

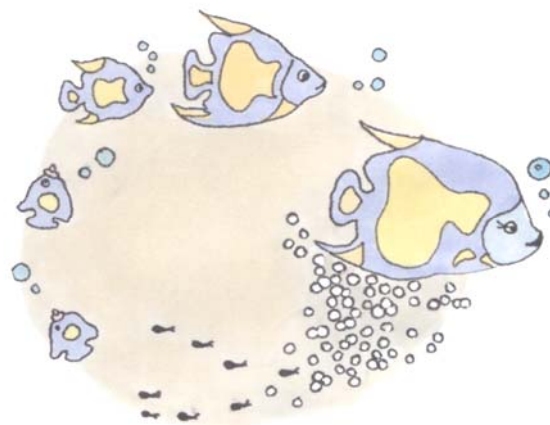
Dynamique spatiale et saisonnière de pêcheries démersales et benthiques Caractérisation, modélisation, et conséquences pour la gestion par Zones Marines Protégées

**Mémoire présenté le 17 décembre 2003 par D. Pelletier
en vue de l'obtention de l'Habilitation à Diriger les Recherches**

devant le Jury composé de :

Thang DO CHI	Professeur à l'Université Montpellier II	Président du Jury
Camille DUBY	Professeur émérite à l'Institut National Agronomique à Paris	Rapporteur
Ray HILBORN	Professeur à l'Université de Washington à Seattle	Rapporteur
Jean-Luc GOUZE	Directeur de Recherches à l'INRIA Sophia- Antipolis	Rapporteur
Cédric BACHER	Cadre de Recherche à l'IFREMER	Examineur
Philippe GROS	Cadre de Recherche à l'IFREMER	Examineur





Remerciements

Je souhaite remercier Philippe Gros pour ses encouragements continus dans la réalisation de ce mémoire, ses relectures attentives et ses conseils avisés.

Je veux également remercier Annick Radenac sans la compétence et la disponibilité de laquelle je n'aurais pu avoir accès à toute la bibliographie.

Je remercie enfin Christine Maisonneuve pour avoir toujours su trouver quelques instants pour m'aider lorsque j'en avais besoin, ainsi que Tiphaine Lagryffoul pour ses illustrations.

Et surtout, je n'oublie pas mes proches qui m'ont laissée consacrer des week-ends et des vacances à venir à bout de ce travail de synthèse. Merci !



Introduction

Par définition, l'espace est le support des processus, c'est là où ils prennent place et où ils interagissent. Ainsi, une relation de prédation ne peut exister que s'il y a co-occurrence du prédateur et de la proie dans l'espace et dans le temps. De même, la pêche n'entraîne une capture que si les répartitions spatio-temporelles de l'effort de pêche et de l'abondance des ressources coïncident. C'est pourquoi considérer la dynamique des ressources et des pêcheries en explicitant jusqu'à un certain point les aspects spatial et temporel conduit à une représentation plus juste de cette dynamique, et permet de mieux la comprendre et notamment d'en explorer la relation avec des facteurs environnementaux ou autres.

Cet angle de vue sous-tend l'ensemble de ce travail. L'émergence des questions liées aux échelles spatio-temporelles en halieutique accompagne un phénomène similaire en écologie depuis une quinzaine d'années, et ce à travers deux thèmes fondamentaux : les processus expliquant le développement et la persistance de structures spatio-temporelles, et les implications pour la dynamique des populations et des écosystèmes (Levin 1992). La question de l'échelle d'observation est centrale à ces deux thèmes : quelle est l'échelle qui délimite le bruit et la dynamique « pertinente » par rapport à la question posée ?

Ce travail s'intéresse au deuxième thème. Il part autant que possible des données pour identifier les processus de la dynamique, leurs échelles caractéristiques et pour en déduire des modèles appropriés pour répondre à la question principale : quelles sont les conséquences des aspects spatio-temporels des populations et de l'exploitation sur l'évaluation et la gestion des ressources exploitées par la pêche ? Quelles conséquences pratiques peut-on en tirer quant à la gestion de ces ressources ?

0.1. Aspects spatio-temporels de la dynamique des populations marines exploitées et de la pêche.

Les processus qui déterminent la dynamique des ressources et des pêcheries se produisent à différentes échelles spatiales et temporelles, bien évidemment liées les unes aux autres. Plus l'échelle spatiale est fine, plus fine sera l'échelle temporelle associée. Pour des raisons pratiques, les processus sont distingués ci-dessous suivant qu'ils se déroulent à petite échelle, ou à méso- et grande échelle (Tableau 0.1). Les caractéristiques spatio-temporelles recouvrent à la fois des aspects statiques (distributions spatiales) et des aspects dynamiques (mouvements).

Quatre types de mouvements horizontaux peuvent être identifiés : a) un mouvement local de dispersion et de recherche de nourriture associé à un comportement résident ou territorial ; b) une dispersion non-orientée et indépendante des mouvements des autres individus et des saisons, qui correspond à un comportement nomade ; c) un mouvement directionnel, prévisible dans le temps et dans l'espace : la migration ; et d) une dispersion particulière : la dispersion des oeufs et larves¹.

Ce travail s'intéresse à la ***distribution spatiale et saisonnière des ressources en relation avec le cycle de vie annuel des populations***, i.e. les zones de présence, les migrations ontogéniques et les dispersions à grande distance (Tableau 0.1). Selon les saisons, il existe des différences d'abondance marquées dans une même région, à la fois en biomasse totale et en structure démographique. Le cycle de vie de nombreuses espèces, y compris des espèces importantes au plan commercial, est rythmé par la reproduction². Après celle-ci, les adultes migrent en général vers des aires d'alimentation, et les oeufs fertilisés et les larves dérivent vers des nourriceries. Il existe donc

¹ A titre d'exemple, Roberts & Polunin (1991) recensent les principales caractéristiques des mouvements chez les poissons de roche.

² même quand la reproduction se produit continuellement au long de l'année, elle présente en général un ou deux pics saisonniers.

souvent une ségrégation spatiale entre les adultes et les juvéniles qui restent en général dans ces nourriceries jusqu'à la maturité (schématiquement), puis migrent ensuite vers les zones d'alimentation. Ceci s'explique notamment par le besoin d'habitats ou de fonds spécifiques pour l'établissement des post-larves et/ou les nourriceries de juvéniles : les juvéniles de certains poissons plats se trouvent essentiellement en zone estuarienne, les forêts de macro-algues et les herbiers à zoostères sont également des sites privilégiés pour des frayères et des nourriceries. Plusieurs exemples et références peuvent être trouvées dans Rowley (1994). Chez les populations de poissons et de crustacés marins, la dynamique spatiale et saisonnière est donc fréquemment liée au cycle de vie, et la répartition spatiale de l'exploitation suit cette dynamique (Encadré 0.1).

Processus	Echelle spatio-temporelle
<i>Echelle locale (individu, banc...)</i>	
• positionnement et mouvements verticaux	<ul style="list-style-type: none"> • profondeur • jour/nuit
• comportement agrégatif du poisson (Paloheimo & Dickie 1964)	<ul style="list-style-type: none"> • de 1 à 100 m • de la minute à quelques jours
<ul style="list-style-type: none"> • mouvements liés à la recherche de nourriture • dispersion locale du poisson 	<ul style="list-style-type: none"> • variations locales des conditions environnementales • du jour au mois
<ul style="list-style-type: none"> • comportement du poisson par rapport aux engins de pêche³ • comportement de recherche du pêcheur 	<ul style="list-style-type: none"> • opération de pêche • de 100 m à quelques km • de l'heure à la semaine
<i>Echelles plus régionales (population, peuplement, écosystème)</i>	
• zones de présence (éventuellement saisonnières)	<ul style="list-style-type: none"> • à l'intérieur de l'aire de distribution • mois
• migrations orientées (éventuellement saisonnières)	<ul style="list-style-type: none"> • à l'intérieur de l'aire de distribution ou éventuellement en dehors (émigration, immigration) • mois
• dispersion à grande distance, par ex. dispersion larvaire ou dispersions non orientées	<ul style="list-style-type: none"> • conditions hydroclimatiques • à l'intérieur de l'aire de distribution • de la semaine au mois
• allocation de l'effort de pêche d'une opération de pêche à l'autre	<ul style="list-style-type: none"> • métiers⁴, comportement stratégique du pêcheur • à l'intérieur de l'aire de distribution • de la semaine au mois
• variations de l'aire de distribution (expansions, contractions, déplacements)	<ul style="list-style-type: none"> • conditions hydroclimatiques ou autres • région • une à plusieurs années

Tableau 0.1. Processus spatialisés et échelles associées mis en jeu dans la dynamique des ressources et des pêcheries. Les facteurs associés ne sont pas listés de manière exhaustive, mais simplement à titre indicatif. D'autres exemples de processus et les échelles correspondantes peuvent être trouvés dans Mason & Brandt (1999).

³ ou par rapport au moyen d'observation scientifique, par ex. navire, système acoustique ou vidéo, observateur visuel...

⁴ le métier est un type d'activité de pêche à l'échelle de l'opération de pêche (voir § III.1)

Encadré 0.1. Distribution spatiale et saisonnière de l'exploitation en fonction des ressources.

Les **concentrations périodiques** de certains stades d'une population occasionnent le développement de **pêches ciblées parfois intensives**. Dans le cas du maquereau de l'Atlantique Nord-Est par exemple, les zones et les saisons de pêche sont complètement liées aux **migrations et aux aires d'hivernage** (Whitmarsh & Young 1985). Avant de se reproduire le long de l'accore de février à juin⁵, le stock occidental reste de novembre à début février sur les zones d'hivernage au nord-ouest de l'Irlande et surtout autour de la Cornouaille anglaise (Anonyme 1997, 1999b). Après la reproduction, il migre vers la mer du Nord et la mer de Norvège en direction des zones d'alimentation estivales où il se mélange au stock de mer du Nord. En conséquence, les principales pêcheries ciblées sur le maquereau sont une pêcherie estivale en mer du Nord et mer de Norvège, et une pêcherie d'hiver au nord-ouest de l'Irlande et autour de la Cornouaille anglaise. Un schéma analogue prévaut pour le maquereau du Japon qui se concentre au sud-est de l'île d'Honshyu pendant l'hivernage (Belyaev 1985). L'exploitation de la civelle sur la côte atlantique constitue un autre exemple de pêche ciblée sur les concentrations d'un stade d'une population. Il faut noter qu'il s'agit bien de concentrations dans une zone correspondant à un habitat particulier, et non d'agrégaions due à un comportement grégaire.

Dans d'autres cas, les concentrations ont lieu **pendant la période de reproduction**, entraînant l'intensification de l'exploitation (Ogden & Quinn 1984). C'est le cas des Salmonidés bien entendu, mais aussi du hoki ou de l'empereur en Nlle Zélande (Robertson et al. (1984) et Murdoch (in press) dans Rowley (1994) ; Vignaux 1996a)), et du hareng. En Colombie Britannique, la pêcherie de harengs prêts à se reproduire⁶ donne lieu à une pression de pêche extrêmement élevée (Hall et al. 1988). Une autre pêcherie de harengs géniteurs existe au printemps au large de la Norvège (voir les références dans Rottingen & Slotte (1998)). Enfin, l'exploitation du lieu noir de l'Ouest de l'Ecosse répondait à ce schéma jusque dans les années 80 (voir § II.4).

Même en milieu tropical, les concentrations et les migrations ontogéniques sont saisonnières. Presque toutes les espèces de poisson de récif corallien migrent pour aller se reproduire dans une zone plus profonde (Johannes 1978; Ogden & Quinn 1984). A cette occasion, les géniteurs forment de grandes agrégations (à une échelle très supérieure à celle d'un banc typique) dans des endroits particuliers comme le tombant du récif ou les canyons. Des concentrations de larves sont trouvées au large à plusieurs kilomètres. Sont aussi observés chez la plupart des espèces tropicales des pics saisonniers de reproduction.

Puisque les distributions spatio-saisonnières sont associées au déroulement du cycle de vie, **les zones de présence** des animaux évoluent **en fonction de l'âge**. Ainsi, le recrutement a surtout lieu en zone côtière, les individus migrant vers des zones plus profondes au fur et à mesure qu'ils grandissent, par ex.. la langouste de l'Ouest de l'Australie (Walters et al. 1993), les crevettes pénéides (Garcia & Lereste 1981), ou autres (Garcia 1986). Chez la sole du golfe de Gascogne, les immatures grandissent en zone côtière tandis que les adultes alternent entre zones de reproduction au large en hiver et zones d'alimentation côtières en été (Forest 1988). De plus, les individus migrent de plus en plus au large à mesure qu'ils vieillissent (Koutsikopoulos 1991). La ségrégation spatiale par stades permet un ciblage précis de l'exploitation ; ainsi, la sole adulte est ciblée au large par certains chalutiers et des fileyeurs, tandis que les soles plus jeunes sont capturées plus près de la côte par de petits chalutiers. Citons enfin l'exemple de la seiche du golfe de Gascogne (Le Goff (1991) dans Donoso-Perez & Forest (1993). Cette population formée d'individus d'âges 1 et 2 se trouve au large en hiver, puis migre dès la fin mars pour venir se reproduire en zone côtière d'avril à juin. Pendant l'été, la majeure partie de la population gagne la frange littorale. En septembre, elle retourne au large. En conséquence, la population est exploitée au large en hiver et en zone côtière au printemps. Dans une analyse considérant conjointement les principales ressources du golfe de Gascogne (18 espèces), Poulard & Léauté (2001) mettent en évidence la prépondérance des aspects spatial et saisonnier dans la variation des débarquements mensuels par unité d'effort. Le premier facteur structurant, opposant automne/hiver et printemps/été, correspond à la saisonnalité de la reproduction et des migrations entre la côte et le large. Le second facteur structurant fait apparaître un découpage plus fin des saisons en relation avec les zones de distribution des ressources (par ex. selon un gradient bathymétrique) et la répartition spatiale de l'exploitation.

⁵ en fait, la reproduction commence le long de l'accore, mais se répartit finalement sur le plateau.

⁶ la rogue (gonade) de hareng est le principal produit de cette pêcherie qui a lieu en mars ou avril pendant une très courte période, mais le hareng est aussi exploité à d'autres fins en novembre et décembre.

Les exemples pourraient être multipliés, mais il s'agit ici simplement d'illustrer le cadre de ce travail.

Considérant comme un trait général la spatialisation de la dynamique liée à la reproduction, Pak (1989) avait développé un modèle déterministe structuré en longueur, qui n'explicitait pas les aspects spatiaux, tirant parti de la ségrégation spatiale pour simplifier les équations, mais ce modèle ne permettait pas une description explicite de l'exploitation de la population. A contrario, **le présent travail se préoccupe essentiellement de la pêche, de sa dimension spatio-temporelle, et des conséquences pour la gestion des ressources**. La plupart des questions halieutiques importantes sont à l'interface des dynamiques de l'exploitation et de la ressource (Hilborn 1985). Ainsi, le développement de modèles où l'espace est explicitement décrit comme le support de l'interaction entre population et exploitation semble indispensable. Comme le souligne Lardon (1996), l'espace n'est d'ailleurs pas seulement un support, mais un **facteur actif** de la dynamique d'un système. En halieutique, la dynamique de l'allocation spatiale de l'effort de pêche en est un exemple, puisqu'il s'agit de choisir un lieu de pêche en fonction de plusieurs critères comme la distance au port, le profit attendu, etc... Des modèles spatialement explicites sont indispensables pour appréhender correctement la **relation entre effort de pêche et mortalité par pêche**.

