); tab. 2). En définitive, on voit que le modèle exponentiel (23), tout comme le modèle linéaire (27), permet bien de répondre aux trois possibilités d'intervention de la variable V :

- sur l'abondance (B_∞ et k) uniquement si p_2 et p_3 sont de signes opposés et différents de zéro,
- sur la capturabilité uniquement si $p_2 = p_3$,
- sur l'abondance et sur la capturabilité lorsque p_2 et p_3 sont seulement différents de zéro.

Ceci montre que le seul examen des données annuelles de prise et d'effort de pêche ne permet pas de séparer le cas 1 du cas 3 lorsque, pour ce dernier, $g(V)$ et $y(V)$ sont de signes opposés. On doit alors fonder le choix du modèle sur des hypothèses ou analyser d'autres informations, en particulier à des échelles temporelles inférieures à l'année (étude du recrutement ou des variations spatio-temporelles de la capturabilité en fonction de V , à une échelle fine par analyse multivariée de séries chronologiques).

Le modèle généralisé correspondant au cas présent (action de V sur B_∞ et sur q) n'a pas été développé car il comporte six paramètres.

Fig. 5

Modèles de production linéaire ($a_1 \dots a_4$) et exponentiel ($b_1 \dots b_4$) pour trois valeurs (V_1, V_2 et V_3) d'une variable climatique V agissant sur la capturabilité ($q = y(V)$).

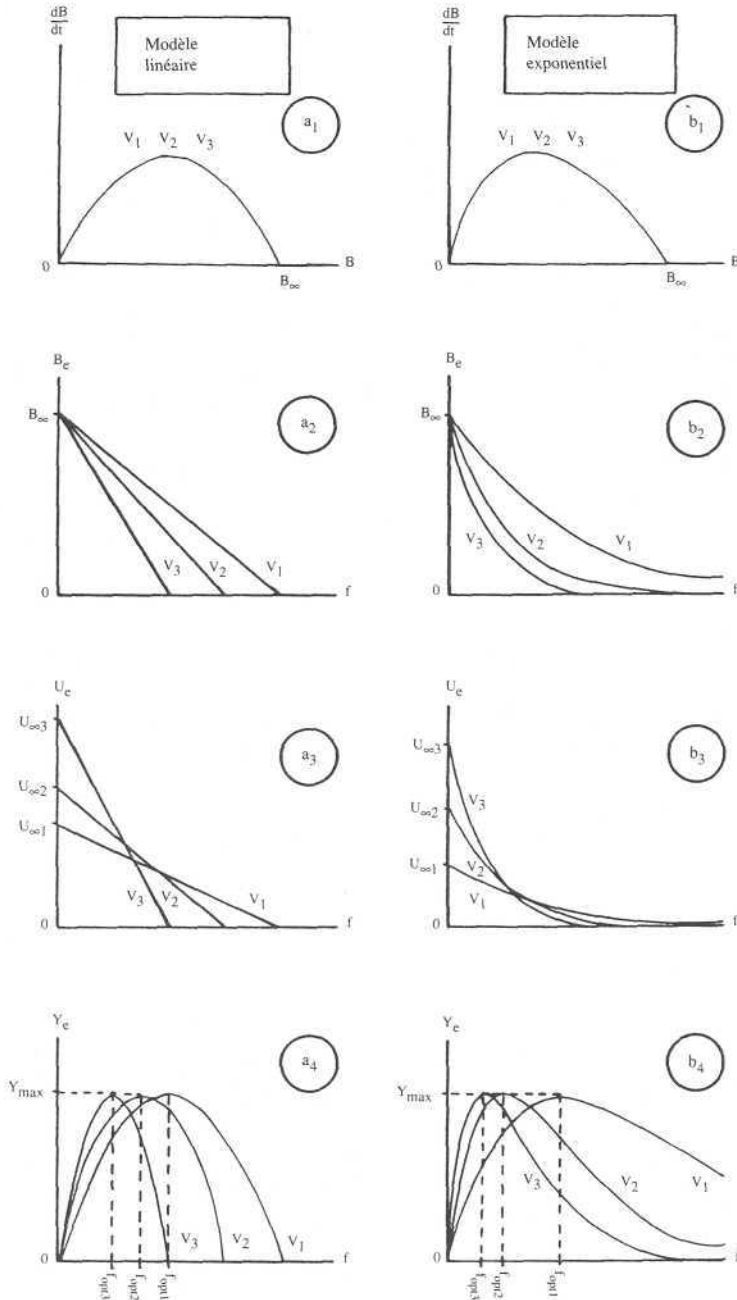


Fig. 6

Modèle de production linéaire pour trois valeurs (V_1 , V_2 et V_3) d'une variable climatique V agissant à la fois sur la production ($B_\infty = g(V)$) et sur la capturable ($q = y(V)$), selon que $g(V)$ et $y(V)$ varient dans le même sens (a_1, a_2 et a_3) ou en sens inverse (b_1, b_2 et b_3).

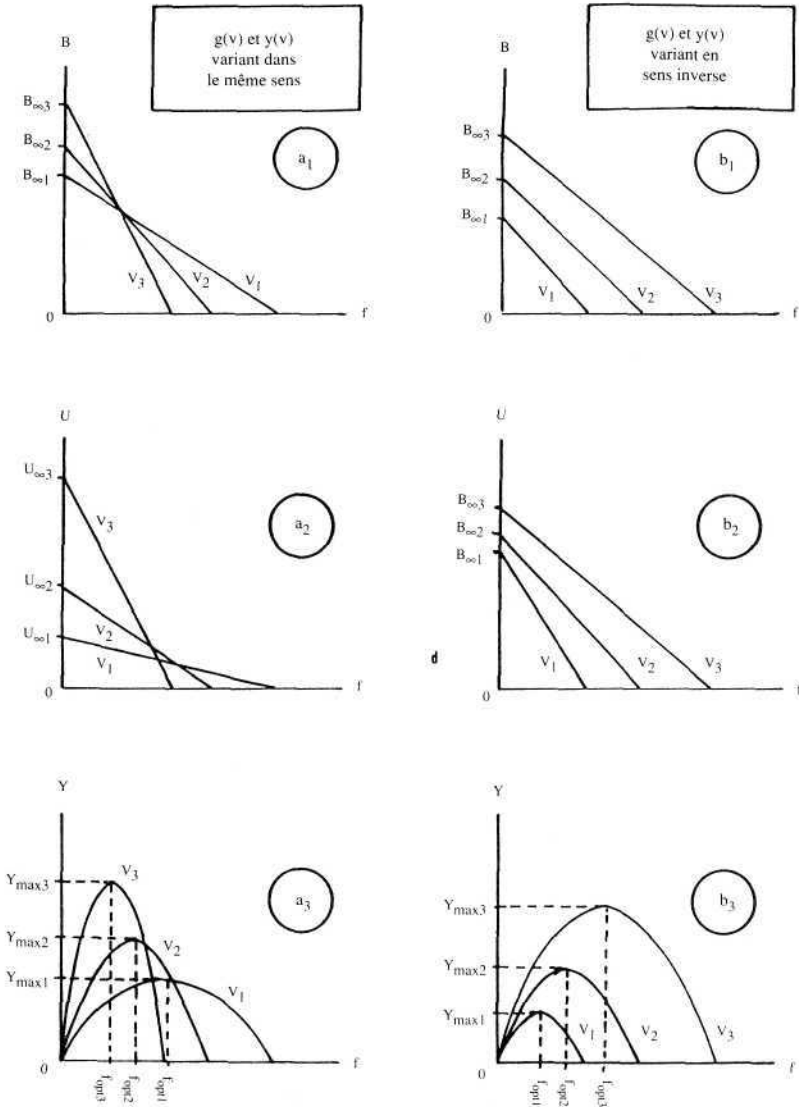
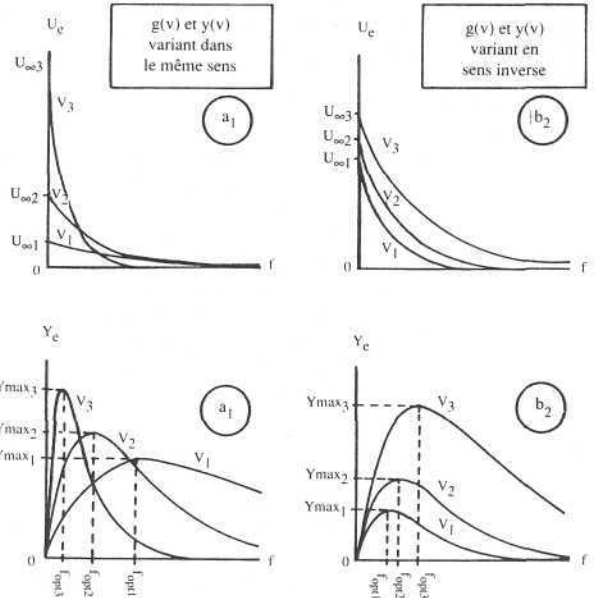


Fig. 7

Modèle de production exponentiel pour trois valeurs (V_1, V_2 et V_3) d'une variable climatique V agissant à la fois sur la production ($B_\infty = g(V)$) et sur la capturabilité ($q = y(V)$), selon que $g(V)$ et $y(V)$ varient dans le même sens (a_1 et a_2) ou en sens inverse (b_1 et b_2).



UTILISATION DES MODÈLES EN SITUATION DE TRANSITION

Généralités

Les formulations précédentes ont été effectuées en raisonnant sur des situations d'équilibre du stock, à divers niveaux stables de l'effort de pêche et de la variable climatique. Afin d'ajuster l'un de ces modèles aux données observées, on peut avoir recours à l'un des trois procédés habituels pour les modèles classiques (Fox, 1974), en les adaptant à notre cas où l'environnement produit aussi des situations de transition:

- sélectionner dans la série de données quelques périodes d'équilibre,
- relier les PUE de l'année i , d'une part à la moyenne des efforts de pêche des années i et antérieures (Gulland, 1969), et d'autre part à la moyenne des indices hydroclimatiques durant les années où l'environnement a pu agir sur l'abondance des classes d'âge capturées au cours de l'année i ,
- employer la méthode du calcul intégral pour prédire les situations de transition dues aux fluctuations de l'effort (Schaefer, 1957; Pella et Tomlinson, 1969; Rivard et Bledsoe, 1978) ou aux variations hydroclimatiques.

La première méthode est séduisante, mais elle est rarement utilisable, car il est peu fréquent d'observer des périodes où le niveau d'effort de pêche reste stable durant un laps de temps au moins équivalent à l'âge

maximal d'exploitation de l'espèce concernée. Dans le cas des modèles linéaires ou exponentiels classiques, deux points suffisent théoriquement pour déterminer les paramètres de la droite caractérisant la relation entre PUE et effort. Dans le cas des modèles incorporant une variable climatique, il est théoriquement nécessaire de disposer d'un minimum de trois à quatre points où l'effort de pêche et l'environnement soient stables. En pratique, compte tenu des incertitudes qui pèsent sur la formulation des modèles, un nombre de points plus élevé est fortement souhaitable. Cela n'exclut pas pour autant l'emploi de cette méthode, particulièrement en milieu tropical où beaucoup d'espèces ont une durée de vie relativement courte. L'exemple de la pêcherie sardinière sénégalaise est un cas extrême où l'on peut considérer que les sardinelles sont exploitées essentiellement entre les âges 8 et 18 mois, et que la relation stock-recrutement n'est pas pour l'instant prépondérante. De ce fait, les efforts de pêche annuels (et non des moyennes pluri-annuelles) peuvent être utilisés pour l'ajustement (Fréon, 1983a et 1983b) et l'on pourrait concevoir de n'utiliser aussi que les indices annuels d'upwelling, bien qu'une moyenne bi-annuelle semble plus indiquée dans cet exemple précis.

La deuxième méthode, dite méthode de Gulland ou d'approximation de l'état d'équilibre (dans le cas où seul l'effort de pêche est concerné), offre l'avantage d'une grande facilité d'emploi, bien qu'elle ne résolve pas nécessairement le problème de l'artefact lié à l'exis-

tence d'une corrélation intrinsèque entre les séries de PUE et d'efforts de pêche (Roff et Fairbairn, 1980). Elle a été modifiée par Fox (1974) qui propose d'employer une moyenne pondérée des efforts de pêche correspondant à la durée d'exploitation de l'espèce. Bien que cette méthode soit inapplicable aux cas où $g(V)$ et/ou $y(V)$ ne sont plus des fonctions monotones (fonction (19) par exemple), ou encore très éloignées de la linéarité, c'est celle que nous proposons d'adapter aux cas des modèles précédents, pour des raisons pragmatiques. En effet, la troisième méthode devient excessivement complexe dans le cadre de l'introduction d'une variable hydroclimatique, spécialement lorsque l'on considère une action sur la capturabilité. Fox (1975) ne lui trouvait pas d'avantages évidents sur les procédés précédents, il y a une dizaine d'années. Depuis, Fletcher (1978) a proposé une restructuration du modèle de Pella et Tomlinson (1969) qui réduit le nombre de paramètres à estimer. Cela a permis ensuite à Rivard et Bledsoe (1978) de proposer une nouvelle méthode d'estimation des paramètres en imposant des contraintes au modèle, en fonction de valeurs «raisonnables» de B_{∞} . La mise en oeuvre d'une telle procédure serait ici délicate puisque nos modèles sont déjà restructurés afin de réduire le nombre de paramètres, et que l'on a ici: $B_{\infty} = g(V)$ et/ou: $q = y(V)$.

S'il est vrai que la méthode de Gulland (1969), et celles qui en dérivent peuvent conduire à des biais ou à des erreurs importantes dans l'estimation des paramètres du modèle comme le soulignent Walter (1975), Schnute (1977) et Uhler (1980), les travaux de ce dernier auteur montrent que la meilleure estimation des paramètres au niveau statistique ne fournit pas nécessairement les meilleures estimations des valeurs de Y_{max} et f_{opt} , qui représentent pourtant les principaux objectifs des modèles globaux.

Situation de transition lorsque le phénomène hydroclimatique intervient sur l'abondance

L'approximation de l'état d'équilibre concernant l'action de l'environnement, lorsque celui-ci est instable, pose le problème de la connaissance du mécanisme d'intervention du phénomène hydroclimatique sur la production du stock. En effet, la démarche rationnelle voudrait que, pour le moins, on détermine précisément à quel âge de la cohorte l'action des variations de l'environnement se fait sentir sur la production de celle-ci. Schématiquement, quatre périodes d'action, ou phases critiques, sont envisageables:

- avant la naissance de la cohorte par action sur la fécondité du stock reproducteur;
- sur les premiers stades de vie, par action sur la fécondation, et/ou sur la mortalité naturelle des oeufs et larves;
- sur la phase de croissance rapide (qui, généralement correspond plus ou moins à la période de pré-recrutement) par action sur la vitesse de croissance individuelle et/ou sur la mortalité naturelle;
- sur la phase du post-recrutement, par action sur la

mortalité naturelle et/ou sur le facteur de condition, et secondairement sur la vitesse de croissance individuelle.

Ces quatre cas ne sont pas bien sûr exclusifs, en particulier les deux derniers qui sont similaires, et il sera souvent difficile de savoir lequel d'entre eux est prépondérant. Si l'on raisonne en terme d'importance relative potentielle, il est certain que les effets sur la vitesse de croissance individuelle et sur le facteur de condition seront toujours limités (inférieur à un ordre de magnitude), tandis que les effets au niveau du nombre de recrues (phases I et II) pourront être beaucoup plus importants (plusieurs ordres de magnitude), ce qui explique les nombreux efforts déployés pour étudier les déterminismes du recrutement. Cependant, pour un stock mal connu, ces considérations ne permettent pas de tirer des conclusions qui seraient hâtives, car la part de variabilité de l'abondance totale, explicable par l'environnement uniquement, sera souvent inférieure à un ordre de magnitude. Par ailleurs, on ne devra pas oublier que la mortalité naturelle après le recrutement - que l'on suppose habituellement constante, faute de pouvoir l'estimer- peut aussi jouer un rôle prépondérant.

Si l'on admet que l'effet d'une éventuelle relation stock-recrutement est déjà prise en compte par la formulation intrinsèque des modèles globaux, on peut supposer que, dans le premier cas, l'action des variations de l'environnement aura lieu essentiellement au cours des mois précédant la ponte. Si U_{ij} est la PUE de la dernière classe d'âge j entrant dans la pêcherie au cours de l'année i , et si la capturabilité est supposée constante d'une classe d'âge à l'autre, on aura pour n classes d'âge exploitées:

$$U_i = U_{ij} + U_{ij-1} + U_{ij-2} + \dots + U_{ij-n+1}$$

Dans le premier cas envisagé, on peut donc considérer que U_i sera fonction de la moyenne V_i des observations hydroclimatiques saisonnières au cours des années correspondant à la maturation sexuelle des stocks parentaux de chacune des principales cohortes représentées dans la pêcherie, ceci afin de pallier la situation de non équilibre. Si, pour simplifier la notation, on considère que la maturation sexuelle a lieu au cours de la même année que la ponte, on aura simplement (fig. 8a):

$$\bar{V}_i = \frac{V_{i-t_R} + V_{i-t_R+1} + \dots + V_i}{t - t_R + 1} \quad (30)$$

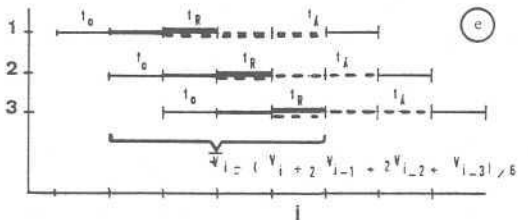
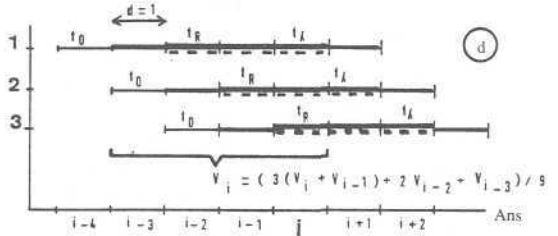
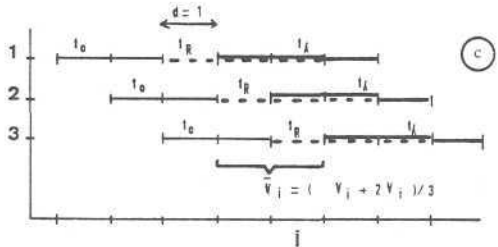
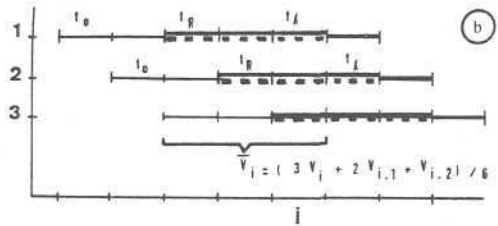
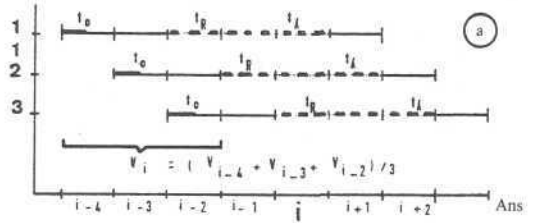
où t_R est l'âge moyen au recrutement et t l'âge moyen de la dernière classe d'âge exploitée de façon significative. L'idéal serait de pouvoir effectuer une pondération en fonction de l'importance relative moyenne de chacune des classes d'âge, mais l'information n'est pas toujours disponible (en particulier lorsque les données contraignent à l'utilisation des modèles globaux).

Le deuxième cas est similaire au premier: on utilisera ici les données climatique V_i de la période de reproduction.

Fig. 8

Schémas permettant de calculer la moyenne pondérée V des années où l'environnement influe sur les rendements U_i de l'année i , en fonction de diverses localisations temporelles (a, b,...e) de la phase critique (voir texte).

Cohortes



t_0 année de reproduction (p : ponte)
 t_R année de recrutement
 t_L dernière classe d'âge exploitée
 - - - phase exploitée
 — période d'action de l'environnement (phase critique)

Les deux derniers cas demandent un traitement distinct des précédents, dans la mesure où l'action de l'environnement peut s'exercer sur plusieurs années, ce qui suggère d'effectuer des pondérations. On peut alors appliquer un raisonnement analogue à celui de Fox (1975) concernant la pondération des efforts de pêche. Envisageons le cas le plus simple où l'effet de l'environnement se fait sentir tout au long de la phase du post-recrutement, en supposant que le recrutement a lieu au début de chaque saison de pêche annuelle (cas IV). Dans cette hypothèse, les rendements de la classe entrante U_{ij} dépendront de la valeur de la variable V_i au cours de la même année; les rendements de la classe d'âge antérieure, $U_{i,j-1}$, dépendront de V_i et de V_{i-1} et ainsi de suite (fig. 8b). Aussi, on peut écrire:

$$U_{ij} \sim g (V_i + V_{i+1} + \dots + V_{i-1R})$$

et $U_i \sim g (nV_i + (n-1)V_{i-1} + (n-2)V_{i-2} + \dots + V_{i-n+1})$

On appliquera donc à V_i la pondération suivante:

$$V_i = \frac{nV_i + (n-1)V_{i-1} + \dots + V_{i-n+1}}{n + (n-1) + \dots + 1} \quad (31)$$

Il est aisé de modifier cette formule pour l'appliquer au cas où l'effet de l'environnement débute d années après le recrutement. Il suffit, dans ce cas, de remplacer n par n-d dans la formule (31) (fig. 8c).

Dans le cas où l'effet de l'environnement débute d années avant le recrutement (fig. 8d), on démontre facilement que:

$$V_i = \frac{n(V_i + V_{i-1} + \dots + V_{i-d}) + (n-1)V_{i-d+1} + \dots + V_{i-n-d+1}}{n(d+1) + (n-1) + (n-2) + \dots + 1} \quad (32)$$

Dans le cas 3, si l'action de l'environnement se fait sentir durant plusieurs années puis s'interrompt, la pondération est tout aussi facile à calculer que dans les cas précédents, en particulier à l'aide d'un graphique (fig. 8e), mais elle se prête mal à une formulation générale simple. On retiendra donc la solution graphique.

Faute de connaître avec précision les périodes d'action des conditions hydroclimatiques sur la production, on utilisera une pondération empirique, en restant conscient des risques que cela comporte, en particulier lorsque l'on veut utiliser les modèles à des fins prévisionnelles.

Le calcul de l'effort moyen \bar{f}_i s'effectuera dans tous les cas précédents indépendamment de celui des V_i , en utilisant la méthode de Gulland, de préférence avec la pondération proposée par Fox (1975), afin de conserver une homogénéité de raisonnement face aux situations de transition.