Ce travail ne s'intéresse pas au comportement grégaire et aux mouvements rapides à l'échelle locale (Tableau 0.1). Par ailleurs, on se limitera principalement à des espèces des zones tempérées où la saisonnalité de la dynamique des populations est plus marquée, que ce soit pour la reproduction ou les migrations. Néanmoins, les outils présentés dans ce travail sont transposables à des espèces tropicales.

0.2. Des mesures de gestion dans un contexte de surexploitation généralisée.

Dans la plupart des pêcheries, les ressources halieutiques sont en situation de surexploitation souvent à un niveau excédant très largement leur potentiel biologique⁷. La FAO estime que 70% des ressources mondiales sont en danger, et que leur conservation requiert une action urgente (FAO 1995). Cette situation prévaut aussi bien dans les régions tropicales, que dans les régions tempérées auxquelles s'intéresse plus particulièrement ce travail. Par ailleurs, le problème de surexploitation se double d'un gaspillage des ressources du à l'existence de quantités importantes de rejets, i.e. de captures rejetées à la mer sans utilisation et qui pour l'essentiel ne survivent pas une fois remises dans l'eau.

Dans une situation de surexploitation avancée, la mise en oeuvre de mesures de réduction globale des captures (TAC⁸) ou de l'effort de pêche (TAE⁸) implique généralement des pertes de capture à court terme⁹ insupportables pour la profession. Des solutions peuvent être trouvées pour modérer la perte ou ses effets, comme des compensations financières, ou des réductions graduelles du TAC (cf par ex. Pelletier & Laurec 1992). Cependant, étant donnée la gravité de la situation actuelle, des mesures de gestion sévères et immédiates seraient nécessaires dans un grand nombre de pêcheries. Des mesures de gestion complémentaires des TACs et des TAE seraient donc à mettre en oeuvre.

Il faut noter que même les pêcheries soumises à une régulation institutionnelle se trouvent dans cette situation. Ceci signifie que les mesures de gestion actuelles n'atteignent pas l'objectif de réduire le niveau d'exploitation en vue de conserver les populations (voir par ex. Botsford et al. 1997). Dans un certain nombre de cas, le problème n'est pas tant celui de la mesure de gestion que de son respect. La surexploitation est souvent imputée au manque de contrôle sur les moyens de pêche ;

⁷ Pour éviter toute polémique sémantique quant aux termes de surexploitation et de potentiel biologique, ceci signifie que, en regard de bien des outils d'évaluation utilisés actuellement, et compte tenu de l'information et de la connaissance disponibles, le niveau de ces ressources est actuellement très bas, et la probabilité n'est pas négligeable qu'elles puissent à plus ou moins court terme chuter de manière dramatique, ce qui remettrait en cause les pêcheries dont elles dépendent. Garcia (1986) présente la surexploitation comme un excès d'effort de pêche par référence à un critère biologique ou économique.

⁸ Total Autorisé de Captures et Total Autorisé d'Effort

⁹ le temps que le stock se régénère

ainsi dans une pêcherie commerciale en libre accès, la surcapitalisation conduit à des capacités de capture très supérieures au potentiel des ressources (Gordon 1954). Néanmoins dans d'autres cas, il s'avère que les mesures de gestion ne peuvent être efficaces, car elles sont contournées ou détournées par une adaptation de la stratégie du pêcheur ou de l'armement, ce qui engendre des effets pervers annulant l'effet positif des mesures de gestion. L'adaptation vise à compenser la perte de capacité de capture induite par la mesure de gestion, en agissant sur un autre levier, ce qui revient à maintenir la mortalité par pêche sur les ressources, en contradiction avec l'objectif de gestion initial. Die (1998) illustre cette adaptation par l'exemple de la pêcherie de crevette australienne. Soumis depuis 1977 à des mesures de contrôle de l'effort successivement basées sur différents critères, les pêcheurs ont adapté leurs navires et leur matériel de pêche de manière à garder un niveau de capture équivalent. Une situation similaire s'est produite au Canada (Charles 1995). La question se pose donc de trouver des mesures de gestion qui soient réellement efficaces, c'est à dire dont les effets secondaires ne viennent pas à l'encontre des objectifs de gestion initiaux.

En théorie, le « système pêche » peut être contrôlé soit par ses entrées (l'effort de pêche, *i.e.* par définition les moyens mis en oeuvre pour pêcher), soit par ses sorties¹⁰ (les captures). L'effort peut se contrôler à plusieurs niveaux : nombre d'unités de pêche exploitant les ressources (licences, permis), effort individuel par unité de pêche (nombre ou dimension des engins, temps de sortie), ou par la fermeture de zones à la pêche. L'effort de pêche est un concept multidimensionnel, voire nébuleux (Wilen 1979), puisqu'il dépend des caractéristiques techniques du navire, des engins, etc... Les pêcheurs peuvent donc réajuster leur capacité de capture en cas de régulation de l'effort¹¹. Pour la gestion par quotas de capture, la flexibilité est encore accrue.

Dans une situation de surexploitation grave, il apparaît donc nécessaire de ***réduire la capacité de capture***, mais aussi de ***combiner plusieurs types de mesures de gestion*** afin que les pêcheurs ne puissent les contourner facilement en adaptant leurs moyens de pêche.

0.3. Les pêcheries complexes (ou composites).

La majorité des pêcheries sont complexes, c'est à dire qu'elles se caractérisent par de nombreuses espèces exploitées concurremment par divers engins à partir de différents bateaux, selon des modes opératoires variables au cours de l'année (voir Berthou et al. (1997) ou Pelletier (2000) pour des exemples). Un métier est un type d'activité de pêche caractérisé par un engin, des espèces-cibles et des zones de pêche. Ces pêcheries complexes offrent un exemple frappant de l'importance des aspects spatiaux pour la dynamique des ressources. En effet, le recouvrement des distributions spatio-temporelles des ressources et des activités de pêche crée des interactions dites techniques (ou technologiques) qui ajoutent à la complexité de la dynamique de la pêcherie. Ainsi, une activité de pêche dirigée vers un groupe d'espèces (espèces-cibles) capturera en réalité un nombre d'espèces plus grand (Pope 1975). Des exemples peuvent être trouvés dans Le Guen & Chevalier (1982), Murawski et al. (1983), Anonyme (1987), etc... Ainsi, les captures accidentelles (ou accessoires) de merlu immature par les langoustiniers dans le golfe de Gascogne entraînent une dépendance des métiers ciblant le merlu vis-à-vis des langoustiniers. Ceci est aussi vrai en mer Celtique pour les captures accidentelles de merlan immature par d'autres langoustiniers. Les captures accidentelles de sole immature par des crevettiers dans le golfe de Gascogne sont un autre exemple d'interaction technique.

Dans une pêcherie complexe, lorsqu'une mesure de gestion est instaurée même pour une seule activité de pêche ou une seule population, plusieurs activités peuvent en subir les conséquences et s'adapter en retour. A la limite, toute la pêcherie et toutes les ressources peuvent s'en trouver affectées.

Un cas particulier d'interaction technique est l'exploitation séquentielle, c'est à dire qu'une même

¹⁰ en automatique, on parle alors d'une consigne et non d'un contrôle.

¹¹ voir l'exemple de la pêcherie de crevette australienne.

population est exploitée successivement par différents métiers, soit au cours d'une même année en fonction des saisons, soit d'une année sur l'autre si les différents métiers ciblent différents stades de la population.

De manière évidente, *interactions techniques et exploitation séquentielle sont largement dépendantes des distributions spatiales et saisonnières des ressources et de l'effort de pêche.*

Par suite, l'exploration de la dynamique d'une pêcherie complexe et des conséquences des interactions techniques, requiert un modèle lui-même *complexe* et *intégrant une composante spatio-saisonnière*¹².

Un objectif final de ce travail est d'évaluer et de *comparer les impacts de différentes mesures de gestion sur une pêcherie complexe*. Les mesures de gestion considérées seront d'une part des mesures *globales*, et d'autre part des mesures *locales*, *i.e.* s'appliquant à une zone bien délimitée durant une certaine période. On considèrera la *combinaison* simultanée de plusieurs types de mesures de gestion. La comparaison des mesures de gestion et l'évaluation de leurs conséquences pour les ressources et l'exploitation seront menées par des simulations basées sur une modélisation mathématique déterministe de la dynamique de la pêcherie.

0.4. Plan du mémoire.

Pour être en mesure de déterminer des zones dont la fermeture à certaines périodes permettrait de diminuer la pression de pêche globale sur la population, il faut disposer d'une connaissance précise : a) des zones de présence de cette population pour chaque stade, et de l'abondance de chaque stade dans chaque zone en fonction des saisons ; et b) des lieux de pêche et des modalités de l'exploitation.

Dans le *chapitre I*, on présente des méthodes pour caractériser les distributions spatiales et saisonnières des populations. Ces méthodes se basent sur l'analyse de données commerciales et/ou scientifiques de capture et d'effort. Elles consistent d'une part à estimer des cartes d'abondance des populations exploitées (§ I.1 et I.3), et d'autre part à déterminer des zones et des saisons de présence pour ces populations (§ I.2).

Le *chapitre II* est consacré à la modélisation mathématique de la dynamique spatiale et saisonnière des populations. Il commence par une revue de la littérature sur les modèles spatialisés en dynamique des populations et des peuplements (§ II.1) et un bilan des applications existant en halieutique (§ II.2). Ces synthèses permettent de guider le choix d'un formalisme approprié aux objectifs de ce travail (§ II.3). Le chapitre s'achève par la présentation d'un modèle de la dynamique spatiale et saisonnière de la population de lieu noir de l'Ouest de l'Ecosse (§ II.4). Grâce à ce modèle, on a analysé l'effet de la répartition spatiale et saisonnière de l'effort de pêche sur la dynamique de la population et des captures.

Le *chapitre III* est consacré à la répartition spatio-temporelle de l'effort de pêche, sa caractérisation et ses conséquences sur l'évaluation des stocks (au sens large) vues sous l'angle de la relation entre effort de pêche et mortalité par pêche. On y présente d'abord une méthodologie d'analyse de données commerciales de capture et d'effort visant à caractériser l'activité de pêche dans une pêcherie complexe (§ III.1). Le § III.2 traite de la modélisation de l'allocation spatiale de l'effort de pêche telle qu'elle a pu être abordée dans la littérature halieutique. Enfin, au § III.3, sont étudiées les conséquences de la répartition spatiale de l'effort de pêche pour l'évaluation des stocks. On propose notamment un indice d'abondance qui prend explicitement en compte les distributions spatiales de la population et de l'effort de pêche, et qui permet ainsi de pallier les inconvénients des indices d'abondance couramment utilisés en évaluation des stocks.

¹² Charles & Reed (1985) proposent un modèle bioéconomique d'optimisation dans le cas d'une pêcherie séquentielle, mais monospécifique et non spatialisée.

Les travaux exposés au **chapitre IV** concernent l'évaluation du potentiel des Zones Marines Protégées (ZMP) pour la gestion et la conservation des ressources marines. Sont d'abord présentés la problématique des ZMP, les contextes qui concourent à leur popularité actuelle, ainsi qu'une palette d'exemples illustrant la diversité du concept (§ IV.1 et IV.2). Dans un deuxième temps, on s'intéresse à l'évaluation *in situ* de l'impact de ZMP sur les populations et les peuplements marins. Après une revue de la littérature, on propose une démarche d'analyse appliquée à une réserve marine établie sur un récif corallien du lagon de Nouméa (§ IV.3). Cette démarche se distingue des méthodes existantes en ce qu'elle considère l'ensemble du peuplement ainsi que l'habitat. La suite du chapitre (§ IV.4) est consacrée à l'évaluation de l'impact des ZMP à partir de modèles exploratoires. Après une revue des modèles existant en halieutique, on présente un modèle de simulation destiné à quantifier l'impact¹³ sur une pêcherie complexe de différents types de mesures de gestion, et en particulier l'impact de ZMP. Cet outil, nettement plus sophistiqué que le modèle du § II.4, se veut générique et applicable à un grand nombre de pêcheries.

Le **chapitre V** reprend brièvement l'ensemble des résultats de ce travail et propose des pistes de recherche, déjà en cours ou plus prospectives, pour prolonger les acquis présentés dans ce mémoire.

¹³ Par ex., en termes de niveaux d'abondances de population et des captures.

Table des matières

Chapitre 0. Introduction

- 0.1. Aspects spatio-temporels de la dynamique des populations marines.*
- 0.2. Des mesures de gestion dans un contexte de surexploitation généralisée.*
- 0.3. Les pêcheries complexes (ou composites).*
- 0.4. Plan du rapport.*

Chapitre I. La dimension spatiale et saisonnière des cycles de vie des populations marines exploitées. Analyse et modélisation statistiques des distributions spatio-saisonnières des ressources.

Introduction.

I.1. Modélisation des structures spatiales et cartographie d'abondance à partir des données scientifiques.

- I.1.1. Application de la géostatistique.
- I.1.2. Micro-chalutages.
- I.1.3. Conclusion.

I.2. Zones et saisons de présence à partir des données commerciales et scientifiques.

- I.2.1. Les données commerciales.
- I.2.2. Analyse des données de mer Celtique.
- I.2.3. Conclusion.

I.3. Cartographie d'abondance par combinaison des données scientifiques et commerciales.

- I.3.1. Modèle statistique et approche bayésienne.
- I.3.2. Application au flétan du Pacifique.
- I.3.3. Conclusion.

I.4. Conclusion du chapitre.

Chapitre II. Modélisation de la dynamique spatiale et saisonnière des ressources.

II.1. Modèles spatialisés en dynamique des populations.

- II.1.1. Modèles de dynamique de patch.
- II.1.2. Modèles à espace continu.
- II.1.3. Modèles à espace discret.
- II.1.4. Conclusion.

II.2. Exemples de modèles spatialisés en halieutique.

- II.2.1. Modèles simples à deux patches.
- II.2.2. Modèles d'évaluation des stocks.
- II.2.3. Modèles multispécifiques.
- II.2.4. Modèles de dynamique en environnement hétérogène.
- II.2.5. Modèles pour explorer des mesures de gestion.

II.3. Choix d'un formalisme.

II.4. Un modèle de la dynamique de population de lieu noir de l'Ouest de l'Ecosse.

II.4.1. Dynamique de la population.

II.4.2. Evaluation de la dynamique de la population et des captures.

II.4.3. Relation entre effort de pêche et mortalité par pêche.

II.4.4. Principaux résultats.

II.5. Conclusion du chapitre.

Chapitre III. La répartition spatio-temporelle de l'activité de pêche. Conséquences pour la relation entre effort de pêche et mortalité par pêche.

III.1. Caractérisation de l'allocation spatio-temporelle de l'effort de pêche.

III.1.1. Méthodologie.

III.1.2. Application à la pêcherie de mer Celtique.

III.1.3. Discussion.

III.1.4. Autres approches.

III.2. Modélisation de l'allocation spatiale et temporelle de l'effort de pêche.

III.2.1. Modèles de comportement.

III.2.2. Analyses empiriques des facteurs déterminant l'allocation de l'effort.

III.2.3. Modèles mathématiques de dynamique d'allocation de l'effort.

III.2.4. Conclusion.

III.3. Les conséquences pour l'évaluation des stocks.

III.3.1. La relation entre effort de pêche et mortalité par pêche.

III.3.2. Causes d'écart à la proportionnalité et solutions apportées.

III.3.3. Construction d'un indice d'abondance global.

III.3.4. Conclusion.

Chapitre IV. Le contrôle de l'effort de pêche par des zones marines protégées.

Introduction

IV.1. Objectifs et avantages attendus des ZMP

IV.1.1. Effets sur la dynamique des populations.

IV.1.2. Gestion adaptative et laboratoire naturel.

IV.1.3. Approche de précaution.

IV.2. Les expériences de gestion par ZMP.

IV.2.1. Le contexte international de la protection de la nature.

IV.2.2. Le contexte scientifique

IV.2.3. Exemples de ZMP

IV.3. Evaluation de l'impact de ZMP par des analyses empiriques.

IV.3.1. Synthèse d'études empiriques référencées dans la littérature.

IV.3.2. Une application aux réserves du lagon de Nouméa

IV.4. Evaluation de l'impact de ZMP par des modèles dynamiques.

IV.4.1. Modèles monospécifiques.

IV.4.2. Les modèles existants de la dynamique d'une pêcherie complexe.

IV.4.3. Un modèle générique de la dynamique d'une pêcherie complexe.

Aspects spatio-temporels.

Dynamique des populations.

Structure et dynamique de l'exploitation.

Calcul de l'effort et de la mortalité par pêche.

Mesures de gestion et adaptation de l'effort de pêche à ces mesures.

IV.4.4. Développement de l'outil de simulation : un projet pluridisciplinaire avec des informaticiens.

Elaboration du cahier des charges.

Modèle statique.

Conception et architecture logicielle d'un prototype.

Architecture logicielle d'une version 1.0.

Interfaces

IV.4.5. Une première application.

IV.4.6. Limites du modèle et perspectives de développement du simulateur.

IV.5. Conclusion du chapitre.

Chapitre V. Conclusions et perspectives.

V.1. Un bref résumé des résultats.

V.2. Perspectives de recherches..

V.2.1. Connaissance de la dynamique spatiale et saisonnière des populations et de l'exploitation.

Distributions spatiales et saisonnières des populations, migrations, et cycles de vie

Structure et dynamique de l'exploitation

Modélisation de la dynamique et ajustement du modèle

Simulation de la dynamique de pêcheries

Evaluation in situ des effets d'une ZMP

V.2.2. Intégration de l'information et des connaissances.

Annexes

Annexe I. Formulation bayésienne du krigeage ordinaire (§ I.3)

Annexe II. Synthèse bibliographique sur les modèles spatialisés en écologie et dynamique des populations (§ II.1)

Annexe III. Synthèse bibliographique sur les modèles spatialisés en halieutique (§ II.2)

Annexe IV. Construction du modèle spatio-temporel de la dynamique de population de lieu noir de l'Ouest de l'Ecosse (§ II.3)

Annexe V. Etude de l'effet de l'allocation spatiale de l'effort de pêche sur la qualité des indices d'abondance – Protocole des simulations (§ III.3)

Annexe VI. Exemples de Zones Marines Protégées référencées dans la littérature (§ IV.3.1., IV.4.1, et IV.4.2)

Annexe VII. Etudes empiriques référencées dans la littérature (§ IV.3). Protocole expérimental

Annexe VIII. Etudes empiriques référencées dans la littérature (§ IV.3). Méthodologie d'analyse

Annexe IX. Etudes empiriques référencées dans la littérature (§ IV.3). Principaux résultats

Bibliographie

Chapitre I.

La dimension spatiale et saisonnière des cycles de vie des populations marines exploitées. Analyse et modélisation statistiques des distributions spatio-saisonnières des ressources.

Introduction

Cycle de vie annuel et métapopulation. Plusieurs exemples de populations présentant des caractéristiques spatiales et saisonnières ontogéniques, i.e. liées au déroulement de leur cycle de vie, ont été donnés au chapitre introductif (Encadré 0.1). On peut en déduire un schéma plus ou moins générique où apparaissent les grands types de zones de présence : reproduction, nourriture, zone de développement des immatures (Figure I.1). Des zones d'étendues différentes se traduisent par des concentrations temporaires d'abondance pour certains stades de la population.

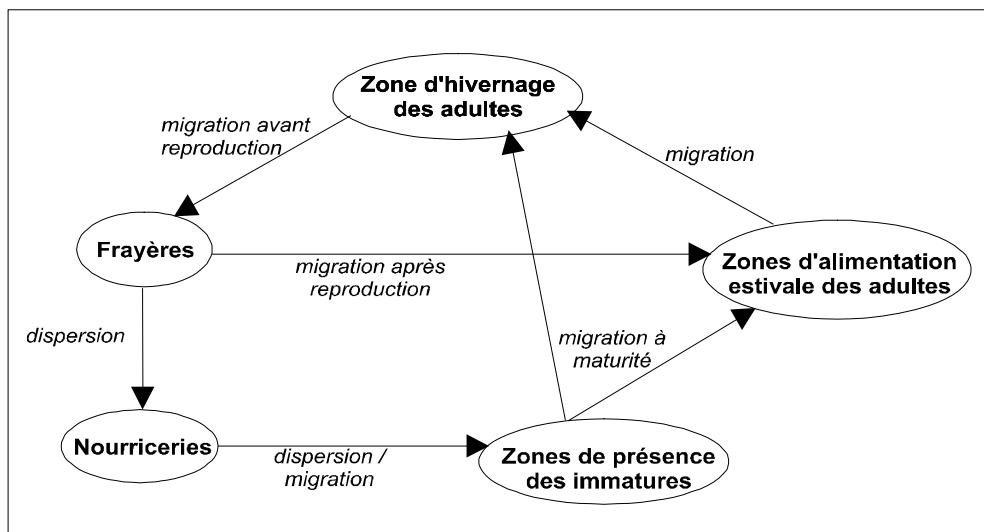


Figure I.1. Cycle de vie générique et compartiments spatiaux-saisonniers associés. Les immatures peuvent aussi se retrouver dans des zones spécifiques des adultes avant maturité.

Cette zonation du cycle de vie en termes d'« activités » successives des stades d'une population dépend de l'identité de cette population en tant qu'unité biologique, et des échanges avec les populations voisines de la même espèce. Elle peut aussi être considérée sous l'angle des habitats nécessaires à la survie de certains stades démographiques¹. Le concept de métapopulation (Levins 1969 dans Hanski (1998); Pulliam 1988) s'introduit donc naturellement dans ce genre de considérations. A l'origine, une métapopulation était vue comme un ensemble de populations locales instables occupant un habitat en patches discrets (Levins 1969 dans Hanski 1998). Pulliam (1988), bien que souvent cité sur ce sujet n'a pas utilisé le terme de métapopulation, mais ceux de sous-populations « sources » et sous-populations « puits », et en a étudié les implications écologiques, ainsi que les conséquences sur la régulation de l'ensemble de la population. Une sous-population source est une sous-population locale liée à un habitat pour laquelle, *à l'équilibre*², a) les naissances sont plus nombreuses que les morts, *et* b) les émigrants plus nombreux que les immigrants. A l'inverse, pour une sous-population puits, a) les morts sont plus

¹ habitats essentiels, voir la notion d'Essential Fish Habitat dans le Magnuson-Stevens Act (NOAA, 1996)

² i.e. que l'effectif de chaque sous-population est constant.

nombreuses que les naissances, *et b*) les immigrants plus nombreux que les émigrants. Globalement, une sous-population puits et une sous-population source sont donc respectivement importatrice et exportatrice d'individus. Gilpin & Hanski (1991) définissent une métapopulation comme un système de populations locales couplées par des échanges d'individus. Ils posent certaines définitions :

Terme	Définition
Patch (synonymes : habitat, site, compartiment)	Espace dans lequel une population locale vit.
Population locale (synonyme : sous-population)	Ensemble des individus qui interagissent avec une forte probabilité
Métapopulation	Ensemble des populations locales qui interagissent via le mouvement d'individus

et indiquent trois échelles spatiales caractéristiques de ces systèmes :

Echelle	Définition
Echelle locale	Echelle à laquelle les individus se déplacent et interagissent entre eux au cours de leurs activités quotidiennes de nutrition et de reproduction
Echelle de la métapopulation	Echelle à laquelle les individus se déplacent (occasionnellement) d'un site à l'autre, en traversant des habitats défavorables, et avec un risque non négligeable de ne pas retrouver un habitat favorable où s'établir
Echelle géographique	Aire de répartition entière de l'espèce : contient toutes les métapopulations de l'espèce.

qui peuvent être mises en relation avec le tableau 0.1 du chapitre introductif. Les échanges qui viennent coupler les dynamiques des populations locales sont potentiellement multiples. Carr & Reed (1992) énumèrent plusieurs cas de figure pour ce qui est des populations marines (Figure I.2).

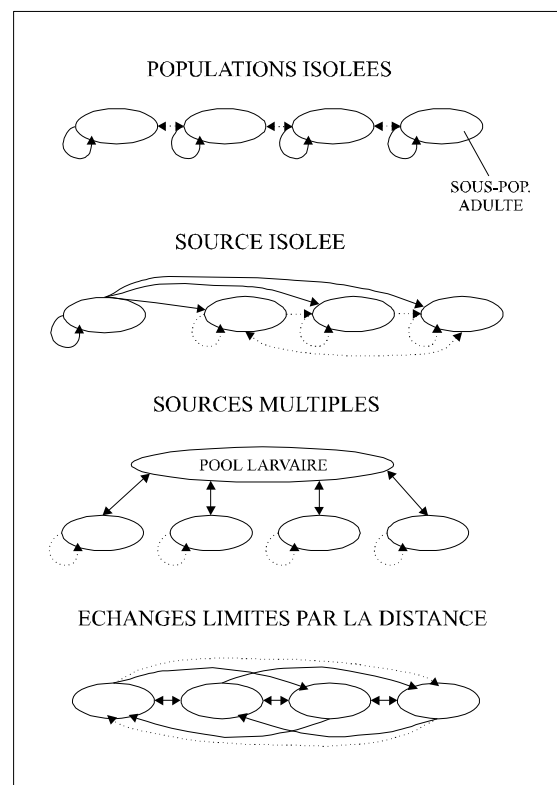


Figure I.2. Les différents types de métapopulation (d'après Carr & Reed 1992). Les pointillés représentent

des échanges limités.

Bien que ce travail se préoccupe surtout de la compartimentation d'une population en relation avec le déroulement de son cycle de vie, les questions de métapopulation (i.e. les liens entre différentes sous-populations) seront évoquées au Chapitre IV, car elles sont contingentes de la problématique des zones marines protégées et des réserves marines.

Analyse bibliographique. Les grands traits des processus démographiques et des cycles de vie de la plupart des populations exploitées par la pêche, sont connus approximativement, mais souvent depuis longtemps, leur détermination ayant fait l'objet des premières recherches en halieutique. Pour la mer du Nord, il existe plusieurs rapports ou études détaillés sur la plie (Heincke 1913 ; Bannister 1977), sur l'églefin (Thompson 1929, 1930), sur le cabillaud (D'Arcy 1930), ou sur plusieurs espèces de gadoïdes³ à la fois (D'Arcy 1943). Les exemples sont beaucoup moins nombreux pour la façade océanique de l'Atlantique : des descriptions générales se trouvent dans Muus & Dahlström (1964) et Garrod (1977) pour le cabillaud, et dans Garrod & Gambell (1965) pour le merlan de mer d'Irlande. Nombre de ces études sont basées à la fois sur l'examen des statistiques de capture et d'effort et sur des données provenant des campagnes en mer très longues qui avaient lieu à l'époque. Depuis, quasiment aucune monographie par espèce n'a été publiée. Dans le cadre des pêcheries qui nous intéressent, il a donc semblé important de faire des synthèses bibliographiques sur certaines espèces. Une grande part de la littérature est peu accessible, sous forme de rapports internes. De plus, comme ces espèces sont exploitées et étudiées dans plusieurs pays, les connaissances sont dispersées dans plusieurs instituts, et sont parfois contradictoires. Cet exercice n'est donc pas trivial et il est difficile d'être sûr de l'exhaustivité de la synthèse. Dans le cadre de sa thèse de doctorat (Verdoit-Jarraya 2003), M. Verdoit a réalisé une synthèse bibliographique importante sur les principales espèces exploitées de mer Celtique (Figure I.3).

La caractérisation des distributions spatio-saisonnières de ces espèces, ainsi que leur modélisation mathématique a été confiée à V. Balnois⁴, puis à M. Verdoit. Pour cette dernière, deux espèces contrastées du point de vue de leur mobilité et de leur comportement spatio-temporel ont été choisies : la langoustine (*Nephrops norvegicus*), espèce benthique, sédentaire, avec des variations saisonnières d'accessibilité, et le merlan (*Merlangius merlangus*), espèce démersale, plus mobile, dont les zones de présence des immatures et la zone de reproduction sont relativement bien séparées du reste de l'aire de répartition de la population (Encadrés I.1 et I.2).

A ce niveau de connaissance, il reste toutefois délicat de passer d'une **description verbale** parfois imprécise, étayée par des cartes approximatives, à une **modélisation formelle** qui implique la délimitation de l'aire de répartition de la population, et la définition précise des distributions spatiales des différents stades, des dispersions, des migrations et des processus qui les sous-tendent. L'identité des populations, les échanges entre sous-populations et une structure éventuelle en métapopulation sont rarement mises en évidence car les données disponibles en routine fournissent peu d'information pour trancher entre des hypothèses alternatives. Frank (1992) essaie de montrer que le concept de métapopulation s'applique aux populations d'églefin de Nouvelle-Ecosse (Canada), à savoir que la distance de dispersion des post-larves dépend de leur densité, et que les échanges entre stocks auraient lieu surtout les années de forte abondance, certaines composantes de la population jouant le rôle de source et d'autres celui de puits. A cet effet, l'auteur s'appuie sur de nombreuses données de campagnes scientifiques, mais ces dernières se révèlent insuffisantes pour confirmer ou infirmer les hypothèses de travail.