Situations de transition lorsque le phénomène hydroclimatique intervient sur la capturabilité

Pour les modèles où l'on considère que les variations hydroclimatiques agissent sur la capturabilité (ou sur la

capturabilité et sur la production) on devra effectuer une reformulation en commençant par remplacer qf par une mortalité moyenne F_i résultant des divers efforts de pêche f et des capturabilités q observées au cours de l'année i et des années antérieures. Ainsi, si l'on retient la méthode de Gulland (moyenne non pondérée), on aura pour l'année i:

$$\bar{F}_i = \frac{q_i f_i + q_{i-1} f_{i-1} + \dots + q_{i-(n/2)} f_{i-(n/2)}}{n/2} \quad (33)$$

(n/2 est ici un nombre entier représentant le nombre d'années que passent, en moyenne, les individus dans la phase exploitée).

Si l'on préfère la pondération préconisée par Fox (1975), on retiendra l'expression:

$$\bar{F}_i = \frac{nq_i f_i + (n-1)q_{i-1} f_{i-1} + \dots + q_{i-n+1} f_{i-n+1}}{n + (n-1) + (n-2) + \dots + 1} \quad (34)$$

Une fois cette substitution opérée, les q restant dans les formules correspondront à la relation $U_i = q_i B_i$, et seront donc remplacés par la capturabilité de l'année i. Il suffira ensuite de substituer les différents q par les y(V) correspondants, en appliquant à V le même indice que celui de q. Rappelons que l'on ne cherche pas ici à obtenir une estimation de la valeur de q, mais simplement la prise en compte de sa variabilité dans le modèle.

Conclusion sur les situations de transition

Les méthodes proposées ci-dessus restent des approximations de l'état d'équilibre, qui seront plus ou moins raisonnables selon les situations. Le cas le plus favorable est celui des espèces à vie courte (poissons pélagiques côtiers et crevettes des régions tropicales par exemple), ou pour le moins dont la durée de la phase exploitée sera courte. Il sera alors plus aisé de détecter et de quantifier l'effet des variations hydroclimatiques sur la capturabilité ou sur la production. Dans ce dernier cas, cela sera d'autant plus aisé que l'action de l'environnement se fera sentir sur la courte tranche de vie ou que, dans le cas contraire, les conditions hydro-climatiques fluctueront lentement d'une année à l'autre (séries fortement autocorrélées). Pour simplifier l'exposé, on supposera que ces variations inter-annuelles sont cycliques et présentent une «période» T, bien qu'en pratique on observe très rarement une vraie périodicité régulière. Il s'agit plutôt d'alternances de séries d'anomalies positives et négatives n'ayant pas nécessairement la même durée.

Passons sur le cas où la longueur de la série de données est négligeable par rapport à T, ce qui ne permet pas de quantifier l'effet des fluctuations climatiques à très long terme, telles que celles qui sont probablement responsables des oscillations d'abondance de basse fréquence mises en évidence en Californie par l'étude de la sédimentation des écailles en milieu anaérobie au cours des deux derniers siècles (Soutar et Isaacs, 1974). Dans pareil cas, on peut faire appel à des modèles stochastiques

qui font intervenir une composante périodique, dont la fréquence est variable et déterminée empiriquement (Steele et Henderson, 1984). Cependant, on remarquera que si l'on a la chance d'être en possession de données situées en quasi-totalité sur l'une des branches -montante ou descendante- du cycle climatique, il suffira que celles-ci couvrent au moins un quart de la période pour obtenir une gamme d'indices climatiques suffisamment étalée pour permettre de tenter une modélisation (sans pouvoir en extrapoler valablement les résultats, bien entendu).

Si la durée θ de la phase critique est supérieure ou égale à T , il sera difficile de mettre en évidence les effets climatiques, en raison du phénomène de lissage ayant lieu au niveau de l'abondance d'une même classe d'âge. Il est évident que cette situation prévaudra dans les cas d'environnement très instable (faible T), et/ou d'une absence de véritable phase critique, laissant place à une action quasi permanente de l'environnement chez une espèce à vie longue (θ élevé).

Si θ est inférieur à T , et surtout s'il est inférieur à la demi période $T/2$, on ne pourra mettre en évidence la part de la variabilité due à l'environnement qu'à la condition que la durée de la phase exploitée ne soit elle aussi inférieure à $T/2$, faute de quoi un effet d'amortissement apparaîtrait, dû au mélange de différentes classes d'âge dans les captures annuelles.

En replaçant ces considérations dans le contexte de la classification usuelle des espèces selon leur stratégie démographique, telle que définit en écologie générale (Cole, 1954; Mac Arthur et Wilson, 1967), on voit que les espèces à stratégie de type r répondront généralement beaucoup mieux que les espèces de type K aux conditions d'une modélisation efficiente. Kawasaki (1983) a proposé une classification en trois groupes, dérivée de la précédente et mieux adaptée au cas des téléostéens. Schématiquement, cette classification revient à subdiviser le type r en deux sous-groupes IA et IB, le groupe 2 correspondant pratiquement au groupe K . Les espèces du sous-groupe IA ont une durée de vie courte et se rencontrent dans un environnement très instable (type lançons). Elles se prêteront sans doute bien à la modélisation dans un but descriptif des séries historiques, mais non prévisionnel car les variations de l'environnement sont ici impossibles à prévoir et leur influence est à très court terme.

Les espèces du sous-groupe IB vivent dans un environnement tout aussi variable que les précédentes, mais dont les fluctuations sont de plus grande période; elles ont une durée de vie plus longue (sardines, harengs). On peut ici tenter d'appliquer des modèles dans un but de gestion des stocks si un certain décalage temporel existe entre les variations du facteur climatique et ses effets sur les captures, ou si l'on peut prévoir à court terme les modifications de l'environnement (grâce à des connexions à distance par exemple), même si ces dernières sont réputées imprévisibles dans cette catégorie.

Pour les espèces du groupe 2, à vie longue et rencontrées dans un milieu plus stable, il ne sera possible de

détecter l'incidence de l'environnement que si les variations de celui-ci sont suffisamment lentes et progressives (ce qui suppose également des séries de données relativement longues). Dans le cas contraire, on devra avoir recours à un modèle de type structural, modifié afin de faire intervenir l'effet du climat sur chaque classe d'âge distinctement, et sur le(s) paramètre(s) biologique(s) adéquat(s) (du recrutement, de la croissance, mortalité, fécondité, etc.), comme l'ont fait par exemple Parrish et Mac Call (1978) pour le recrutement du maquereau du Pacifique.

CONSÉQUENCES EN MATIÈRE D'AMÉNAGEMENT

Phénomène climatique agissant sur l'abondance

Nous avons vu que si la «période» T du phénomène climatique n'était ni trop longue ni trop courte par rapport à la série d'observations, à la durée de la phase critique et à celle de la phase exploitée n , on pouvait considérer la variabilité de l'abondance liée à l'environnement différemment d'un bruit de fond. Il est alors envisageable d'adapter la pression de pêche à l'abondance du stock.

Cette régulation sera facilitée si l'environnement n'agit que sur les premiers stades du cycle de vie puisque l'on bénéficie ainsi d'un certain délai d'intervention. Si l'action de l'environnement n'a lieu que sur les derniers stades de vie, on devra alors disposer d'une méthode de prévision climatique à moyen terme et relativement précise, afin de gérer efficacement le stock. La situation intermédiaire, où l'action de l'environnement se fait sentir tout au long du cycle de vie, nécessite moins de précision dans les prévisions climatiques, du fait de l'influence limitée du climat de l'année i en cours sur la biomasse exploitée.

Dans les situations où la prévision est fiable, la difficulté de l'aménagement résultera de la dualité de son objectif: d'une part mettre à profit les surplus naturels de production en augmentant l'effort de pêche lorsque les conditions climatiques sont favorables; d'autre part, éviter l'effondrement du stock en réduisant rapidement l'effort de pêche lorsque les conditions environnementales deviennent défavorables. En effet, cet effondrement peut survenir rapidement en maintenant un effort de pêche optimum ne correspondant plus au niveau actuel des conditions climatiques (fig. 9a) et ceci d'autant plus vite qu'il y aura peu de classes d'âge pour procurer un effet tampon, et que la phase critique sera courte (Fréon, 1983 et 1984). Cet ajustement permanent de l'effort de pêche, ce «pilotage à vue», n'est pas simple à mettre en oeuvre du fait du déphasage existant entre les profits et la dynamique des investissements (Fréon et Weber, 1985). On trouvera une analyse de cette situation et les diverses solutions envisageables dans le rapport du groupe de travail édité par Csirke et Sharp (1983). La régulation de la pêcherie peut alors se réaliser en fixant soit des quotas variables dans le temps, soit des plafonds d'efforts variables. On remarquera que si l'on retenait l'hypothèse d'une action de l'environnement sur B_{∞} et

non sur k dans le modèle linéaire ou, ce qui reviendraient pratiquement au même, un modèle exponentiel multiplicatif avec action de V sur B_{∞} et non sur k (modèle (12); fig. 3b), le stock serait peu sujet aux risques d'effondrement liés aux variations climatiques. Une gestion habituelle, fixant un effort optimum unique, suffirait alors à assurer sa pérennité. Cette éventualité est peut être envisageable pour certains stocks, mais elle constitue probablement une exception.

Phénomène climatique agissant sur la capturabilité

On retrouve dans cette situation le même risque d'effondrement brutal du stock lié aux variations climatiques, mais ici on devra craindre le passage, des conditions défavorables à la capturabilité, aux conditions favorables. En effet, les premières, si elles durent plusieurs années et si les bas rendements restent rentables, peuvent permettre le développement progressif d'un effort de pêche important (augmentation des effectifs de la flottille et/ou améliorations technologiques), afin d'arriver à un niveau de capture proche de Y_{\max} (fig. 9b). Si surviennent alors des conditions favorables, les rendements et les captures vont augmenter brutalement, plaçant le stock en situation de déséquilibre et provoquant rapidement son extinction. Dans ce cas, l'aménagement de la pêcherie aura probablement intérêt à se baser sur l'application d'un quota constant plutôt que sur des plafonds d'effort variables, lesquels seront plus imprécis et souvent plus difficiles à faire respecter.

Phénomène climatique agissant sur l'abondance et sur la capturabilité

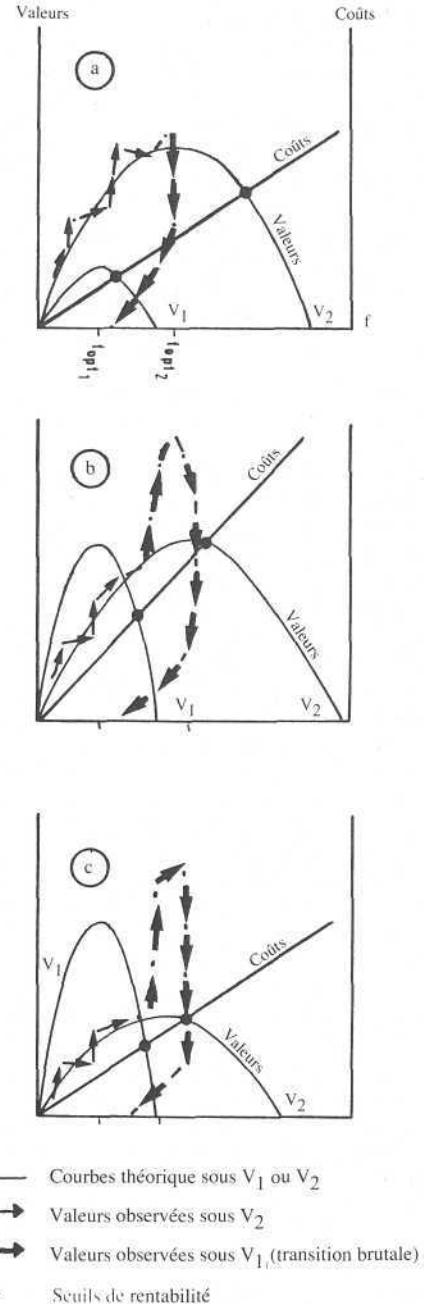
Selon que l'environnement agira sur B_{∞} et sur q dans le même sens ou dans des sens opposés, $g(V)$ et $y(V)$ seront des fonctions présentant le même sens de variation ou un sens inverse, et les figures résultantes seront alors très différentes (fig. 6b et 6a où $p_2 > p_3$ dans la formulation 27). On étudiera ici les deux cas extrêmes, sachant qu'il existe de nombreux cas intermédiaires, en particulier celui où f_{opt} présente une valeur unique (si $p_2 = p_3$).