Cette situation n'est cependant pas spécifique à l'halieutique : Kareiva (1990) fait une revue des études empiriques et expérimentales concernant les aspects spatiaux de la dynamique des populations. Il recense un grand nombre d'études qui ne rapportent ni les zones, ni leur taille, ni la distance qui les sépare, et souvent, les taux d'échanges entre zones ne sont pas connus.

Dans la suite de ce chapitre, j'essaierai de montrer quelle connaissance on peut tirer de l'analyse des

³ englobe les Gadidés et des espèces « proches » comme le merlu et la lingue par ex.

⁴ thèse de doctorat

données de capture scientifiques et commerciales pour caractériser les distributions spatiales et saisonnières de populations exploitées, et je présenterai les méthodes que j'ai pu utiliser ou développer à cet effet.

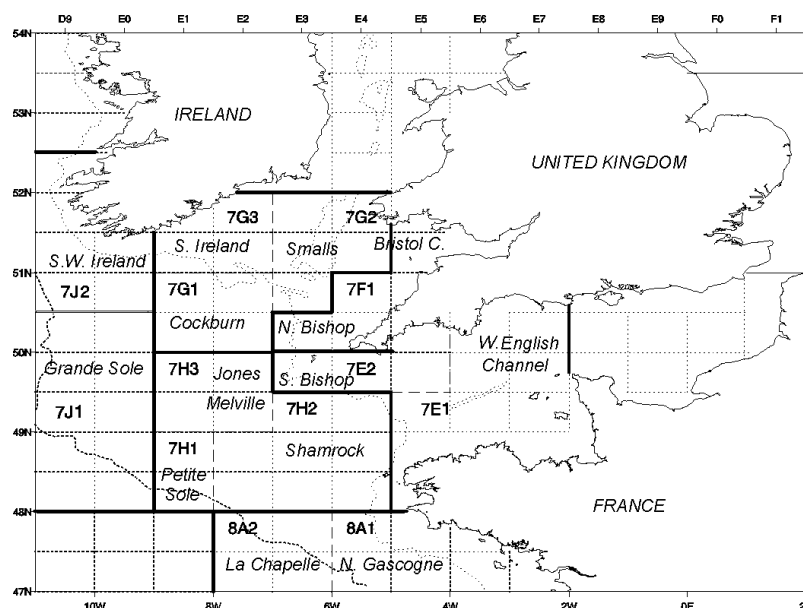


Figure I.3. Carte de la mer Celtique avec les sous-secteurs CIEM. Le rectangle statistique est l'unité spatiale la plus fine considérée pour les statistiques de pêche. Les isobathes de 50 m et 200 m sont reportées en pointillés.

Encadré I.1. Distribution spatio-saisonnière de la langoustine

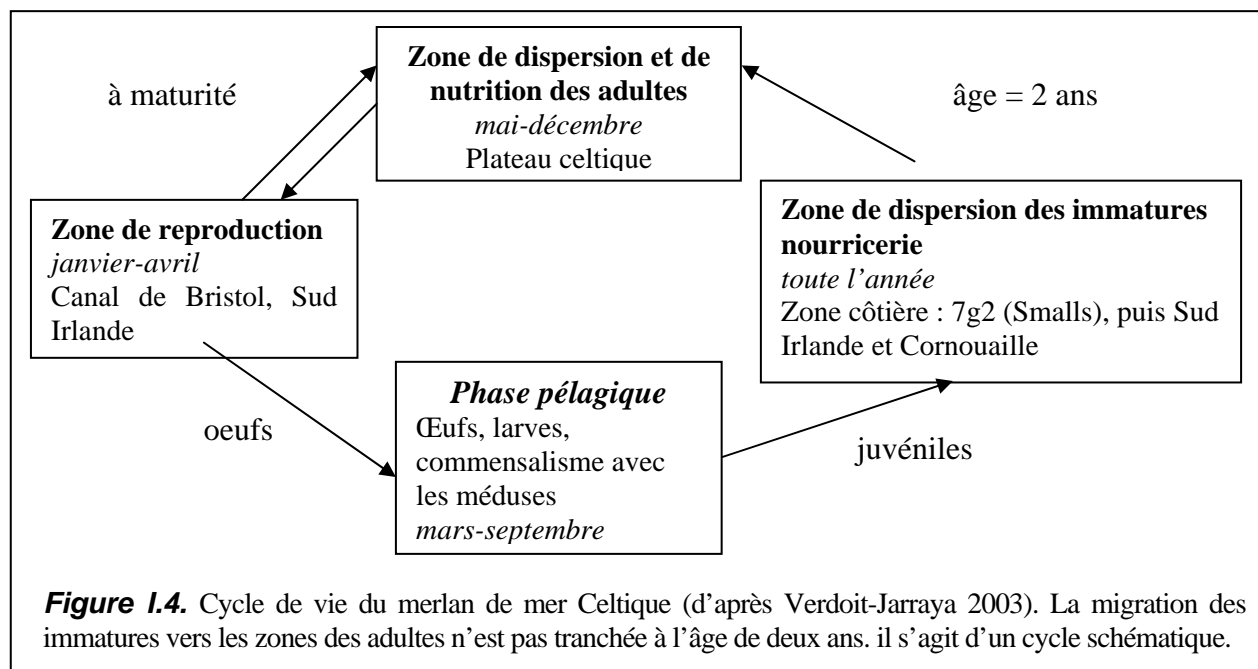
La langoustine est présente presque partout sur le plateau Celtique, mais avec une forte concentration dans les zones VIIg1, VIIg2, VIIg3, VIIh3, et VIIk (Figure I.3), car son comportement terricole en limite la répartition spatiale aux fonds vaseux ou sablo-vaseux à granulométrie fine. Les langoustines sont plus petites dans la zone VIIg2 et plus grandes dans la zone VIIh3. Espèce sédentaire, la langoustine ne présente pas a priori de mouvements migratoires saisonniers. La distribution spatiale de l'espèce est donc essentiellement dictée par la nature du substrat. En mer Celtique, le cycle biologique se déroule comme suit (tableau d'après Verdoit-Jarraya 2003):

	HIVER			PRINTEMPS			ETE			AUTOMNE		
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Ecllosion												
Mue-												
Accouplement												
Ponte												
Incubation												

Après éclosion, la larve reste pélagique environ un mois (mai), puis elle s'établit sur le fond début juin. Le stade juvénile dure environ 8 mois, jusqu'au recrutement. Un nouvel accouplement a lieu immédiatement après la ponte. Pendant la période d'incubation, les femelles ne sont pas capturables car elles ne sortent pas de leur terrier. La dynamique de cette population présente donc deux particularités : a) une forte affinité à un certain type de substrat ; et b) la non-capturabilité saisonnière des femelles ovigères. La première indique que la délimitation précise de l'aire de répartition est susceptible d'être grandement améliorée par l'incorporation d'information sur la nature du sédiment. Celle-ci pourrait donc être considérée comme une variable auxiliaire dans une analyse de la distribution spatiale de la population. La deuxième entraîne de toute évidence une diminution saisonnière de l'impact de l'exploitation sur les femelles, et constitue une protection pour les oeufs. Elle devrait donc être prise en compte dans un modèle de la dynamique de cette population.

Encadré I.2. Distribution spatio-saisonnière du merlan

Le merlan est une espèce démersale, relativement ubiquiste, puisqu'elle affectionne les fonds de gravier, les vases et les fonds rocheux, et se trouve à des profondeurs variant de 10 m à 200 m⁵. Il est abondant dans le nord-est de l'Atlantique, de l'Islande au Portugal. En mer Celtique, le merlan se concentre dans les sous-secteurs CIEM VIIIf1, VIIg2 et VIIg3 (Figure I.3), mais est aussi présent dans les sous-secteurs VIIe2 et VIIh2. La reproduction du merlan a lieu de janvier-février à mai-juin, avec un pic en mars-avril (Figure I.4). La période de ponte est liée à la température de l'eau. La ponte est côtière autour de la Grande-Bretagne et du Sud de l'Irlande, ainsi qu'en mer d'Irlande. Une aire de ponte importante est située au large de Start Point (pointe Ouest de la Cornouaille anglaise, VIIe2). Après éclosion, les larves pélagiques sont présentes dans les zones côtières, et sont plus abondantes au niveau des aires de ponte. Les juvéniles s'établissent vers septembre dans les eaux côtières peu profondes, et notamment dans le Canal de Bristol (nord du VIIIf) qui est une nourricerie importante. Certaines nourriceries de merlan coïncident avec des zones où les langoustines sont abondantes (fosse des Smalls au centre du VIIg). A la maturité, les adultes migrent vers le large sur des fonds durs et peu profonds. La dynamique est donc caractérisée par une zone de reproduction côtière, et des nourriceries côtières et d'autres situées au sud de la mer d'Irlande (nord du VIIg2). La zone de présence des adultes hors période de reproduction est distincte des zones précédentes. Cette ségrégation spatiale pendant le deuxième semestre de l'année, et la concentration d'individus immatures recrutés vers septembre-octobre dans certaines zones intensément exploitées, devraient a priori être prises en compte dans un modèle de la dynamique de cette population.



⁵ avec un préférendum de 30 m à 100 m

1.1. Modélisation statistique des structures spatiales et cartographie d'abondance à partir des données scientifiques.

1.1.1. Application de la géostatistique.

Une première approche consiste à analyser les indices d'abondance scientifiques pour mettre en évidence les structures spatiales et construire (i.e. prédire) des cartes d'abondance. Parmi les techniques statistiques appropriées à cet exercice, les outils géostatistiques apparaissent privilégiés, puisqu'ils prennent explicitement en compte les corrélations spatiales (Rossi et al. 1992, Encadré I.3).

Encadré I.3. Modélisation du processus et de l'observation en géostatistique.

Dans une approche géostatistique, le processus d'abondance $S(x)$ local est aléatoire (Cressie 1991, voir aussi § I.3.1.)⁶. Il se décompose en une moyenne déterministe et une variation à petite échelle, corrélée dans l'espace et d'espérance nulle. Pour un processus stationnaire au second-ordre, la covariance entre les processus à deux points x_i et x_j ⁷ est finie. Elle est ici supposée dépendre seulement de la position relative des points :

$$\text{cov}(S(x_i), S(x_j)) = C(h_{ij}),$$

où h_{ij} est le vecteur qui relie les points x_i et x_j .

Les observations $Z(x)$ sont indépendantes et identiquement distribuées. Elles sont reliées au processus par :

$$Z(x) = qS(x) + \varepsilon_Z(x), \text{ où } \varepsilon_Z(x) \rightarrow N(0, \sigma_{\varepsilon_Z}^2).$$

Comme on s'intéresse à prédire un indice d'abondance relatif, on supposera que la capturabilité q est égale à 1.

La corrélation entre les observations $Z(x)$ et $Z(x+h)$ (ou entre les processus $S(x)$ et $S(x+h)$) dépend de h , ou seulement de la distance $\|h\|$ qui sépare les deux positions. En pratique, la structure de covariance des observations est décrite par le semi-variogramme (souvent appelé variogramme) défini par :

$$(I.1) \quad \gamma(h) = \frac{1}{2} V(Z(x+h) - Z(x))$$

Si le processus est isotrope, $\gamma(h)$ ne dépend que de $\|h\|$. Si de plus le processus est supposé stationnaire au second ordre, $C(0) = V[\varepsilon_S(x)]$ est constant et égal à $\sigma_{\varepsilon_S}^2$. Sous cette hypothèse, le variogramme de $Z(x)$ est lié à la fonction de covariance du processus $S(x)$ par :

$$(I.2) \quad \gamma(\|h\|) = \begin{cases} \sigma_{\varepsilon_S}^2 + \sigma_{\varepsilon_Z}^2 - C(\|h\|), & \text{pour } \|h\| > 0 \\ 0, & \text{pour } \|h\| = 0 \end{cases}$$

Le variogramme est donc discontinu à l'origine puisque $\lim_{\|h\| \rightarrow 0} \gamma(\|h\|) = \sigma_{\varepsilon_Z}^2$. Cette formulation fait apparaître séparément la variation structurelle du processus à l'origine⁸ ($\sigma_{\varepsilon_S}^2$) et l'erreur d'observation ($\sigma_{\varepsilon_Z}^2$).

La forme du variogramme décrit donc la corrélation spatiale du processus. Une fois ajustés les paramètres de cette fonction, la deuxième étape consiste à kriger les données⁹, c'est à dire à prédire l'abondance sur une grille discrète comprise dans la zone couverte par les données. Le krigeage ordinaire est la technique la plus utilisée. L'estimateur d'abondance est une combinaison linéaire pondérée des données dont les poids sont calculés à partir de la position des données sur la grille et du variogramme ajusté. Dans le cas d'un processus Gaussien, il correspond à l'estimateur linéaire non biaisé de variance minimale. Le krigeage est décrit plus formellement au § I.3.1.

⁶ il existe aussi d'autres théories géostatistiques considérant un processus déterministe (Journel 1985).

⁷ x_i représente un vecteur dans le plan, mais pour alléger la notation, on n'utilisera pas la notation conventionnelle en gras des vecteurs, de même pour h .

⁸ effet de pépite stricto sensu

⁹ en général les mêmes que celles qui ont servi à estimer les paramètres du variogramme, ceci est une source de biais pour les prédictions du processus (voir § I.3).

La géostatistique (stationnaire principalement) a été largement appliquée en halieutique ; souvent à des données de campagnes acoustiques (voir Petitgas (1993) pour une revue), moins fréquemment à des données de capture (Conan 1985 ; Conan et al. 1988 ; Conan & Wade 1989 ; Petitgas & Poulard 1989 ; Freire et al. 1992 ; Gonzales-Gurriaran et al. 1993, etc...). La plupart des applications comprennent deux étapes : a) l'identification de la structure spatiale par modélisation et ajustement du variogramme, et b) prédiction d'une carte d'abondance par krigeage des données. L'analyse structurale conditionne la qualité des prédictions du krigeage. Or, les paramètres du variogramme ont souvent été estimés de manière assez subjective, en fait visuellement. Ceci pose problème quand le variogramme empirique n'est pas très informatif, notamment à l'origine. Ce cas de figure est fréquent pour les données de captures scientifiques dont le protocole, destiné à couvrir régulièrement une zone assez étendue, ne comprend généralement pas de stations très rapprochées. La nonstationnarité et l'anisotropie sont deux autres problèmes rencontrés fréquemment dans les analyses géostatistiques.

J'ai utilisé des techniques géostatistiques pour estimer l'abondance du flétan du Pacifique dans le golfe d'Alaska, une des zones de pêche les plus productives de cette population. L'évaluation du stock est réalisée à partir de données commerciales, mais aussi à partir de campagnes scientifiques annuelles (voir les distributions spatiales des données, § I.3, Figure I.10). Ces campagnes ont lieu en été pendant que les flétans se trouvent sur le plateau continental. J'ai analysé les données des étés 1984 à 1986 (Pelletier & Parma 1994), date à laquelle il a été mis fin à la série de campagnes. Dans cette application ont été rencontrés des problèmes de nonstationnarité et d'estimation des variogrammes. La nonstationnarité s'expliquait par un gradient d'abondance en fonction de la profondeur, elle a été traitée en retranchant cet effet des données brutes (Figure I.5, haut).

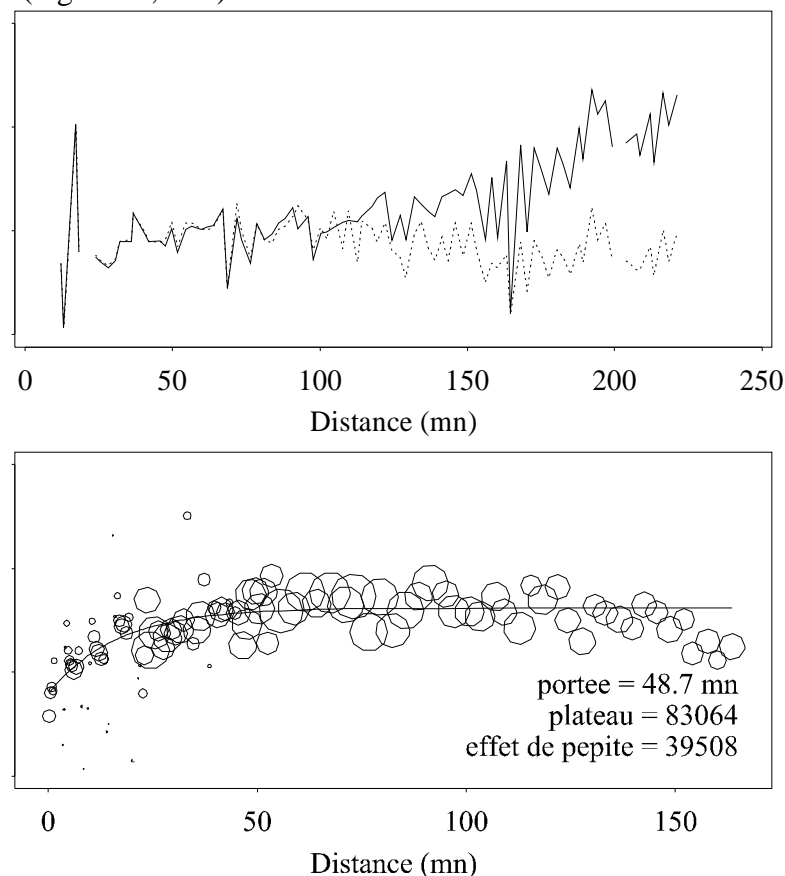


Figure I.5. Variogrammes empiriques obtenus pour les données de 1986 : en haut : calculés à partir des données brutes avant (trait plein) et après (pointillés) soustraction de l'effet profondeur, et en bas : calculés à partir de l'information par segment de palangre. Les cercles correspondent au variogramme empirique, la ligne au variogramme ajusté. Le rayon des cercles est proportionnel au nombre de paires de points à partir desquelles est calculé chaque point du variogramme empirique. mn signifie milles nautiques.

Une estimation satisfaisante des variogrammes a été rendue possible par un changement de support et une procédure explicite d'ajustement des paramètres par moindres carrés pondérés. Le flétan étant capturé grâce à des palangres de fond¹⁰, le changement de support a consisté à considérer la capture par segment de palangre (300 m environ) et non par palangre (2 mn environ), ce qui a rajouté beaucoup d'information près de l'origine dans le variogramme empirique, et a ensuite permis un ajustement de bonne qualité (Figure I.5, bas). Les cartes d'abondance ont ensuite été obtenues par krigeage ordinaire (Figure I.6). On a prédit l'abondance et non l'observation de l'abondance, en supposant que l'effet de pépité correspondait uniquement à de l'erreur de mesure (Cressie 1991)¹¹. Des indices d'abondance globaux ont aussi été calculés. Les variances de krigeage montrent que la répartition des stations conduit à des prédictions peu précises de l'abondance entre les transects, et de l'abondance globale. Une autre répartition a été testée par des simulations, elle permet de réduire la variance de l'indice global de 20%, avec 93 stations au lieu de 100.

Ce travail a motivé la reprise de campagnes annuelles en 1993, pour lesquelles ce nouveau protocole a été adopté.

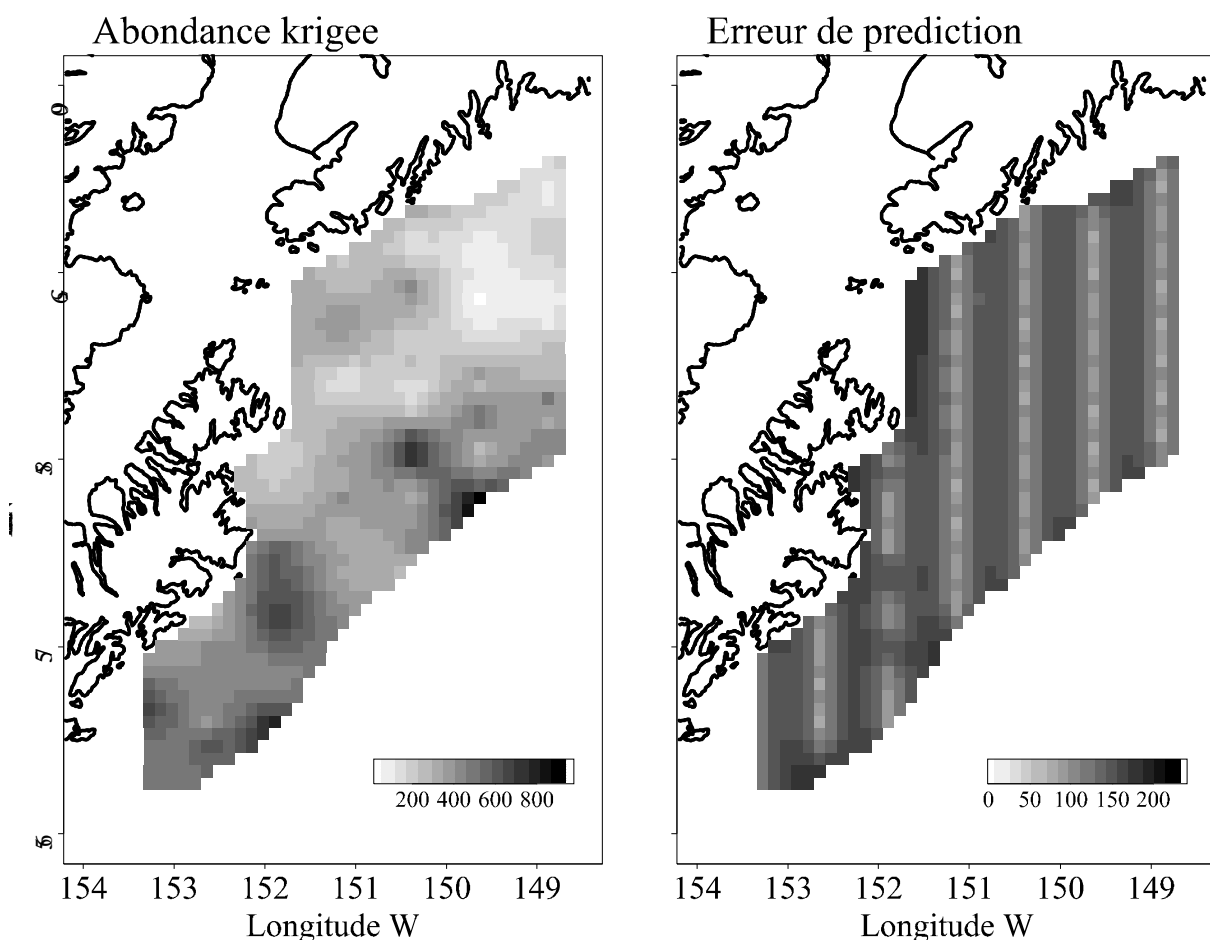


Figure I.6. Carte d'abondance et erreur de prédiction associée (en écart-type), obtenues par krigeage des données de 1986. Les abondances sont exprimées en livres par segment de palangre (300 m).

Cependant, la disponibilité de données fines par segment d'engins est exceptionnelle. Elle est impossible pour le chalut¹². Ainsi, l'intégration spatiale réalisée par la plupart des engins de pêche (chalut, ligne de fond, palangre) est un inconvénient pour l'estimation des corrélations spatiales, même lorsque l'on s'intéresse plutôt aux distributions spatiales à méso-échelle. En Europe, la plupart des campagnes

¹⁰ des lignes fixes d'environ 2 mn calées au fond de la mer. Chaque ligne se compose de 8 segments de 300 m.

¹¹ dans ce cas, l'estimateur de krigeage n'est pas un interpolateur exact, c'est à dire qu'il ne passe pas nécessairement par les données.

¹² sauf à utiliser plusieurs poches, mais ceci pose d'autres problèmes.

scientifiques sont réalisées au chalut de fond. La pratique habituelle, traduite dans un protocole standardisé au niveau du CIEM (voir par ex. Anonyme 1994) consiste à faire des traits de 30 minutes à une vitesse de 4 noeuds, ce qui représente une capture intégrée sur 2 milles nautiques.

Par ailleurs, le souci de couvrir une zone suffisamment étendue avec un nombre de stations limité¹³ pour des raisons de coût, conduit à des espacements importants entre ces stations. Cet inconvénient a été reconnu depuis quelques années, et des expériences de chalutages à petite échelle ont été menées.

I.1.2. Micro-chalutages.

Il est possible de modéliser expliciter l'effet de l'intégration spatiale réalisée au cours d'un trait de chalut (voir par ex. Gauthiez (1997)) afin de prendre en compte les hétérogénéités spatiales à petite échelle dans l'estimation d'indices d'abondance globaux. Cependant, cette approche ne répond pas au besoin de caractérisation et d'évaluation des structures spatiales. A cet effet, des protocoles de campagnes prévoyant des chalutages très rapprochés (micro-chalutages) ont été mis en place, par ex. lors de la campagne MIREC en 1994. Dans le cadre du projet d'intercalibration des navires de recherche Thalassa I et Thalassa, le protocole d'échantillonnage de la campagne INTERCAL consistait en des traits de chaluts parallèles et synchronisés, réalisés dans une zone restreinte afin de minimiser la variabilité due aux hétérogénéités spatio-temporelles (Pelletier 1998). Des micro-chalutages ont été effectués lors des campagnes françaises 2000¹⁴ et 2001 du programme « International Bottom Trawl Survey » (IBTS) pour poursuivre l'acquisition de ce type de données.

Je viens de participer au projet européen FINE¹⁵ dont l'objectif était de mettre au point des méthodes pour combiner des captures scientifiques issues de microchalutages avec des captures et des données environnementales obtenues lors de campagnes « classiques », ce dans le but d'améliorer la précision des estimateurs d'abondance, et d'évaluer en conséquence les performances respectives des protocoles de collecte à petite et à grande échelle. Les analyses ont été réalisées à partir des campagnes IBTS en Mer du Nord, et des données de microchalutages collectées lors d'une série de campagnes annuelles German Small-Scale Bottom Trawl Survey (GSBTS) débutée en 1987. Dans ce projet, j'ai développé une méthode explicite de combinaison des données à grande échelle (IBTS) et des prédictions de modèles issues des données à petite échelle (GSBTS), captures et données environnementales pour obtenir des indices d'abondance qui prennent en compte les trois sources d'information. Cette méthode reprend pour partie l'approche exposée au § I.3.1. Les résultats montrent l'intérêt des données à résolution spatiale fine pour améliorer les indices d'abondance issus des campagnes menées à grande échelle (Encadré I.4).

¹³ environ 100, parfois 150

¹⁴ 25 traits ont été réalisés

¹⁵ « Survey-based abundance indices that account for FINE spatial scale information for North Sea stocks » de 2000 à 2002

Encadré I.4. Résumé du rapport final du projet FINE (Adlerstein et al. 2002)

Les indices d'abondance scientifiques constituent la seule source d'information indépendante de l'exploitation pour les évaluations de stock. Les campagnes scientifiques sont généralement réalisées à une grande échelle spatiale, à partir d'une couverture régulière. Grâce à la théorie de l'échantillonnage, on en déduit des estimations d'abondance globale dont la variance est généralement grande. Les approches basées sur des modèles, dans lesquelles le processus d'abondance est aléatoire, offrent un cadre théorique alternatif pour l'estimation de l'abondance.

Dans ces modèles statistiques, la composante déterministe décrit la relation entre les CPUE et des covariables environnementales comme la température, la salinité, la profondeur ou la nature du substrat. La relation est utilisée pour prédire l'abondance à des positions qui n'ont pas été échantillonnées durant la campagne. Ces prédictions peuvent par ex. être obtenues par des modèles linéaires généralisés (GLM), des modèles additifs généralisés, (GAM) ou des géostatistiques. Les indices d'abondance qui en résultent sont contraints par l'échelle à laquelle les données ont été collectées.

En mer du Nord, les indices d'abondance sont estimés à partir de données collectées annuellement à grande échelle, grâce au programme International Bottom Trawl Surveys (IBTS). D'autres campagnes pluriannuelles à une échelle plus fine sont également conduites, comme le German Small-Scale Bottom Trawl Survey (GSBTS). Notre étude évalue l'intérêt d'utiliser ces données à résolution fine dans une approche basée sur un modèle, afin de construire des indices d'abondance des stock de poissons. L'approche est appliquée au cabillaud (*Gadus morhua*), au merlan (*Merlangius merlangus*), à l'églefin (*Melanogrammus aeglefinus*), au hareng (*Clupea harengus*), et au tacaud norvégien (*Trisopterus esmarki*) pour les données de CPUE et les données environnementales de IBTS et GSBTS.

On a fait l'inventaire des données collectées lors des campagnes en mer du Nord entre mai et septembre sur la période 1991-1999. Les données ont évaluées et validées après rectification des incohérences. Puis elles ont été transférées dans une base de données commune contenant au final 136595 enregistrements. Cette base est archivée au Bundesforschungsanstalt für Fischerei à Hambourg. Une campagne GSBTS a été conduite en 1999 d'après un protocole standard, mais incluant deux zones supplémentaires pour compléter la couverture du nord de la mer du Nord. Ces données ont pu être traitées et prises en compte dans les analyses.

On a analysé les données pour les espèces sélectionnées pour en étudier la distribution et des résumés statistiques ont été calculés. Les jeux de données ont été étudiés par des analyses multivariées descriptives, des GLM, des GAM et de la géostatistique. Ceci a permis de quantifier l'effet des variables environnementales et biologiques sur la distribution d'abondance des espèces considérées. On a aussi analysé l'effet de covariables affectant la capturabilité et la mesure de l'effort. On a construit des indices d'abondance prenant en compte des données de campagnes à différentes résolutions spatiales, aussi bien des données de CPUE que des prédictions d'abondance à partir des données environnementales, et ce grâce à une méthodologie Bayésienne permettant d'intégrer plusieurs sources d'information. Ces indices ont été calculés sous forme d'indices locaux représentables sur une carte et sous forme d'indices globaux. Les distributions spatiales d'abondance ainsi obtenues ont servi à simuler des protocoles d'échantillonnage.