Dans le premier cas, le stock sera peu sensible au risque d'effondrement directement lié à l'apparition brutale de conditions climatiques défavorables à l'abondance, puisque alors la capturabilité est faible. En revanche, lorsque les conditions climatiques sont favorables à l'abondance et à la capturabilité, si l'exploitation n'est pas régulée par un phénomène de saturation du marché ou par une forte élasticité des prix, l'effort de pêche aura naturellement tendance à dépasser l'effort optimal (fig. 9c). Une gestion coercitive s'impose donc dans cette situation.

Si au contraire les fortes productions sont associées à de faibles capturabilités, le risque majeur pour le stock proviendra de l'arrivée brutale de conditions climatiques défavorables à l'abondance à un moment où l'effort de pêche est déjà proche de l'optimum le plus élevé (fig. 6b). Cette situation est comparable au cas où l'action de l'environnement n'a lieu que sur l'abondance (fig. 9a), avec ici une sensibilité accrue aux risques d'effondrement.

Fig. 9

Modèles de production bio-économiques et exemples schématiques d'extinctions des stocks selon que l'environnement agit sur l'abondance (a), sur la capturabilité (b) ou sur l'abondance et la capturabilité dans le même sens (c), pour deux valeurs (V_1 et V_2) de la variable climatique V .



MÉTHODE ET CRITÈRES D'AJUSTEMENT

La plupart des modèles proposés ne permettent pas l'emploi d'une régression linéaire multiple, même après transformation linéarisante des variables. On aura donc recours à des méthodes d'ajustement non linéaire, telles que celles dérivées de l'algorithme de Marquardt (1963) ou de la méthode de Gauss-Newton modifiée (Dixon et Brown, 1979; GENSTAT, 1980). Ces procédures itératives minimisent généralement la somme des carrés des résidus (méthode des moindres carrés). L'ajustement peut s'effectuer soit à partir des équations de p.u.e. (U_i), soit à partir des équations de prises (Y_i). Cette dernière procédure évite d'obtenir un coefficient de régression multiple biaisé par la corrélation intrinsèque existant entre p.u.e. et effort, ceci à condition que l'estimation des captures totales soit indépendante de celle des p.u.e. (ce qui n'est généralement pas le cas pour les pêches artisanales).

On peut sophistiquer la procédure en effectuant diverses pondérations sur les résidus. Fox (1971) a analysé les différentes possibilités, et conclut que la meilleure solution est de considérer que ϵ_i est une erreur proportionnelle aux captures estimées \hat{Y}_i , telle que:

$$Y_i = \hat{Y}_i + \hat{Y}_i \epsilon_i$$

ce qui revient à retenir un critère d'ajustement S où les résidus sont pondérés par $1/Y_i$, soit pour n années d'observation:

$$S = \sum_{i=1}^n [(Y_i - \hat{Y}_i)/Y_i]^2$$

Cette solution procure le comportement des modèles le plus raisonnable au plan biologique, tout en satisfaisant aux principales hypothèses requises pour tester les résultats obtenus par la méthode des moindres carrés. Ces procédures ont pour point commun la nécessité de fournir des estimations de départ pour les valeurs des paramètres, afin d'initialiser les itérations. Dans le but d'éviter des convergences vers des minimum locaux ou vers des solutions irrationnelles au plan biologique, on s'attachera à estimer au mieux ces valeurs initiales. Pour ce faire, on reviendra à la formule de base du modèle retenu, ce qui permet de faire apparaître la valeur facilement estimable de B_∞ ou de U_∞ (on peut utiliser par exemple le double des captures maximales observées, ou de la p.u.e. maximale). Les exposants supérieurs à zéro des fonctions $g(V)$ ou $y(V)$ pourront être initialisés à 1.

Si les valeurs initiales sont correctement déterminées, et si l'emploi du modèle est justifié, la procédure retenue aura peu d'incidence sur la précision de l'ajustement. Nous soucrivons entièrement à la remarque de Laurec et Le Guen (1981) au sujet des sophistications des méthodes d'ajustement qui dépassent souvent la qualité des données, et surtout la précision de la méthode globale.

CHOIX D'UN MODÈLE

Devant la profusion de formules présentées ici, le chercheur non familiarisé aux modèles globaux peut

rester perplexe sur le meilleur choix à effectuer. Il convient de préciser que, même si les critères de choix objectif sont limités, il faut absolument proscrire la méthode de choix empirique qui consisterait à essayer exhaustivement toutes les formules, afin de ne retenir que celle qui procurerait le meilleur ajustement. En effet, compte tenu du faible nombre d'observations généralement disponibles et du nombre relativement élevé de paramètres à déterminer, les ajustements offrent peu de degrés de liberté. Par ailleurs, il est des cas, tel que celui du stock de sardinelles de Côte-d'Ivoire qui -en l'espace d'un an- est passé de la surproduction à l'effondrement total, où il est certain que les données ne peuvent pas s'ajuster parfaitement au modèle, puisque l'on se trouve parfois en situation de déséquilibre extrême.

Les critères de choix peuvent se subdiviser en deux catégories. On doit tout d'abord décider si le phénomène hydroclimatique agit sur la production du stock ou sur sa capturabilité. Le cas où l'on retient une modalité d'action mixte doit être étayé par des observations, et non représenter une solution de facilité. L'analyse des séries temporelles, ayant un pas de temps de quelques semaines, peut permettre de distinguer les effets immédiats de l'environnement sur la capturabilité, de ceux à plus long terme sur l'abondance (dans ce dernier cas, le délai peut être estimé). On doit ensuite opter pour un modèle de type linéaire ou exponentiel, voire généralisé dans certains cas où le nombre de paramètres n'est pas prohibitif. Si le stock n'a pas été exploité au-delà des «efforts optima», les trois types de modèle procurent des ajustements de qualité voisine. Il n'en demeure pas moins vrai que les courbes divergent fortement au-delà de ces optima, ce qui a des conséquences importantes si l'on veut utiliser le modèle à des fins prévisionnelles.

Dans le même ordre d'idée, on remarquera dans bien des cas que, pour un modèle donné, les valeurs des paramètres présentent de larges intervalles de confiance et donc une grande instabilité lors de l'ajustement à des données légèrement modifiées (adjonction d'une nouvelle année d'observation par exemple). On observe généralement que des changements importants de valeur des paramètres n'entraînent pas de modifications notables de la qualité de l'ajustement, ni du tracé des courbes de captures équilibrées dans le domaine d'observation. En revanche, il est fréquent ici aussi d'observer de fortes divergences de ces courbes au-delà des valeurs observées, et plus particulièrement au-delà des «efforts optima», si ceux-ci n'ont pas été largement dépassés dans l'histoire de la pêche. Cela montre encore les difficultés d'utilisation de ces modèles à des fins prévisionnelles, et se rattache à la nécessité d'imposer parfois une valeur fixe et «raisonnable» à l'un des paramètres du modèle, comme nous l'avons vu pour les modèles exponentiels additifs.

Dans certains cas, des informations complémentaires aux données de prise et d'effort peuvent permettre de choisir entre un modèle linéaire pessimiste et un modèle

curviligne où l'effondrement du stock est moins rapidement atteint (faible durée de vie de l'espèce, division en sous-stock, réserves naturelles où la pêche est impraticable, sélectivité de l'engin de pêche, etc). Si le stock a été largement surexploité, les données de prise et d'effort de pêche fournissent directement un élément de décision.

CRITIQUE DES MODÈLES PROPOSÉS

L'introduction d'une variable climatique dans les modèles globaux s'accompagne toujours de l'augmentation du nombre de paramètres dans les formules finales, ce qui engendre trois inconvénients:

- si l'ajustement s'en trouve facilité, en revanche les intervalles de confiance des paramètres sont souvent élevés et le modèle peut être instable, comme nous l'avons vu,

- il sera difficile de déterminer quelle est la part réelle de l'incidence respective des deux variables en raison des possibilités d'interaction, et/ou de leur colinéarité,

- en augmentant le nombre de variables explicatives, on augmente aussi la probabilité d'obtenir de bonnes corrélations dues seulement au hasard, et non au phénomène biologique que l'on pensera avoir pris en compte en introduisant une variable climatique dans le modèle (Ricker, 1975, p. 227-279). La littérature offre de nombreux exemples de bons modèles descriptifs des données historiques qui se sont avérés totalement incapables à prédire l'avenir.

Nous avons vu que ces difficultés, propres à toute régression multiple, pouvaient être en partie surmontées par le choix raisonné des variables explicatives (si possible conforté par des observations biologiques sur le stock concerné), et en se montrant prudent lors de l'utilisation du modèle à des fins prévisionnelles, d'autant plus prudent que l'on s'écartera de l'intervalle d'observation de variables. Afin d'estimer la stabilité du modèle et d'obtenir des ellipses de confiance fournissant des estimations moins biaisées de ses paramètres, on aura utilement recours aux méthodes de jackknife et de cross-validation (Ducan, 1978; Efron et Gong, 1983). Une autre limitation de ces modèles apparaît lorsque l'on s'adresse à des espèces à vie longue, en particulier si l'environnement agit à la fois au niveau de l'abondance et à celui de la capturabilité. Les formules adéquates peuvent alors faire apparaître un nombre de paramètres et de variables beaucoup trop grand, de telle sorte que le modèle ne méritera pas d'être ajusté.

Les espèces dont la sélection est du type *r* semblent satisfaire le mieux aux conditions requises par les modèles précédents, mais, paradoxalement, leur caractère opportuniste les rend aptes à réagir aux variations de l'environnement en modifiant leur zone de répartition géographique et les strates spatio-temporelles où leur reproduction sera fructueuse, ce qui a deux conséquences fâcheuses pour l'application de ces modèles: d'une part, il sera souvent difficile de mesurer l'abondance totale du stock par l'indice que fournissent les rendements dans la pêche traditionnelle, et d'autre part ces

phénomènes de régulation peuvent imposer de modéliser séparément divers sous-stocks géographiques, qui correspondront chacun à une zone de reproduction déterminée, et qui ne seront pas soumis aux mêmes pressions de la pêche et de l'environnement que l'ensemble du stock. C'est la solution qui a été retenue dans l'exemple ci-dessous concernant les sardinelles du Sénégal.

On remarquera que ces modèles peuvent sembler en contradiction avec les résultats de travaux récents sur les relations entre l'environnement et l'abondance, dans le cas de deux espèces en compétition. En effet, selon Skud (1982), si les deux espèces sont intrinsèquement sensibles aux mêmes facteurs climatiques, l'espèce dominante, à un instant donné, présentera une réponse positive aux facteurs augmentant sa survie, tandis que l'espèce dominée répondra négativement aux mêmes facteurs. Ceci indique que l'abondance de l'espèce dominée est totalement contrôlée par celle de l'espèce dominante. Si ce cas est généralisable, nos modèles, appliqués à l'une ou à l'autre des deux espèces prises séparément, resteront fonctionnels tant que l'espèce dominante restera la même, mais ils seront totalement invalides en cas d'inversion de la dominance.

Un palliatif de ce problème peut être trouvé si les deux espèces en compétition occupent la même niche écologique, en considérant qu'elles constituent une communauté homogène et en les modélisant comme s'il s'agissait d'une seule espèce. Dans ce cas, ce n'est plus sur la production d'un stock que l'on travaille, mais sur la productivité d'un échelon de l'écosystème. De plus, cette méthode présente l'avantage de supprimer les problèmes inhérents aux changements d'espèce cible dans la pêche (à condition que les deux espèces soient exploitées par les mêmes flottes). C'est de nouveau la méthode qui a été utilisée pour le stock de sardinelles du Sénégal.

Pour terminer, signalons qu'une nouvelle école de pensée, dont Walters (1985) se fait le porte-parole, prône l'idée selon laquelle étudier les sources de variation de l'abondance des stocks est sans objet pour leur gestion rationnelle. Cet auteur brosse au noir un tableau des recherches traditionnelles sur la biologie et la dynamique des espèces exploitées, visant à démontrer qu'il est pratiquement impossible d'en estimer correctement les principaux paramètres, et encore plus difficile de les considérer comme stables en fonction du temps et du taux d'exploitation. Par ailleurs, il mentionne que rien ne servirait d'être capable de prédire la production à partir du climat, si l'on n'est pas en mesure de prédire ce dernier.

Plutôt que d'utiliser des modèles dans lesquels on introduirait des valeurs historiques des variables climatiques pour prédire la production, les chercheurs de cette école proposent de tirer directement parti des observations des séries de capture. Ils soulignent que dans ces dernières, aussi longues soient-elles, seuls sont informatifs quelques points pour lesquels l'environnement ou l'effort de pêche prennent des valeurs extrêmes. Ils remarquent aussi que la politique conservatrice de

gestion des stocks unitaires, défendue par les biologistes des pêches, n'est pas forcément celle qui convient le mieux aux pêcheurs. Ces derniers ont parfois intérêt à maximiser leurs rendements sur un stock déterminé, au risque de le voir s'effondrer et disparaître pour quelques années, et passer alors à l'exploitation d'un autre stock. A partir de ces considérations, les défenseurs de cette école de pensée envisagent de nouvelles méthodes de gestion, basées en particulier sur la flexibilité du système d'exploitation et sur la création de mécanismes économiques régulateurs (taxes, assurances) qui, par ailleurs, permettraient d'éviter le sur-investissement au cours des phases prospères de la pêche. Ils proposent également l'alternance de politiques conservatrices des stocks avec des politiques à haut risque, permettant d'obtenir rapidement des points informatifs aux limites d'effort que peut supporter le stock.

On doit reconnaître aux idées ci-dessus exposées certains fondements et, malgré les jugements exagérément défaitistes portés sur la biologie des pêches, en tirer des leçons de modestie. Cependant, la méthode de gestion proposée comporte des limites, en particulier dans le cas des pays en voie de développement. En effet, dans ces derniers où règne souvent la malnutrition, on ne peut prendre le risque de tarir une source de protéines aussi importante que le poisson. Par ailleurs, on sait que les effondrements de stocks ne sont pas toujours irréversibles et peuvent laisser place à d'autres espèces, pas nécessairement appréciées du consommateur. De plus, on notera que dans ces pays, on dispose souvent de séries de statistiques de pêche bien plus courtes que celles de l'environnement. Bien que nos modèles se prêtent mal à l'extrapolation, si les séries climatiques montrent des intervalles de variation supérieurs à ceux relevés au cours de l'histoire de la pêche, on pourra parfois en tirer des leçons, optimistes ou pessimistes selon les cas. Notons aussi que la plupart des variables climatiques présentant une forte autocorrélation dans le temps, un minimum de prévision à court terme est envisageable. Enfin, on a vu que certaines méthodes statistiques permettent de vérifier que les modèles ne sont pas structurés par seulement un ou deux points.

EXEMPLES D'APPLICATION

On a choisi trois exemples portant sur des stocks de clupéidés à vie courte, répartis sur les côtes ouest-africaines, dans des régions d'upwelling. On a vérifié que, dans chacun des cas, les principales hypothèses de base nécessaires à l'application des modèles étaient respectées. Cependant, compte tenu du faible nombre d'observations, des estimations qui ont dû être pratiquées sur les données, et de la corrélation intrinsèque existant entre effort et PUE, on ne devra attribuer qu'une valeur indicative aux écarts type des paramètres estimés et aux coefficients de régression multiple r .

Le stock de sardinelles de la petite côte du Sénégal

Sous certaines hypothèses, on peut considérer que les juvéniles et les jeunes reproducteurs de *Sardinella aurita*

et de *Sardinella maderensis*, présents au niveau de la Petite Côte du Sénégal, constituent un sous-stock qui peut être modélisé indépendamment du sous-stock d'adultes de chacune des deux espèces. L'abondance du sous-stock de la Petite Côte semble dépendre de l'importance de l'upwelling côtier; aussi, un modèle de production exponentiel additif (formulation 21) a-t-il été établi (Fréon, 1983). Les captures portent essentiellement sur des individus âgés de 8 à 18 mois, aussi a-t-on inclus dans le modèle l'effort de pêche de l'année i et la vitesse moyenne pondérée des vents d'alizés au cours des années i et $i-1$ ($V_i = (2V_i + V_{i-1})/3$). On a complété la série de données jusqu'en 1983 et retenu comme indice d'abondance les PUE des senneurs semi-industriels uniquement, celles des pirogues paraissant moins représentative de l'abondance ces dernières années (Anonyme, 1985).

Le stock n'a jamais été fortement surexploité et l'ajustement est satisfaisant pour l'ensemble de la période 1966-1983 (tab. 4 et 5; fig. 10). Le modèle explique 94 % de la variance des captures annuelles et il présente une stabilité satisfaisante lorsque l'on utilise la méthode de cross-validation (Fréon, 1986). Les résidus les plus élevés peuvent s'interpréter à partir de données concrètes (changements partiels d'espèce cible) ou d'hypothèse (influence des pêches étrangères dont on méconnaissait la zone d'action avant 1973), seul le fort résidu de 1982 reste difficile à interpréter. On rappellera toutefois que l'hypothèse d'un effet du vent sur l'abondance uniquement n'est pas encore totalement étayée, et qu'une action sur la capturabilité n'est pas à exclure, en particulier pour les individus les plus âgés.

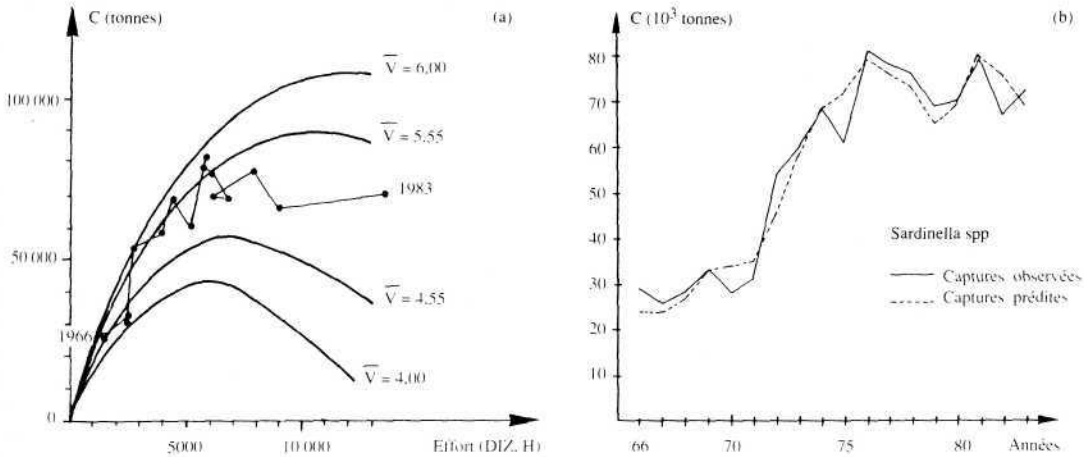
Le stock de sardine du nord Sahara

La population de *Sardina pilchardus* vivant entre Safi et El Ayoun constitue un stock unique, et qui peut se subdiviser saisonnièrement en deux sous-stocks correspondant à deux pêcheries bien individualisées jusqu'en 1980. Le premier était exploité par la pêche marocaine d'Agadir, Essaouira et Safi dans la région nord, dite zone A; le second était exploité par la flotte espagnole basée aux îles Canaries, dans la région sud, dite zone B, où semble se regrouper la quasi-totalité de la population en hiver. La flotte marocaine exploitait essentiellement les jeunes classes d'âge, tandis que la flotte espagnole capturait des individus plus âgés de un à deux ans en moyenne (COPACE, 1978, 1980a; Bravo De Laguna *et al.*, 1980; Belveze, 1984). Cette situation s'étant profondément modifiée depuis 1981, nous limiterons notre étude à la période antérieure.

On dispose de prises totales dans les deux zones. A partir des diverses sources d'information mentionnées ci-dessus, on a pu calculer un effort de pêche annuel pour chacune des deux zones (Fréon, 1986), (tab. 6). Selon Belveze (1984), les migrations estivales des sardines de la zone B vers la zone A sont liées à l'intensité de l'upwelling dans cette dernière. Le meilleur indice utilisable serait la racine carrée du produit de la moyenne des carrés des vitesses hebdomadaires, par la

Fig. 10

Captures totales (C) observées et prédites par un modèle de production exponentiel additif (formulation 21) où l'upwelling agit sur l'abondance pour le stock de sardinelles de la Petite Côte du Sénégal, de 1966 à 1983.



variance de cette moyenne. Cette série de données n'étant disponible qu'à partir de 1968, nous avons utilisé la racine carrée des produits des vitesses moyennes annuelles par la variance de cette moyenne, à partir des données collectées par Richebe (*In* Belveze, 1984; Belveze, présent volume).

Des modèles de production structuraux ont déjà été appliqués à ce stock, mais jamais un modèle global n'a été utilisé. A cela deux raisons: d'une part, les PUE marocaines sont fortement corrélées à l'intensité de l'upwelling dans la zone A, et faiblement corrélées à l'effort de pêche (en particulier si l'on ne considère que la période postérieure à 1968, où l'effort total a peu varié) et, d'autre part, les efforts dans les deux zones de pêche n'ont jamais pu être standardisés entre eux, en raison de ce qui précède. Nous avons jugé actuellement possible d'effectuer cette standardisation, en deux temps et sous certaines hypothèses, grâce à la longueur de la série de données disponibles et aux résultats des travaux précédemment cités. En effet, si l'on retient l'hypothèse d'un stock unique et si l'on admet que les poissons capturés dans la zone B jusqu'en 1980 sont en moyenne plus vieux de deux ans que ceux de la zone A, on peut alors supposer que, en dépit des fluctuations interannuelles de capturabilité liées à l'upwelling dans la zone A, le coefficient moyen de standardisations sera égal au rapport des PUE moyennes de 1965 à 1980 dans la zone B, aux PUE de 1963 à 1978 dans la zone A, soit $s = 0,12$.