Les résultats montrent l'intérêt des données à résolution spatiale fine pour améliorer les indices d'abondance issus des campagnes menées à grande échelle. De plus, il apparaît possible d'estimer l'abondance à partir des seules données fines de la campagne GSBTS. Le coût de ces surveys représente un tiers de celui d'IBTS. Ce seul résultat pourrait avoir des implications importantes en terme de suivi des abondances en mer du Nord.

I.1.3. Conclusion.

Les données issues de campagnes scientifiques « classiques » présentent plusieurs avantages. Premièrement, elles sont *indépendantes de la pêche commerciale* et obtenues selon un *protocole standardisé et reproductible*, ce qui facilite leur analyse. Ensuite, ce protocole peut être *adapté* en fonction des besoins en information, que ce soit pour la répartition des stations (par ex. réalisation de micro-chalutages) ou pour la collecte des données (par ex : acquisition de données par segment d'engin de pêche). Enfin, des variables auxiliaires peuvent être mesurées pendant la campagne, ce qui peut conduire à de meilleures estimations d'abondance.

La constitution de cartes d'abondance à partir de données scientifiques a donné lieu à un grand nombre d'études ces dernières années. Pour illustration, au Symposium d'Anchorage d'Octobre 1999 « Processus spatiaux et gestion des populations de poissons » (Kruse et al. 2001), 44 présentations sur 80 s'intéressaient aux distributions spatiales à l'intérieur de l'aire de distribution des populations et 34 produisaient donc des séries de cartes instantanées obtenues à partir de campagnes pluriannuelles (Pelletier 2001).

Cependant, ces campagnes ont aussi des limitations. Actuellement, la standardisation du protocole implique l'utilisation d'un seul engin pour toutes les espèces (démersales, benthiques...). Il en résulte que *certaines espèces sont bien échantillonnées et d'autres sont peu représentées* dans les captures du fait de la sélectivité de l'engin. Ainsi, la campagne EVHOE (Evaluation Halieutique dans l'Ouest de l'Europe) qui a lieu sur le plateau Celtique et dans le golfe de Gascogne, capture très peu de langoustine (*Nephrops norvegicus*), et de baudroies (*Lophius budegassa* et *Lophius piscatorius*), qui sont pourtant d'un intérêt commercial de premier plan. Lors de la campagne INTERCAL, j'avais essayé d'utiliser un engin plus efficace pour ces espèces¹⁶, mais la technique demandait à être perfectionnée pour un usage scientifique.

Par ailleurs, les campagnes scientifiques fournissent une *quantité faible de données* en regard des données commerciales. Sur le plateau Celtique, chaque campagne dure environ 3 à 4 semaines durant lesquelles 60 à 80 stations sont réalisées au maximum, ce qui correspond à *30 à 40 h de chalutage*. Dans la plupart des instituts, deux campagnes au mieux sont réalisées par an, mais le plus souvent une seule. Ce *manque de couverture temporelle* ne permet pas d'étudier les variations saisonnières des peuplements. A l'inverse, l'effort de pêche commerciale se compte en centaines de milliers d'heures de chalutage par an, par ex. environ *1 million d'heures déclarées en 1993 sur le plateau Celtique*, ce qui correspondrait en théorie à 114 navires chalutant 24h sur 24. De plus, cet effort se répartit sur toute l'année. Dans un deuxième temps, je me suis donc intéressée aux données commerciales, et j'ai tenté d'estimer des distributions spatio-temporelles à partir de ce type de données.

¹⁶ un chalut avec un racasseur, chaîne qui frotte le fond et soulève les espèces benthiques. Cet engin est utilisé par les professionnels exploitant la baudroie.

1.2. Zones et saisons de présence à partir des données commerciales et scientifiques.

1.2.1. Les données commerciales.

Elles correspondent à deux types d'information qui sont croisées pour chaque sortie en mer (marée) d'un navire : l'effort de pêche, i.e. la description des moyens mis en oeuvre pour pêcher, et les captures par espèce. Le niveau de détail des données varie selon les pêcheries. D'autres informations sur certaines caractéristiques des bateaux, des engins, de l'équipage sont également accessibles.

La disponibilité de ces données dépend des pêcheries. Selon les cas, elles proviennent de systèmes nationaux de collecte de statistiques ou d'enquêtes de terrain auprès des pêcheurs.

Les statistiques de pêche. En France, des obligations réglementaires nationale et européenne imposent aux pêcheurs qui exploitent les espèces soumises à une gestion communautaire, des déclarations sous forme de journaux de pêche (logbooks) après chaque sortie en mer (marée). Ces log-books sont collectés par les techniciens enquêteurs de l'IFREMER. Par ailleurs, les captures par espèce sont enregistrées sous les criées par l'OFIMER¹⁶. Les CRTS¹⁷ dépendant de l'administration des pêches, centralisent ces informations, et saisissent dans une base de données : a) les caractéristiques de chaque unité de pêche immatriculée, b) pour chaque marée d'un navire, le temps d'utilisation de chaque engin de pêche dans chaque zone fréquentée, et c) pour chaque vente sous crie d'un navire, la capture par espèce. Ce système offre une bonne couverture en termes de capture et d'effort pour les espèces soumises à quotas de pêche et pour les navires qui vendent leur capture sous crie, notamment pour la pêche hauturière. La nature obligatoire des déclarations garantit une certaine exhaustivité et une continuité dans le temps. A contrario, la couverture de la pêche côtière est moins bonne, surtout en termes de captures. En ce qui concerne l'effort de pêche, l'IFREMER a mis en place un système de collecte en routine de calendriers d'activité des navires côtiers.

Les enquêtes de terrain. Les enquêtes menées auprès de pêcheurs sont réalisées par des équipes de recherche halieutique. Par limitation de moyens, ces études sont souvent ponctuelles, et pour combler les lacunes des systèmes statistiques officiels, elles concernent en général les petites pêches côtières. Les enquêtes collectent deux types d'information, les modalités de la pêche et les captures. En général, les modalités de l'activité de pêche sont recensées, à savoir engin(s) utilisé(s), caractéristiques techniques du navire, équipage, zone(s) de pêche, mesure de l'effort de pêche, espèce(s)-cible(s), et éventuellement cause de non activité. Les captures sont souvent échantillonnées suivant des protocoles assez complexes liées à la structuration des débarquements, c'est-à-dire lieux et jours de débarquement, navires, caisses de poissons, etc... La description précise d'un protocole mis en place pour étudier la pêche artisanale sénégalaise peut être trouvée dans Ferraris (1995).

1.2.2. Analyse des données de mer Celtique.

Dans la suite, je ferai seulement référence aux espèces exploitées sur le plateau Celtique, dont j'ai (ainsi que V. Balnois et M. Verdoit) analysé les données. Il s'agit d'une pêcherie semi-industrielle hauturière exploitant principalement le cabillaud (*Gadus morhua*), la langoustine, le merlan, le merlu (*Merluccius merluccius*), la baudroie, la cardine (*Lepidorhombus whiffiagonis*) et les raies (notamment la raie fleurie (*Raja naevus*)). D'autres espèces sont également prises en quantités appréciables, comme l'églefin (*Melanogrammus aeglefinus*), la lingue franche (*Molva molva*), le tacaud (*Trisopterus luscus*), le calmar (*Loligo forbesii*), la seiche (*Sepia officinalis*), le grondin rouge (*Aspitrigla cuculus*) et le lieu jaune (*Pollachius pollachius*). Ces ressources sont majoritairement capturées par des chalutiers français qui opèrent toute l'année. La pêche ayant lieu dans les eaux communautaires, les logbooks sont obligatoires et la vente se fait sous crie : on dispose donc de ***données commerciales fiables et quasi-exhaustives***. En 1993, plus de 5000 sorties ont été réalisées en mer Celtique. Les logbooks indiquent l'effort de pêche à

¹⁶ Office national interprofessionnel des produits de la mer et de l'aquaculture

¹⁷ Centres Régionaux de Traitement des Statistiques

l'échelle des rectangles statistiques du CIEM, i.e. des zones de 1° de longitude sur 0.5° de latitude (ca. 30 mn nord-sud sur 42 mn est-ouest dans cette région, Figure I.3). Pour chaque sortie (marée), l'effort de pêche est reporté en nombres d'heures de pêche par rectangle. Les captures sont exprimées en poids débarqué sous la criée, par espèce et par catégorie commerciale. Captures et effort par sortie peuvent être appariés en tenant compte de la date et du navire. Par contre, *la capture par rectangle n'est connue sans ambiguïté que si le navire a pêché dans un seul rectangle*. Dans l'analyse ici présentée, seules les marées "monorectangles" (30% des marées environ en 1993) ont été sélectionnées pour pouvoir calculer pour chaque espèce des Captures Par Unité d'Effort (CPUE) moyennes (sur l'ensemble des navires) par rectangle et par mois. *Un couple (rectangle, mois) se trouve ainsi décrit par un vecteur de CPUE moyenne par espèce* calculé sur l'ensemble des marées ayant fréquenté ce rectangle durant ce mois. Ce tableau de 534 individus (rectangles-mois) et 63 variables (les CPUE moyennes par espèce) a été analysé par Analyse en Composantes Principales (ACP) normée suivie d'une Classification Hiérarchique Ascendante (CAH) pour obtenir une *typologie des rectangles-mois basée sur la composition spécifique*, i.e. qu'elle regroupe dans une même classe les rectangles-mois présentant des abondances spécifiques similaires. La caractérisation des classes à l'aide des variables espèces a permis de mettre en évidence *les espèces typiques de certains rectangles à certains mois* (Tableau I.1). Quatre classes correspondent aux espèces-cibles traditionnelles de la mer Celtique (baudroies, langoustine, raies et gadidés), tandis que les autres correspondent à des populations plus côtières. Dans une large mesure, les classes reflètent l'évolution saisonnière de la distribution spatiale des populations exploitées. Par exemple, la classe "Raies" correspond surtout aux mois d'hiver et au nord de la mer Celtique. La classe "Gadidés" est plus représentée en septembre dans le nord, en relation avec des abondances élevées de merlan. Par contre, la classe "Baudroies" montre peu de saisonnalité du fait de la présence permanente de baudroies dans le sud de la mer Celtique.

Nom de la classe	Nb de rectangles-mois	Espèces typiques de la classe	
		Espèce abondante	Espèce rare
Baudroie et raies	103	Lophius sp., Raja naevus and R. circularis	Nephrops (absente), Gadidés
Saint-Pierre et seiche	23	Zeus faber, Mullus, Sepia, Loligo, Aspitrigla cuculus, Mustelus, Raja montagui	Nephrops (absente)
Bar et grondin	3	Dicentrarchus labrax, Eutrigla gurnardus, Sepia, Mullus	
Langoustine	73	Nephrops, Lepidorhombus, Glyptocephalus cynoglossus, Squalus acanthias, Raja batis	Raja naevus, Lophius, Loligo, Sepia, Aspitrigla cuculus, Raja circularis, Zeus faber
Raies	6	Raja clavata and R. montagui, Psetta maxima, Rajidae, Conger conger, Solea vulgaris	
Gadidés	26	Gadus, Merlangius, Melanogrammus, Microstomus, Merluccius, Pollachius virens and P. pollachius, Molva, Pleuronectes	Lophius, Nephrops, Raja naevus, Lepidorhombus, Raja circularis
Tacaud et grondin	11	Trisopterus luscus, Aspitrigla cuculus, Trigla lucerna, Scyliorhinus canicula and S. stellaris, Microstomus, Loligo, Conger conger, Rajidae, Scophtalmus	Lepidorhombus, Lophius, Raja circularis

Tableau I.1. Caractérisation des classes de rectangles-mois. Les espèces sont ordonnées de la plus typique à la moins typique. La classe est nommée d'après la composition spécifique la plus typique.

Cette approche multispécifique permet de mettre en évidence les principaux aspects spatio-saisonniers des assemblages spécifiques (passés par le prisme de la pêche). Elle est notamment utile pour caractériser l'activité de pêche (voir § III.1.). Cependant, elle ne conduit pas à une description fine des distributions spatio-saisonniers de chaque espèce, dans la mesure où les classes sont construites à partir de l'ensemble des espèces. Dans sa thèse, M. Verdoit a appliqué une approche similaire mais monospécifique à des CPUE scientifiques et commerciales¹⁸ par groupe d'âge (Verdoit et al. 2003a) pour déterminer la distribution spatio-saisonniers des espèces exploitées en mer Celtique. Cependant, l'ACP conventionnelle utilisée pour les analyses précédentes est remplacée par une ACP avec contiguités¹⁹ qui prend en compte les proximités spatiales et temporelles entre individus (Thioulouse et al. 1995). Les classes de rectangles (pour les données scientifiques) et de rectangles-mois (pour les données commerciales) sont clairement caractérisées par certains groupes d'âge (Figures I.7 et I.8). Les deux zones de frayère et la zone de nurserie apparaissent clairement dans l'analyse des données commerciales. Les données scientifiques offrent une image plus juste pour les groupes d'âge 0 et 1 (souvent rejetés par les pêcheurs et donc mal représentés dans les données commerciales) au moment du recrutement (automne).

L'ensemble de ces résultats donne une image plus précise et plus objective des patrons spatiaux et saisonniers d'abondance du merlan, mais ne met pas en évidence des compartiments nettement marqués par groupes d'âge, les rectangles d'une même classe étant quelque peu dispersés.

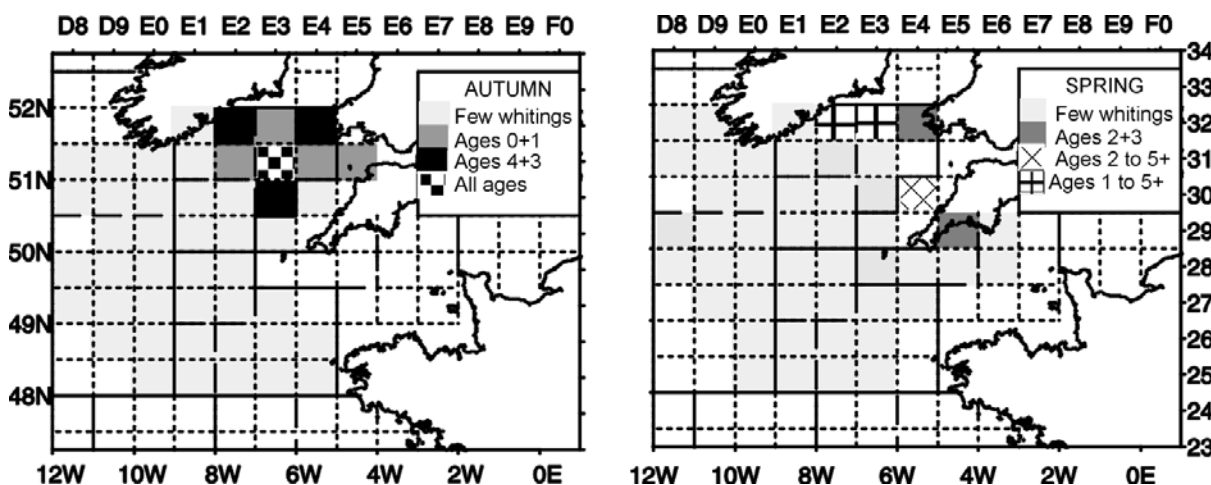


Figure I.7. Représentation des classes d'appartenance des rectangles, *obtenus à partir de l'analyse des données scientifiques* d'automne (gauche) et de printemps (droite) (d'après Verdoit et al. 2003a). En automne, la 4^{ème} classe correspond à des abondances très élevées de tous les groupes d'âge. Au printemps, la 3^{ème} classe correspond à des abondances très élevées pour les âges supérieurs ou égaux à 2.