A partir de ce coefficient moyen, on peut, dans un deuxième temps appliquer un coefficient de capturabilité

standard annuel q à l'effort marocain, en pondérant celui-ci par l'indice d'upwelling V . Si q' est la capturabilité pour la flotte espagnole, on aura ainsi:

$$q_i = q' \cdot b V_i^c$$

La capturabilité étant en moyenne identique pour les deux flottes, bV doit être en moyenne égale à 1. On doit en effet satisfaire à:

$$\bar{q}' = \bar{q} = \frac{\sum_{i=1}^n q' \cdot b V_i^c}{n} = q' \cdot \frac{b \sum_{i=1}^n V_i^c}{n}$$

$$\text{d'où: } \frac{b \sum_{i=1}^n V_i^c}{n} = 1 \quad \text{soit: } b = \frac{n}{\sum_{i=1}^n V_i^c}$$

Le paramètre b pourra donc être estimé indépendamment de la variable expliquée en incluant dans les calculs itératifs la relation précédente. Cette standardisation est bien sûr grossière, mais s'agissant du modèle que nous allons développer, une erreur à ce niveau aura peu d'incidence, car d'une part les captures espagnoles ne représentent que 27 % des captures totales réalisées sur le stock jusqu'en 1980, d'autre part les résultats de la pêche marocaine, qui seuls seront modélisés, sont plus dépendants de l'intensité de l'upwelling que de l'effort de pêche (en revanche une modélisation de la pêche espagnole seule serait plus hasardeuse, compte tenu des difficultés de standardisation de l'effort de pêche des bateaux espagnols entre eux).

Si l'on ne considère donc que l'abondance de la fraction jeune de l'ensemble du stock capturable par la flotte marocaine dans la zone A, on pourrait retenir une hypothèse simplificatrice supposant que l'effort dans la zone B ne s'exerce que sur le stock d'adultes et que, cet effort étant modéré, l'exploitation de ces adultes n'affecte pas sensiblement la relation stock-recrutement. Tout comme dans le cas du Sénégal, on ne prendrait alors en compte dans le modèle que l'effort de pêche f en A et l'intensité de l'upwelling, lequel agirait ici sur la capturabilité. Le modèle exponentiel correspondant expliquerait alors 67 % de variance des PUE. Nous avons cependant préféré prendre également en compte l'effort de pêche moyen (f') en B au cours des trois années antérieures à la pêche en A car, en supplément d'une éventuelle relation stock d'adultes-recrutement, il prend en compte l'existence d'un recouvrement non négligeable des classes d'âge exploitées par les deux pêcheries (la saison de pêche ayant lieu d'abord en A puis en B, l'effort de l'année en cours en B n'est pas pris en compte). Si l'on retient un modèle exponentiel (le stock paraissant robuste), on peut écrire:

$$B_e = B_{\infty} e^{-\left(\frac{q}{k} s \bar{f}' + \frac{q}{k} f\right)}$$

Les PUE équilibrées de la flotte marocaine seront donc égales à:

$$U_e = q B_e = B_{\infty} q b V_i^c e^{-\left(\frac{q}{k} s \bar{f}' + \frac{q b V_i^c}{k} f\right)}$$

Soit, en regroupant les paramètres constants:

$$U_e = p_1 V_i^{p_2} e^{-\left(p_3 s \bar{f}' + p_3 b V_i^{p_2} f\right)}$$

Les captures marocaines portant principalement sur trois classes d'âge, en situation de transition, nous aurons:

$$U_i = p_1 V_i^{p_2} e^{-\left(p_3 s \bar{f}' + \frac{3}{6} p_3 b V_i f_1 + \frac{2}{6} p_3 b V_i f_{1-1} + \frac{1}{6} p_3 b V_i f_{1-2}\right)}$$

Ce modèle explique 72 % de la variabilité des PUE (69 % de celle des prises) et deux paramètres sont significativement différents de zéro au seuil de 95 %, le troisième n'étant significatif qu'à moins de 90 % de sécurité (tab. 5; fig. 11). Il s'agit du paramètre p_3 appliqué aux efforts de pêche. En conséquence, les valeurs de f_{opt} et dans une certaine mesure de Y_{max} sont peu fiables, ce qui s'explique par le fait que la mortalité par pêche subie par le stock n'a pas énormément fluctué au cours de la période d'observation, l'augmentation de l'effort nominal étant compensée par une diminution de la capturabilité. Malgré les limites de cette analyse, on peut conclure que le stock semble robuste et sous-exploité (jusqu'en 1980 tout au moins), contrairement à ce que pourrait laisser croire le simple examen de la série fortement décroissante des PUE. Ces conclusions sont en accord avec les analyses fines réalisées à partir des structures d'âge (Belveze, 1984). Tant que l'effort de pêche exercé sur le sous-stock d'adultes de la zone B restait

modéré, il ne semblait pas nécessaire d'aménager la pêcherie en A qui, dans les conditions d'exploitation des années 60 à 80, ne pouvait surexploiter le stock qu'au prix de rendements par bateaux extrêmement bas, ou à la faveur d'une série de trois ou quatre années d'upwelling d'intensité exceptionnelle, ce qui n'a jamais été observé. La situation de ces dernières années a considérablement évolué, la flotte marocaine exploitant jeunes et adultes dans la zone B depuis 1981, avec des rendements très élevés. Il sera indispensable à l'avenir, lorsque la série de données sera suffisamment longue et précise, d'utiliser un modèle de production unique pour les deux pêcheries.

Le stock ivoiro-ghanéen de Sardinella aurita

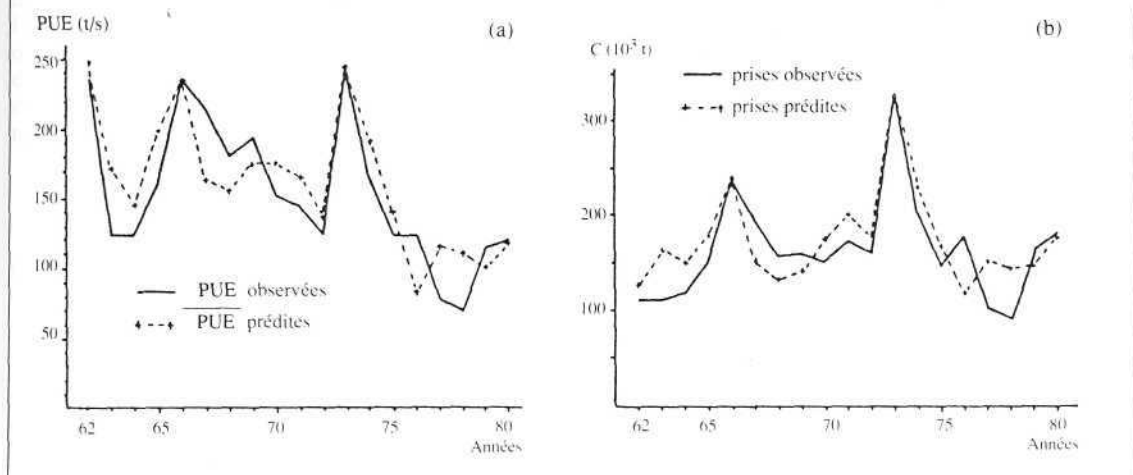
Il s'agit d'un stock de sardinelles exploité principalement par les pêcheurs artisans du Ghana (63 % des captures totales de 1963 à 1982), secondairement par les flottilles semi-industrielles ghanéennes et ivoiriennes (18% et 17% des captures respectivement). Les premiers exploient le plateau continental ghanéen, les seconds celui de Côte-d'Ivoire et, certaines années du Ghana (tab. 7). Accessoirement, les artisans du Togo (statistiques disponibles depuis 1976) et de la Côte-d'Ivoire exploient également ce stock (les captures artisanales ivoiriennes, non disponibles, étaient probablement négligeables pour cette espèce avant 1980). Les grands traits de la biologie de l'espèce sont connus, et l'on dispose de séries d'indices d'abondance fournis par les différents engins de pêche, qui malheureusement sont souvent incomplètes (ORSTOM, 1976; COPACE, 1980 b, 1982; Cury, com. pers.).

Ces différents indices d'abondance présentent la même évolution générale, avec cependant de fortes divergences certaines années. Les données de pêche piroguière sont jugées moins représentatives de l'abondance, compte tenu de l'évolution des engins et des embarcations. On a retenu un indice moyen calculé uniquement à partir des senneurs des deux pays, après standardisation par rapport aux rendements des senneurs ivoiriens lors de leur pêche au Ghana (où leurs rendements saisonniers étaient environ dix fois supérieurs aux rendements moyens annuels en Côte-d'Ivoire, jusqu'à ce qu'ils soient interdit de pêche dans le pays voisin, en 1979). Les travaux antérieurs ont montré que les PUE étaient très instables et corrélées à l'intensité de l'upwelling, probablement par un double mécanisme d'action sur l'enrichissement du milieu et sur la disponibilité. L'indice d'upwelling retenu est le produit du nombre de quinzaines où la température de surface est inférieure à 26°C, par l'écart moyen de ces températures à 26°C (ORSTOM, 1976). Binet (1982) montre également une corrélation négative entre les captures et le débit des fleuves de la région, qu'il interprète par une action favorable de la sécheresse sur la disponibilité, qui prévaudrait sur une augmentation de la production secondaire liée aux apports continentaux.

Nous avons retenu un modèle où le phénomène

Fig. 11

Prises par unité d'effort (PUE) et prises (C) observées et prédites par un modèle de production exponentiel où la variable climatique agit sur la capturabilité, pour le stock nord-saharien de sardine, de 1962 à 1980.



hydroclimatique agit à la fois sur la productivité du stock et sur sa capturabilité. On a choisi un modèle linéaire en raison de la fragilité de ce stock qui s'est effondré en 1973. Compte tenu de l'âge moyen d'exploitation des individus, on a estimé que les PUE de l'année i étaient fonction, d'une part de l'effort moyen au cours des années i et $i-1$, d'autre part de l'intensité de l'upwelling au cours des mêmes années, supposant que ce dernier a une action bénéfique sur l'abondance tout au long de la vie des individus.

Si l'on retient la formulation simplificatrice, $g(V)$ et $y(V)=bV^c$, l'équation du modèle sera la suivante:

$$B_i = B_\infty - \left(\frac{2}{3} q_i f_i + \frac{1}{3} q_{i-1} f_{i-1} \right) / h$$

$$U_i = q_i B_e = q_i B_\infty - \left(\frac{2}{3} q_i f_i + \frac{1}{3} q_{i-1} f_{i-1} \right) / h$$

$$\text{Si: } B_\infty = b \left(\frac{2V_i + V_{i-1}}{3} \right)^c = b \bar{V}_i^c$$

$$\text{et } q_i = b' V_i^c; \quad q_{i-1} = b' V_{i-1}^c$$

on aura:

$$U_i = b b' \bar{V}_i^c V_i^c - \left(\frac{2b'^2}{3h} V_i^{2c} f_i + \frac{b'^2}{3h} V_i^c V_{i-1}^c f_{i-1} \right)$$

qui est de la forme:

$$U_i = p_1 \bar{V}_i^{p_2} V_i^{p_3} - \frac{2}{3} p_4 V_i^{2p_3} f_i - \frac{1}{3} p_4 V_i^{p_3} V_{i-1}^{p_3} f_{i-1}$$

Si l'intérêt majeur de la modélisation de ce stock instable est bien de chercher à expliquer la surpêche de 1972 et l'effondrement du stock au cours de l'année suivante, en contre-partie, il reste illusoire de vouloir modéliser la période de reconstitution du stock, ce que ne permettent généralement pas les modèles globaux usuels, même lorsque l'on utilise des méthodes d'ajustement pour les situations de non-équilibre, ou prenant en compte l'existence de délais de réponse du stock (Walter, 1973, 1975; Fletcher, 1978). Nos modèles n'échappent pas à cette règle, d'autant que, dans le cas présent, une autre espèce (*Balistes capriscus*) a présenté une explosion démographique (Caverivière, présent volume) au moment de l'extinction du stock de sardinelles (la relation entre les deux phénomènes reste encore obscure) et que les pêcheurs ont changé rapidement d'espèce cible lorsque les sardinelles rondes ont disparu (sardinelles plates, anchois, maquereaux, etc.).