¹⁸ Pour les espèces qui ne sont pas capturées lors des campagnes scientifiques comme la langoustine ou les baudroies, les captures commerciales constituent la seule information disponible.

¹⁹ Ces analyses factorielles sont basées sur une extension multivariée de l'indice de Geary (1954)(Lebart 1969).

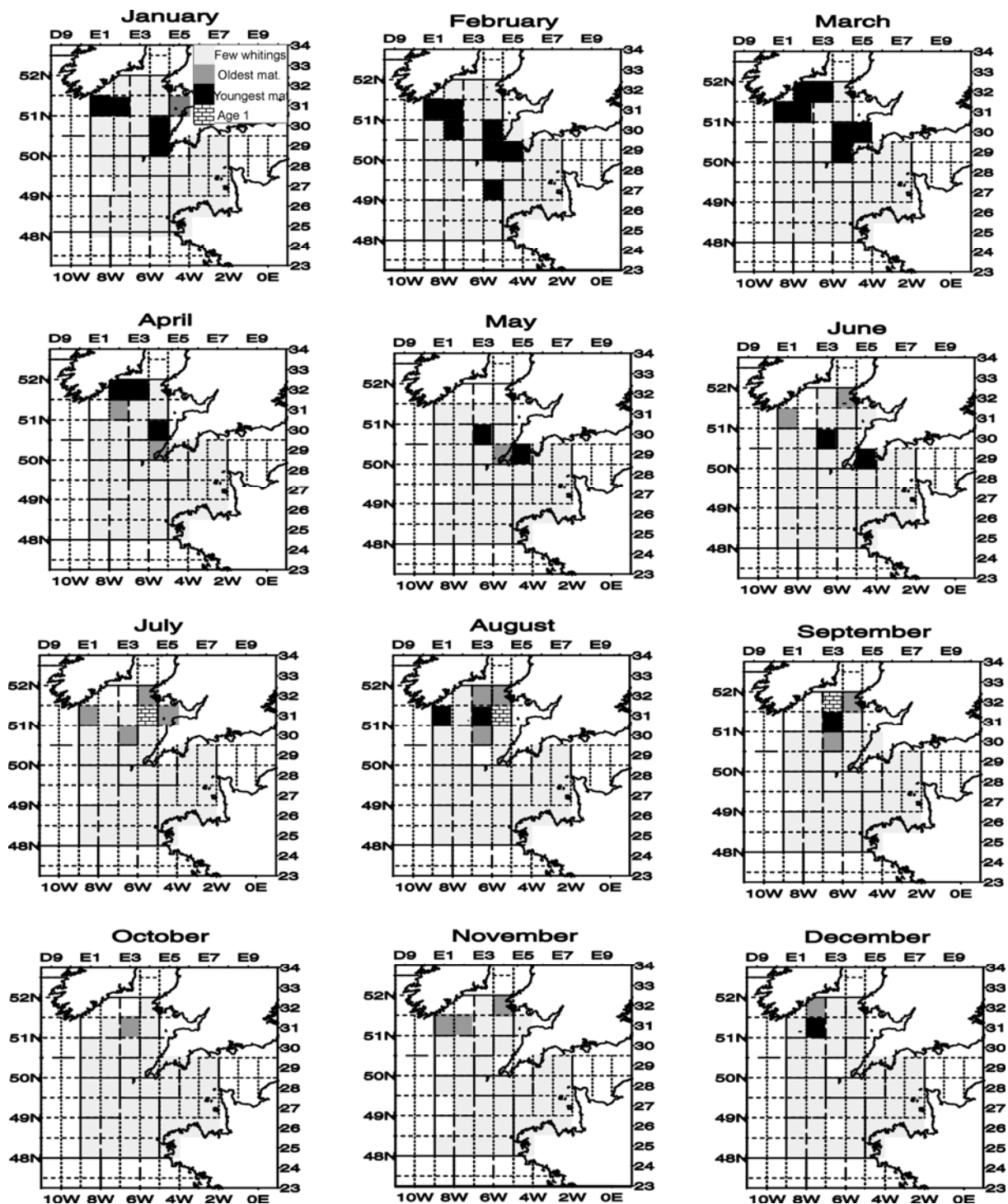


Figure 1.8. Représentation des classes d'appartenance des rectangles-mois, *obtenus à partir de l'analyse des données commerciales* (d'après Verdoit et al. 2003a). La signification des classes figure en légende de la carte pour janvier : peu de merlan (few whiting), abondances élevées d'âges 3 et + (oldest mature), abondances élevées d'âges 2 et 3 (youngest mature), et abondance élevée d'âge 1.

I.2.3. Conclusion.

Cette approche multivariée a été choisie en raison de la résolution spatiale des données commerciales, i.e. à l'échelle du rectangle statistique. Un autre formalisme statistique aurait été adopté si les données étaient géoréférencées par une latitude et une longitude. Par exemple, dans le cas des données scientifiques, il est possible de calculer la distance entre deux stations (une distance moyenne, car ce sont des traits). Cette information est disponible dans les données commerciales de certaines pêcheries (voir § I.3) ; Vignaux (1996a) en a par ex. tiré parti pour analyser la structure spatiale du hoki de Nouvelle-Zélande. Lorsque les données possèdent des coordonnées spatiales, il est également possible d'utiliser ces coordonnées comme variables explicatives. Par ex., Anderson & Gribble (1998) décomposent les effets spatiaux et temporels de distributions d'abondance de plusieurs espèces de crevettes pénéides par des analyses des correspondances canoniques.

Dans le cas des statistiques de pêche française, la connaissance de la capture *par rectangle* dépend de la disponibilité et de la volonté du patron-pêcheur et des CRTS qui ne saisissent pas toujours cette information, en général reportée sur les logbooks pour les espèces sous quota. Devoir restreindre l'analyse aux marées monorectangles est peu souhaitable, car la proportion de ces marées est variable d'une année à l'autre et d'un métier à l'autre. Et surtout, les résultats ne sont pas en théorie extrapolables au reste des marées. Ils le seraient si on peut supposer que les marées monorectangles forment un échantillon aléatoire de l'ensemble des marées, c'est à dire qu'elles représentent en moyenne les mêmes types d'activité de pêche et de capture, ce qui n'est pas garanti.

Bien que purement descriptives, ces analyses multivariées fournissent une image plus précise et plus objective des patrons spatiaux et saisonniers d'abondance que la seule compilation de la bibliographie. Cependant, les résultats ne sont pas complètement satisfaisants par rapport à l'objectif de déterminer les compartiments et les saisons d'un modèle de dynamique des populations. De plus, les données scientifiques et commerciales sont analysées indépendamment. Il serait donc intéressant de définir une procédure qui intègre de manière formelle les deux types de données pour aborder la question des distributions spatiales et saisonnières.

1.3. Cartographie d'abondance par combinaison des données scientifiques et commerciales.

Les analyses précédentes illustrent les avantages et les inconvénients des données scientifiques et des données commerciales (Tableau I.2). Le protocole de collecte des données scientifiques facilite l'application de procédures statistiques classiques pour l'estimation d'indices d'abondance. Par contre, ces estimations souffrent d'un manque de précision dû à la faible taille de l'échantillon. Les principaux inconvénients des données commerciales sont *l'imprécision sur la localisation des CPUE, et le fait que l'effort d'échantillonnage (l'effort de pêche) dépend de la variable à mesurer (l'abondance)*. Mais la quantité d'information est un avantage indéniable. Il serait intéressant de bénéficier des avantages des deux types de données et d'en pallier les inconvénients. Une méthode explicite de combinaison fournirait de plus un moyen rigoureux d'intégrer les deux informations.

	CPUE scientifiques	CPUE commerciales
Protocole d'échantillonnage	Contrôlé Couverture régulière (ou aléatoire)	Dépendant de l'abondance des ressources ciblées Couverture irrégulière
Taille de l'échantillon	Petite en raison des coûts de collecte	Grande
Localisation de la capture	Précise	Incertaine ou de moindre résolution
Effort de collecte (effort de pêche)	Standardisé	Hétérogène (problèmes de standardisation)
Coût de collecte (pour les scientifiques)	Elevé (navire et personnel embarqué)	Faible (sauf collecte des logbooks)
Information	Captures par population	Débarquements par population (hors rejets) et modalités d'exploitation
<i>Pêcherie de flétan du Pacifique</i>	<i>environ 100 points par an réalisés en 1 mois de campagne</i>	<i>environ 900 points par an</i>
<i>Pêcherie de mer Celtique</i>	<i>environ 70 points par an réalisés en 3 semaines de campagne</i>	<i>environ 2500 points localisés par rectangle statistique en 1993 (plus de 5000 sorties en tout)</i>

Tableau I.2. Caractéristiques comparées des données de CPUE scientifiques et commerciales. Les 2500 points recensés en mer Celtique correspondent aux marées monorectangles.

A. Parma et moi avons mis au point une méthode qui répond à cet objectif et l'avons appliquée dans le cas du flétan du Pacifique (Pelletier et al. 1993). Cette méthode permet d'estimer des cartes d'abondance qui combinent CPUE scientifiques et CPUE commerciales. Elle offre la possibilité de combiner des données de résolutions spatiales différentes, comme des données scientifiques avec coordonnées géographiques et des données commerciales connues à l'échelle d'un bloc spatial de taille quelconque. Les incertitudes inhérentes aux deux types de données sont également prises en compte. La méthode part de l'hypothèse que l'abondance de la ressource est un processus aléatoire possédant une certaine structure spatiale sur la zone considérée, représentée par un ensemble de cellules contigües. Les deux ensembles de CPUE sont combinés grâce à une approche bayésienne en vue d'estimer l'abondance locale de la population (Figure I.9).

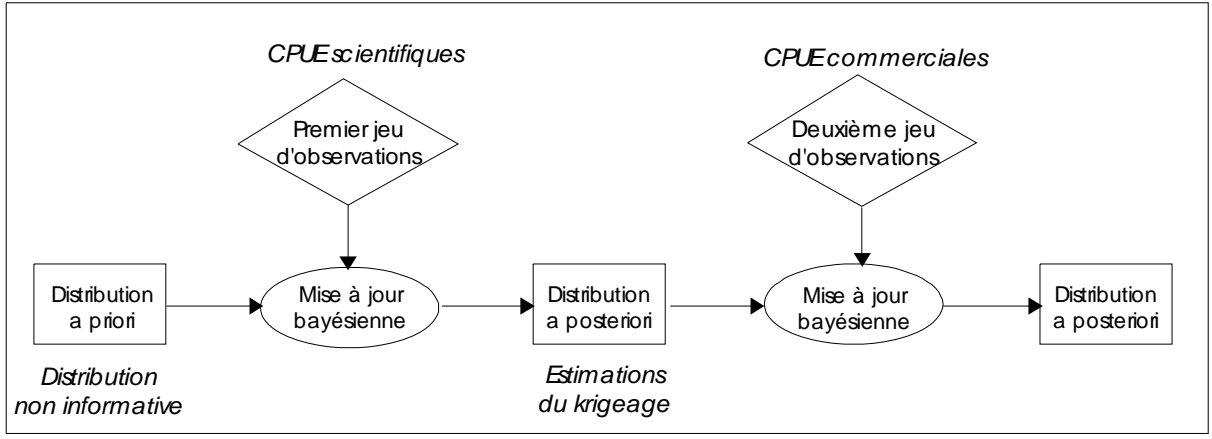


Figure I.9. Combinaison de plusieurs jeux de données dans un cadre Bayésien. Les données scientifiques représentent ici le premier jeu de données, et les données commerciales le second. Plusieurs combinaisons successives pourraient être envisagées selon le même principe.

I.3.1. Modèle statistique et approche Bayésienne.

Dans cette section, on expose le formalisme correspondant à la Figure I.9. La distribution d'abondance a posteriori est la distribution spatiale de l'abondance après prise en compte des deux jeux de données. Le paragraphe « *Estimation de l'abondance locale à partir d'un premier jeu d'observations* » montre comment les estimations du krigeage peuvent être considérées comme une distribution d'abondance a posteriori après prise en compte du premier jeu de données, lorsque la distribution a priori est non informative. Les estimateurs du krigeage dans le cas général sont donnés par les équations (I.5) à (I.7), démontrées par ailleurs dans l'annexe I ; et les estimateurs du krigeage ordinaire, utilisés dans l'application (§ I.3.2) correspondent aux équations (I.9) et (I.10). Le paragraphe « *Mise à jour des estimateurs de l'abondance locale avec un deuxième jeu d'observations* » explique comment le deuxième jeu de données est combiné avec la première distribution a posteriori pour obtenir la distribution a posteriori finale, i.e. la distribution spatiale de l'abondance qui intègre les deux jeux de données. Cette distribution est explicitée dans deux cas : 1) la résolution spatiale du deuxième jeu de données est aussi bonne que celle du premier jeu de données, i.e. qu'on connaît avec précision les coordonnées des données (équations (I.13) et (I.14)) ; 2) la résolution du deuxième jeu de données est dégradée par rapport à celle du premier, les données ne sont connues qu'à l'échelle d'une cellule de taille variable. Dans ce deuxième cas, une formulation générale (quelque soit la résolution des données) de la distribution d'abondance a posteriori est donnée dans l'équation (I.17). Enfin, le paragraphe « *Généralisation de la procédure* » montre qu'une formulation analogue peut être dérivée dans le cas où le processus d'abondance évolue entre les dates de collecte des deux jeux d'observations, par ex. sous l'effet de la dynamique de population (équations (I.18) et (I.19)). Ces équations permettent d'envisager de combiner des données collectées à différentes périodes de l'année.

L'application aux données de flétan du Pacifique est exposée au § I.3.2.

Modélisation du processus d'abondance. A l'instar de l'Encadré I.3 (§ I.1.1), le processus d'abondance $S(x)$ au point x est supposé Gaussien avec une moyenne régionale constante μ et ε_s une variation spatiale à petite échelle autocorrélée :

$$S(x) = \mu + \varepsilon_s(x),$$

où $E(\varepsilon_s(x)) = 0$. La covariance entre les processus à deux points x_i et x_j est supposée dépendre seulement de la position relative des points :

$$\text{cov}[S(x_i), S(x_j)] = C(h_{ij}),$$

où h_{ij} est le vecteur qui connecte les points x_i et x_j .