On a donc cherché à retirer de la série de données complètes (1966 à 1980) la période de reconstitution du stock, période dont la durée n'était pas facile à déterminer a priori. Dans un premier temps, on a retiré uniquement les années 74 et 75, durant lesquelles les PUE étaient pratiquement nulles. Le modèle résultant pré-

Fig. 12

Prises par unité d'effort (PUE) observées et prédites (a) par le modèle de production linéaire (b et c) où l'indice d'upwelling V agit sur l'abondance et sur la capturabilité (ajustement réalisé sans les années 1974 et 1975), pour le stock ivoiro-ghanéen de *Sardinella aurita* de 1966 à 1980.

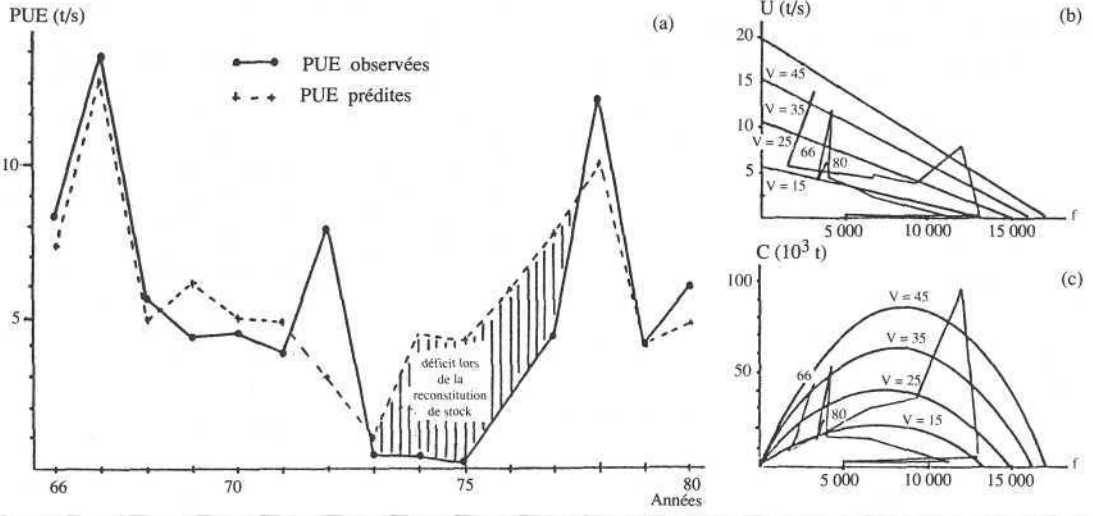
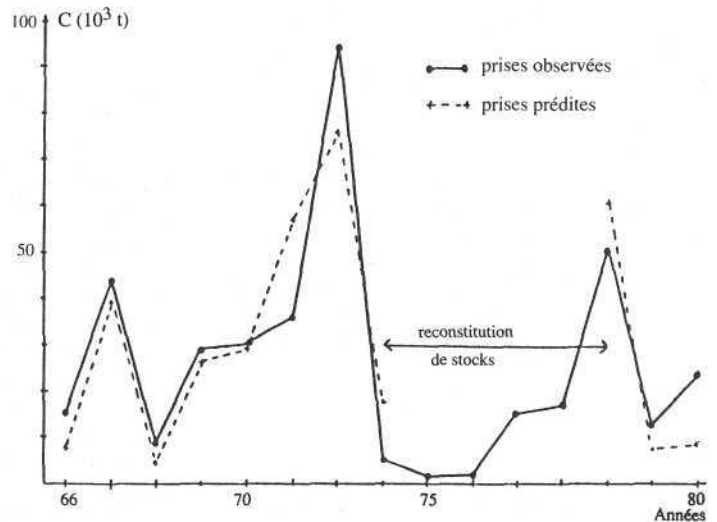


Fig. 13

Captures totales (C) observées et prédites par le modèle de production linéaire où l'upwelling agit sur l'abondance et le débit des fleuves sur la capturabilité, pour le stock ivoiro-ghanéen de *Sardinella aurita* de 1966 à 1980.



sente alors des résidus négatifs hautement significatifs pour les années 76 et 77, ce qui permet de penser que la reconstitution du stock n'était alors que partielle (fig. 12). En retirant également ces deux années, le modèle explique 82 % de la variabilité des PUE pour les 11 points restants (contre 63 % auparavant) et 79 % de celle des captures. On notera cependant que dans les deux cas la surpêche de 1972 est mal expliquée, et que la valeur du paramètre p_3 n'est pas significativement différente de zéro au seuil de 95 % (tab. 5).

Si l'on admet, comme l'a fait Binet (1982), que l'upwelling agit essentiellement sur la productivité alors que la disponibilité dépend essentiellement de la dessalure liée au débit des fleuves, on peut alors utiliser deux variables climatiques explicatives dans le modèle, notées respectivement V et V' :

$$B_{\infty} = b \bar{V}_i^c; \quad q_i = b' V_i^{c'}; \quad q_{i-1} = b'' V_{i-1}^{c''}$$

d'où :

$$U_i = p_i V_i^{p_2} V_i^{p_3} - \frac{2}{3} p_4 V_i^{2p_3} f_i - \frac{1}{3} p_4 V_i^{p_3} V_{i-1}^{p_3} f_{i-1}$$

En utilisant la même série de 11 années de données, le modèle explique 78 % de la variance des prises et 83 % de celle des PUE, mais aucun des paramètres n'est significativement différent de zéro, à l'exception de p_2 (tab. 5), ce qui s'explique par le faible nombre de degrés de liberté, lié à la qualité des données et à la situation de déséquilibre extrême que connaît la pêcherie. Les résidus sont plus faibles que précédemment pour la période critique 1972-1973 (fig. 13), mais les prises maximales équilibrées résultant de ce modèle paraissent peu fiables. Malgré les limites de tels résultats, nous avons tenu à présenter cet exemple car, en supplément d'un intérêt didactique certain, il présente divers avantages. D'une part il confirme que l'intensité de l'upwelling est probablement une variable climatique jouant un rôle prépondérant sur ce stock, mais que cette variable ne peut à elle seule expliquer pour quelle raison, en 1972, alors que le stock était déjà intensément exploité, les PUE ont brutalement augmenté, entraînant l'effondrement du stock l'année suivante. D'autre part, on voit que le débit des fleuves (ou la salinité) joue un rôle important, mais ce rôle est difficile à préciser compte tenu de la quantité et de la qualité des données disponibles ainsi que de la colinéarité des variables (action seuil ? synergie avec l'upwelling?). Dans tout les cas de figure, on peut conclure que l'instabilité naturelle de ce stock est amplifiée par l'exploitation intense qu'il subit, et qu'un quota fixe sur les captures représente la mesure de sauvegarde minimum la moins difficile à mettre en oeuvre dans l'immédiat.

CONCLUSION

Les modèles proposés ci-dessus permettent d'intégrer l'action d'un phénomène climatique sur les débarque-

ments et, par là, de s'affranchir partiellement de deux des hypothèses de base très contraignantes des modèles globaux: d'une part les données de pêche doivent couvrir une période où les conditions hydroclimatiques influençant l'abondance sont stables (ou varient de façon aléatoire sur une longue période d'observation), d'autre part, la capturabilité ne doit pas varier sensiblement d'une année à l'autre en raison des conditions de milieu. Ceci permet donc en principe d'allonger la longueur des séries chronologiques utilisables pour appliquer ces modèles. La contre-partie en est l'augmentation du nombre de paramètres à estimer. La décision d'utiliser soit le modèle de base, soit les versions modifiées proposées ici, résultera du meilleur compromis.

Cependant, il n'en reste pas moins vrai que ces modèles demeurent synthétiques et représentent une approche empirique et «aveugle» pour estimer la réponse des stocks à l'effort et à l'environnement, et sont donc limités dans leur capacité explicative, tout en restant soumis aux autres hypothèses de base de ce type de modèle:

- stabilité de la capturabilité totale liée aux facteurs non climatiques (en particulier stabilité de la vulnérabilité);
- stabilité de la capturabilité relative des différentes classes d'âge;
- obtention d'une PUE qui soit un indice représentatif de l'abondance (pour le moins locale) et dépourvu de biais;
- unité de stock (sinon des aménagements ou des limitations doivent être apportés au modèle);
- absence de délais dans la réponse du stock à l'exploitation, aussi bien au niveau de la composition des classes d'âge qu'à celui de la dynamique du stock (recrutement, croissance, mortalité, reproduction).

Malgré leurs contraintes, ces modèles demeurent fréquemment la moins mauvaise solution, particulièrement dans les régions tropicales où les conditions hydroclimatiques sont prépondérantes sur la variabilité de la production. En effet, les lectures d'âge sont délicates, coûteuses et de surcroît nécessaires en très grand nombre du fait de la forte variabilité des tailles à l'intérieur des cohortes, associée au mode d'agrégation dans le cas des espèces pélagiques (Fréon, 1985). De ce fait, les méthodes analytiques traditionnelles sont difficilement applicables. Si nos modèles peuvent s'affranchir de la nécessité de données biologiques quantitatives, il n'en demeure pas moins vrai qu'un minimum de connaissances qualitatives de l'écologie des espèces reste indispensable à leur mise en oeuvre.

Tout comme dans le cas des modèles synthétiques traditionnels, on est tenté d'utiliser les modèles ici décrits à des fins prévisionnelles, ce qui n'est pas dépourvu de risques. En effet, on doit pour cela être en mesure de prévoir plusieurs mois à l'avance non seulement le niveau de l'effort de pêche, mais dans certains cas les conditions climatiques également, ce qui relève

parfois de la boule de cristal autant que de la science. Par ailleurs, les intervalles de confiance sur les valeurs des paramètres des modèles seront souvent tels que des prévisions à l'intérieur de l'intervalle d'observation seront déjà incertaines, et qu'il serait hasardeux de vouloir effectuer des projections pour des estimations d'effort de pêche et/ou des variations hydroclimatiques situées en dehors de cet intervalle. «L'interpolation est une science, l'extrapolation est un art» (Laurec, com. pers.).

Larkin (1977) a écrit il y a déjà 13 ans une brillante épithète pour le MSY (prise maximale équilibrée). Le présent article n'a pas pour prétention de vouloir ressusciter un concept qui, au demeurant, n'est jamais vraiment mort (nécessité oblige!), mais de procurer au concept moribond un second souffle en l'utilisant au pluriel, puisqu'ici, à chaque niveau de la variable climatique, correspond une prise maximale équilibrée ou, pour le moins, un effort optimum. Par ailleurs, ces modèles rendent compte du fait que, à partir d'une situation d'équilibre de la pêcherie, on puisse obtenir de grandes fluctuations des captures (pouvant aller jusqu'à l'effondrement brutal du stock) sans augmentation de l'effort de pêche, mais simplement du fait des changements de l'environnement. Cette particularité apparaissait déjà dans les modèles stochastiques (Laurec *et al.*, 1980), mais seulement en terme de probabilité. Nous proposons ici aux responsables de l'aménagement un outil déterministe qui, même s'il reste imprécis au niveau des prévisions des valeurs de production, permet de mieux comprendre -et parfois de prévoir- les tendances des pêcheries. Dans ce dernier cas, on peut non seulement espérer mieux protéger la ressource, mais aussi l'exploiter de façon plus optimale en évitant de perdre les surproductions naturelles offertes par le milieu.

NOTES

Un logiciel CLIMPROD est disponible, FAO Fisheries technical paper (sous presse) : Computer programs for fish stock assessment. CLIMPROD experimental interactive software for choosing and fitting surplus production models including environmental variables on IBM PC and compatibles.

Cet article a fait l'objet d'une publication en anglais au symposium de Vigo (Fréon, 1988).

REMERCIEMENTS

Je remercie vivement Messieurs F. Laloë, E. Cadima et A. Laurec pour les critiques constructives qu'ils ont apportées à cet article

BIBLIOGRAPHIE

- Bakun A. and Parrish R.M. 1980. Environmental inputs to fishery population models for eastern boundary current regions, p. 67-104. *In*: G.D. Sharp (rapporteur). Workshop on the effects of environmental variation on the survival of larval pelagic fishes. Intergovernmental Oceanographic Commission. Rep. 28, 323 p.
- Csirke J. and Sharp G.D. 1983. Proceedings of the expert consultation to examine changes in abundance and species composition of neretic fish resources. San José, Costa Rica, 18-19 april 1983. FAO Fish. Rep., 291(1), 102 p.
- Cole L.C. 1954. The population consequences of life history phenomena. *Quart. Rev. Biol.* 29, 103-137.
- Dickie L.M. 1973. Interaction between management and environmental protection. *J. Fish. Res. Board Can.*, 30: 2496-2506.
- Dixon W.J. and Brown M.R. 1979. BMDP-79: biomedical programs. P. series. University of California Press, Berkeley, 880 p.
- Doubleday W.G. 1976. Environmental fluctuations and fisheries management. ICNAF selected papers, 1, 141-150.
- Ducan G.T. 1978. An empirical study of jackknife-constructed confidence regions in non linear regression. *Technometrics*, 20 (2): 123-129.
- Efron B. et Gong G. 1983. A leisurely look at the Bootstrap, the Jackknife and Cross-validation. *The American Statistician*, 37 (1): 36-48.
- Fletcher R.I. 1978. On the restructuring the Pella-Tomlinson system. *Fish. Bull. U.S.* 76 (3), 515-521.
- Fox W.W. 1970. An exponential surplus-yield model for optimizing exploited fish populations. *Trans. Am. Fish. Soc.* 99 (1): 80-68.
- Fox W.W. 1971. Random variability and parameters estimation for the generalized production model. *Fish. Bull. (U.S.)*, 69(3): 569-580.
- Fox W.W. 1974. An overview of production modeling. ICCAT workshop on tuna population dynamics, Nantes, France 1974, *Rec. Doc. Scient. CICTA*, 3: 142-156.
- Fox W.W. 1975. Fitting the generalized stock production model by least squares and equilibrium approximation. *Fish. Bull.*, 73 (1): 23-36.
- Fréon P. 1983. Production models as applied to sub-stock depending on upwelling fluctuations p. 1047-1064. *In*: G.D. Sharp and Csirke J. (eds), Proceedings of the expert consultation to examine changes in abundance and species composition of neretic fish resources. FAO Fish. Rep. 291 (3): 557-1224.
- Fréon P. 1984. Des modèles de production appliqués à des fractions de stocks dépendantes des vents d'upwelling (pêche sardinière au Sénégal) *Océanogr. Trop.* 19 (1): 67-94.
- Fréon P. 1985. La variabilité des tailles à l'intérieur des cohortes et des bancs de poissons. II: application à la biologie des pêches. *Oceanologica Acta* 8 (1): 87-99.
- Fréon P. 1988. Introduction of environmental variable into global production models. *In*: Wyatt and M.G. Larrañeta (eds) Long Term Changes in Marine Fishes Populations. Vigo, 18-21 novembre 1986, p. 481-526.
- Fréon P. et Wéber J. 1985. Djifère au Sénégal, la pêche artisanale en mutation dans un contexte industriel. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.* 47 (3-4), 1983: 261-304.
- Garrod D.J. 1969. «Schaeffer-type» assessment of catch/effort relationships in North Atlantic cod stocks. *Int. Comm. Northwest Atl. Fish., Res. Doc.* 68/51, 17 p.
- GENSTAT, 1980. Logiciels statistiques. Lawes Agricultural Trust Rothamstep experimental station.
- Graham M. 1935. Modern theory of exploiting a fishery and application to North Sea Trawling. *J. Cons. Int. Explor. Mer* 10, 264-274.

- Griffin W.L. Lacewell R.D. et Nichols J.P. 1976. Optimum effort and rent distribution in the Gulf of Mexico shrimp fishery. *Am. J. Agric. Econ.*, 1976 (2): 645-652.
- Gulland J.A. 1969. Manual of methods for fish stock assessment. Part I: Fish populations analysis. *FAO Man. Fish. Sci.*, 4, 154 p.
- Kawasaki T. 1983. Why do some pelagic fishes have wide fluctuation from the view point of evolutionary ecology? p.1065-1080. *In: G.D. Sharp and Csirke J. (eds), Proceedings of the expert consultation to examine changes in abundance and species composition of neretic fish resources.* FAO Fish. Rep., 291 (3): 557-1224.
- Laevastu T. and Larkins H.A. 1981. Marine fisheries ecosystem, its simulation and managment. Fishing News Book Ltd. Farnham, Surrey, England, 162 p.
- Larkin P.A. 1977. An epitaph of the concept of maximum sustained yield. *Trans. An. Fish. Soc.*, 106 (1), 1-11.
- Laurec A. et Le Guen J.C. 1981. Dynamique des populations marines exploitées. I: Concepts et modèles. *CNEXO, Rapp. Sci. et tech.*, 45, 117 p.
- Laurec A. Fonteneau A. et Champagnat C. 1980. Etude de la stabilité des modèles autorégénérants: 423-438. - *In: A. Saville (Eds), The assessment and managment of pelagic fish stocks.* Aberdeen 3-7/7/1978. *Rapp. P.-v. Réunion. Cons. int. Explor. Mer.*, 177, 517 p.
- Le Guen J.C. et Chevallier R. 1983. Etude des pêcheries; réflexions sur l'environnement et la gestion multispécifique. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 46 (1): 9-70.
- Loucks R.H. and Sutcliffe W.H. 1978. A simple fish-population model including environmental influence, for two western Atlantic shelf stock. *J. Fish. Res. Board Can.*, 35 (3): 279-285.
- Mac Call A. 1984. Population models of habitat selection, with application to the Northern anchovy. *Nat. Mar. Fish. Serv. Southwest Fisheries Center. Adm. Rep. Lj-84-01*, 98 p.
- Mac Arthur A.H. and Wilson E.O. 1967. The theory of island biogeography. Princeton Univ. Press, Princeton, 203 p.
- Marquardt D.W. 1963. An algorithm of least-square estimation of non linear parameters. *J. Soc. Ind. Appli. Math.* 11: 431-441.
- Nelson W.R. Ingham M.C. and Schaaf W.E. 1977. Larval transport and year-class strength of atlantic menhaden, *Brevoortia tyrannus*. *Fish. Bull. (U.S.)*, 75 (1): 23-41.
- Parrish R.A. Bakun A. Husby D.M. and Nelson C.S. 1983. Comparative climatology for selected environmental processes in relation to eastern boundary current pelagic fish reproduction P. 731-777. *In: G.D. Sharp and Csirke (eds), Proceedings of the expert consultation to examine changes in abundance and species composition of neretic fish resources.* FAO Fish. Rep., 291 (3): 557-1224.
- Parrish R.H. and Mac Call A. 1978. Climatic variation and exploitation in the pacific mackerel fishery. *Calif. Dept. Fish and Game, Fish Bull.*, 167: 110 p.
- Pella J.J. and Tomlinson P.K. 1969. A generalized stock production model. *IATTC Bull.*, 13 (3): 419-496.
- Rivard D. et Bledsoe L.J. 1978. Parameters estimation for the Pella-Tomlinson stock production model under nonequilibrium conditions. *Fish. Bull. U.S.*, 76: 523-534.
- Ricker W.E. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bull. Fish. Res. Board., Can.*, 191, 382 p.
- Roff D.A. and Fairbairn D.J. 1980. An evaluation of Gulland's method for fitting the Schaefer model. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 37: 1229-1235.
- Saville A. 1980. The assessment and managment of pelagic fish stocks. A Symposium hold in Aberdeen 3-7/7/1978. *Rapp. P.-v. Réunion. Cons. Int. Explor. Mer.*, 177, 517 p.
- Schaefer M.B. 1954. Some aspects of the dynamics of populations important to the managment of the commercial marine fisheries. *Bull. IATTC*, 1 (2): 27-56.
- Schaefer M.B. 1957. A study of the dynamics of the fishery for yellowfin tuna in the Eastern tropical Pacific ocean *Bull. IATTC*, 2 (6): 245-285.
- Schnute J. 1977. Improved estimates from the Schaefer production model: theoretical considerations. *J. Fish. Res. Board Can.*, 34: 583-603.
- Sharp G.D. 1980. Workshop on the effects of environmental variation on the survival of larval pelagic fishes. Lima, 29 April-5 May 1980: IOC Workshop report 28, 323 p.
- Sharp G.D. and Csirke J. 1983. Proceedings of the expert consultation to examine changes in abundance and species composition of neretic fish resources. San Jose, Costa Rica, 18-29 April 1983. *FAO Fish. Rep.* 291 (2) and (3), 553 p et 557-1224.
- Skud B. 1982. Dominance in fishes: the relation between environment and abundance. *Science*, 216 (9): 144-149.
- Soutard A. and Isaacs J.D. 1974. Abundance of pelagic fish during the 19th and 20th centuries as recorded in anaerobic sediment off the california. *Fish. Bull. U.S.*, 72 (2): 257-273.
- Steele J.H. and Henderson E.W. 1984. Modeling long-term fluctuations in fish stocks. *Science*, 224: 985-987.
- Uhler R.S. 1979. Least square regression estimates of the Schaefer production model: some Monte Carlo simulation results. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 37: 1284-1294.
- Walter G.G. 1973. Delay-differential equation models for fisheries. *J. Fish. Res. Board Can.*, 30: 939-945.
- Walter G.G. 1975. Nonequilibrium regulation of fisheries. *ICNAF Res. Doc.* 75/IX/131.
- Walter G.G. 1986. A robust approach to equilibrium yield curves. *Can J. Fish Aquat. Sci.*, 43: 1232-1239
- Walters C.J. 1987. Nonstationarity of production relationships in exploited populations. *Can. J. Fish. Aqu. Sci.*, 44 (Supp. 2): 156-165
- Wirtki K. 1973. Teleconnections in the equatorial Pacific ocean. *Science*, 180: 66-80.