Le processus est supposé stationnaire au second ordre, i.e. $C(0) = V[\varepsilon_S(x)]$ est constant et égal à $\sigma_{\varepsilon_S}^2$. Dans cette application, on suppose $C(h_{ij})$ ne dépend que de la distance $\|h_{ij}\|$ entre les points x_i et x_j , et qu'elle décroît de manière monotone en $\|h_{ij}\|$, traduisant le fait que les processus en deux points sont d'autant moins corrélés que ces points sont éloignés. Les paramètres de cette fonction sont ajustés à partir des données (voir analyse structurale, § I.1).

Si l'objectif est d'obtenir une carte d'abondance en tout point de la zone qui nous intéresse, il est nécessaire de prédire le processus. A cet effet, on discrétise le processus sur une grille régulière de G points. Soit \mathbf{S}_G le vecteur des réalisations du processus à ces G points. La distribution de \mathbf{S}_G est multinormale de moyenne $\mathbf{1}_G \mu$ ($\mathbf{1}_G$ étant un vecteur de longueur G composé de 1), et de matrice de covariance Σ_s dépendant de $C(h)$ et de la géométrie de la grille.

Estimation de l'abondance locale à partir d'un premier jeu d'observations. Supposons qu'un premier jeu de g données $\mathbf{Z}_g = \{Z(x_1), \dots, Z(x_g)\}$ est disponible. On suppose que les observations sont reliées à l'abondance sous-jacente par :

$$Z(x) = qS(x) + \varepsilon_Z(x),$$

où $\varepsilon_Z(x_1), \dots, \varepsilon_Z(x_g) \xrightarrow{iid} N(0, \sigma_{\varepsilon_Z}^2)$

q est un facteur de capturabilité qui relie $E[Z(x)|S(x)]$ à l'abondance locale réelle $S(x)$. q est fixé arbitrairement à 1 du fait qu'on estime un indice relatif (voir § I.1). L'erreur d'observation $\varepsilon_Z(x)$ représente la variabilité du processus de capture au point x .

Notons \mathbf{F}_Z la matrice du plan d'expérience²⁰ $g \times G$ contenant la localisation des g données sur la grille. Chaque ligne de \mathbf{F}_Z correspond à une donnée et elle ne contient que des 0, sauf un 1 à la colonne dont l'indice est la cellule de la grille où a été obtenue la donnée. Chaque cellule contient au plus une donnée. Si l'on suppose que la résolution de la grille est grande, les coordonnées d'une observation peuvent être approchées par celles du centre de la cellule correspondante. Alors, la covariance de \mathbf{Z}_g s'exprime en fonction de la matrice \mathbf{F}_Z :

$$(I.3) \quad \Sigma_Z = \mathbf{F}_Z \Sigma_s \mathbf{F}_Z^t + \sigma_{\varepsilon_Z}^2 \mathbf{I}_g,$$

où \mathbf{I}_g est la matrice identité de taille g .

L'hypothèse de normalité de S et de ε_Z implique que la distribution conjointe de \mathbf{S}_G et de \mathbf{Z}_g est normale et :

$$\begin{bmatrix} \mathbf{S}_G \\ \mathbf{Z}_g \end{bmatrix} \rightarrow N\left(\mu \mathbf{1}_{G+g}, \begin{bmatrix} \Sigma_s & \Sigma_{sZ} \\ \Sigma_{Zs} & \Sigma_Z \end{bmatrix}\right)$$

où Σ_{sZ} (ou sa transposée Σ_{Zs}) est la matrice de covariance entre le processus \mathbf{S}_G et les observations \mathbf{Z}_g . Comme les erreurs d'observation sont indépendantes du processus, Σ_{sZ} est égal à la covariance entre \mathbf{S}_G et \mathbf{S}_g , soit :

$$\Sigma_{Zs} = \mathbf{F}_Z \Sigma_s$$

²⁰ Design matrix : ce terme est utilisé en référence à la matrice X du modèle linéaire général.

D'après les propriétés des distributions multinormales (Rao 1973), on obtient une distribution a posteriori normale de moyenne et covariance :

$$(I.4) \quad \begin{cases} E[\mathbf{S}_G | \mathbf{Z}_g] = \mu \mathbf{1}_G + \Sigma_{sz} \Sigma_Z^{-1} (\mathbf{Z}_g - \mu \mathbf{g}) \\ \Sigma_{s|z} = \Sigma_s - \Sigma_{sz} \Sigma_Z^{-1} \Sigma_{zs} \end{cases}$$

Ainsi l'espérance a posteriori de $\mathbf{S}_G | \mathbf{Z}_g$ est une fonction linéaire des observations \mathbf{Z}_g . **La covariance a posteriori ne dépend pas des valeurs des observations, mais seulement de leur disposition sur la grille**, i.e. du protocole d'échantillonnage. On notera que $\Sigma_{s|z}$ est la matrice de covariance des erreurs de prédiction, et non celle du processus.

La spécification de la distribution a posteriori requiert la connaissance a priori de la moyenne globale du processus μ , et de sa covariance Σ_s .

Dans notre application, la fonction de covariance $C(\|h\|)$ est construite à partir de l'analyse structurale des données, c'est à dire à partir de l'ajustement d'un variogramme (§ I.1). Les matrices Σ_s , Σ_{sz} et Σ_{zs} sont ensuite estimées à partir de cette fonction, et de la géométrie de la grille et des points de données. Bien que ces matrices soient estimées à partir des données, elles seront supposées parfaitement connues lors de la prédiction du processus \mathbf{S}_G à partir des observations \mathbf{Z}_g (voir discussion plus loin dans ce même paragraphe).

Si on suppose de plus que la moyenne du processus μ est parfaitement connue, $E(\mathbf{S}_G | \mathbf{Z}_g)$ dans l'équation (I.4) constitue le prédicteur nonbiaisé, linéaire, et optimal de \mathbf{S}_G en termes d'erreur quadratique moyenne. L'erreur de prédiction est donnée par la diagonale de la matrice $\Sigma_{s|z}$ de l'équation (I.4). Dans la terminologie géostatistique, ce prédicteur est l'estimateur obtenu par krigeage simple (Cressie 1991).

Malheureusement, μ est rarement connue a priori. Supposons que l'on peut spécifier une distribution a priori Gaussienne sur μ :

$$\mu \rightarrow N(\theta, \sigma_\mu^2)$$

On peut montrer (voir annexe I) que la distribution a posteriori de $\mathbf{S}_G | \mathbf{Z}_g$ est également Gaussienne de moyenne :

$$(I.5) \quad E[\mathbf{S}_G | \mathbf{Z}_g] = \theta_G + \Lambda (\mathbf{Z}_g - \theta_g),$$

où $\theta_G = \mathbf{1}_G \theta$ et $\theta_g = \mathbf{1}_g \theta$, et Λ est la matrice des poids de krigeage égale à :

$$(I.6) \quad \Lambda = \Sigma_{sz} \Sigma_Z^{-1} + \frac{\sigma_\mu^2}{\mathbf{1} + \sigma_\mu^2 \mathbf{1}_g^t \Sigma_Z^{-1} \mathbf{1}_g} [\mathbf{1}_G - \Sigma_{sz} \Sigma_Z^{-1} \mathbf{1}_g] \mathbf{1}_g^t \Sigma_Z^{-1}$$

où Σ_s , Σ_z et Σ_{sz} sont, comme défini plus haut, conditionnelles à la valeur de la moyenne μ . La matrice de covariance a posteriori est égale à :

$$(I.7) \quad \begin{aligned} \Sigma_{s|z} &= \Sigma_s - \Sigma_{sz} \Sigma_Z^{-1} \Sigma_{zs} \\ &+ \frac{\sigma_\mu^2}{\mathbf{1} + \sigma_\mu^2 \mathbf{1}_g^t \Sigma_Z^{-1} \mathbf{1}_g} [\mathbf{1}_G - \Sigma_{sz} \Sigma_Z^{-1} \mathbf{1}_g] [\mathbf{1}_G - \Sigma_{sz} \Sigma_Z^{-1} \mathbf{1}_g]^t \end{aligned}$$

La covariance a posteriori de l'équation (I.7) comporte un terme supplémentaire par rapport à celle de l'équation (I.4). Ce terme correspond à l'incertitude sur la moyenne du processus, qui augmente l'erreur

de prédiction à chaque point, en ajoutant un terme positif à la diagonale de $\Sigma_{s|z}$. Il traduit le fait que la prédiction du processus est moins précise que lorsque μ est connue, parce qu'un paramètre de plus doit être estimé à partir de la même information.

On remarque que, *même lorsque le processus n'est pas corrélé dans l'espace, la matrice de covariance a posteriori n'est pas diagonale*, parce que les prédictions à chaque point sont corrélées en raison de l'estimation simultanée d'une moyenne commune μ .

Lorsque μ est connue avec certitude (i.e. $\sigma_\mu^2 = 0$), le deuxième terme des équations (I.6) et (I.7) s'annule et la distribution a posteriori de $S_G | Z_g$ devient :

$$(I.8) \quad S_G | Z_g \rightarrow N(\theta_G + \Sigma_{sz} \Sigma_Z^{-1} (Z_g - \theta_g), \Sigma_s - \Sigma_{sz} \Sigma_Z^{-1} \Sigma_{zs})$$

dont les moments correspondent aux estimateurs du krigeage simple et à l'erreur de prédiction associée.

A l'inverse, lorsque l'on ne connaît pas du tout μ (i.e. $\sigma_\mu^2 \rightarrow \infty$), i.e. que la distribution a priori sur μ est non informative, la matrice des poids converge vers :

$$(I.9) \quad \Lambda = \Sigma_{sz} \Sigma_Z^{-1} + \left[\frac{\mathbf{1}_G - \Sigma_{sz} \Sigma_Z^{-1} \mathbf{1}_g}{\mathbf{1}_g^t \Sigma_Z^{-1} \mathbf{1}_g} \right] \mathbf{1}_g^t \Sigma_Z^{-1},$$

qui correspond aux poids du krigeage ordinaire. Dans ce cas, la covariance a posteriori est donnée par :

$$(I.10) \quad \Sigma_{s|z} = \Sigma_s - \Sigma_{sz} \Sigma_Z^{-1} \Sigma_{zs} + \frac{1}{\mathbf{1}_g^t \Sigma_Z^{-1} \mathbf{1}_g} [\mathbf{1}_G - \Sigma_{sz} \Sigma_Z^{-1} \mathbf{1}_g] [\mathbf{1}_G - \Sigma_{sz} \Sigma_Z^{-1} \mathbf{1}_g]^t,$$

qui correspond à la matrice de covariance des erreurs de prédiction du krigeage ordinaire.

Plus généralement, Omre & Halvorsen (1989) montrent que les moments de la distribution a posteriori du processus convergent vers les estimateurs du krigeage universel, quand la moyenne, au lieu d'être constante, est une fonction linéaire des coordonnées des points, et qu'une distribution a priori non informative est spécifiée pour les paramètres de cette fonction.

Le deuxième terme de $\Sigma_{s|z}$ (équations (I.8) et (I.10)) met en évidence le gain de connaissance sur le processus apporté par le jeu de données.

On notera que dans l'objectif du krigeage, il a été supposé que les paramètres de la fonction de covariance spatiale du processus étaient parfaitement connus. Cressie & Zimmermann (1992) et Zimmermann & Cressie (1992) ont étudié les effets d'erreurs dans l'estimation de ces paramètres sur les prédictions du processus et sur les erreurs de prédiction. Le prédicteur de $S_G | Z_g$ apparaît relativement stable, bien qu'il puisse être sensible à une mauvaise spécification de l'erreur d'observation $\sigma_{\varepsilon_z}^2$. L'estimateur de l'erreur quadratique moyenne de prédiction est négativement biaisé, mais ce biais est réduit dans le cas d'une corrélation spatiale modérée à forte. Woodbury (1989) propose une procédure bayésienne de mise à jour (updating), qui représente une alternative au krigeage lorsque μ , Σ_s et Σ_z ne sont pas connues. Cette procédure ne requiert pas d'estimation empirique de la fonction de covariance $C(\|h\|)$, mais dépend de la spécification d'une distribution a priori subjective pour le processus.

Mise à jour des estimateurs de l'abondance locale avec un deuxième jeu d'observations.

Considérons un deuxième jeu de n données indépendantes $\mathbf{Y}_n = \{Y(x_1), \dots, Y(x_n)\}$. Supposons à nouveau que ces observations sont liées au processus d'abondance sous-jacent par :

$$(I.11) \quad Y(x) = qS(x) + \varepsilon_Y(x)$$

où $\varepsilon_Y(x_1), \dots, \varepsilon_Y(x_n) \xrightarrow{IID} N(0, \sigma_{\varepsilon_Y}^2)$. q est supposé être le même facteur de capturabilité que pour le premier jeu d'observations, qu'on fixera à nouveau à 1 (la CPUE est supposée standardisée par rapport à l'effort). L'erreur d'observation $\varepsilon_Y(x)$ représente la variabilité due au processus de capture commerciale au point x .

Cas 1 : Les coordonnées spatiales $\{x_1, \dots, x_n\}$ des observations sont connues précisément. De manière analogue à \mathbf{F}_Z , on définit alors une matrice de « design » \mathbf{F}_Y de dimensions $n \times G$ spécifiant la localisation des n données sur la grille. La moyenne et la matrice de covariance des \mathbf{Y}_n conditionnellement au premier jeu d'observations \mathbf{Z}_g sont respectivement:

$$(I.12) \quad E(\mathbf{Y}_n | \mathbf{Z}_g) = \mathbf{F}_Y E(\mathbf{S}_G | \mathbf{Z}_g)$$

et :

$$\Sigma_{Y|Z} = \mathbf{F}_Y \Sigma_{S|Z} \mathbf{F}_Y^t + \mathbf{V},$$

où $\mathbf{V} = \text{Diag}(\sigma_{\varepsilon_Y}^2(x_1), \dots, \sigma_{\varepsilon_Y}^2(x_n))$

Ce deuxième jeu de données est maintenant utilisé pour mettre à jour la distribution de $\mathbf{S}_G | \mathbf{Z}_g$ obtenue par krigeage du premier jeu de données. Ainsi, la distribution a posteriori obtenue par krigeage devient une distribution a priori pour le deuxième jeu de données. On obtiendra finalement la distribution a posteriori $\mathbf{S}_G | \mathbf{Z}_g, \mathbf{Y}_n$. Du fait de l'hypothèse de distribution Gaussienne pour \mathbf{Y}_n , cette distribution est à nouveau Gaussienne, de paramètres :

$$(I.13) \quad E(\mathbf{S}_G | \mathbf{Z}_g, \mathbf{Y}_n) = E(\mathbf{S}_G | \mathbf{Z}_g) + \Sigma_{S|Z} \mathbf{F}_Y^t (\mathbf{F}_Y \Sigma_{S|Z} \mathbf{F}_Y^t + \mathbf{V})^{-1} (\mathbf{Y}_n - \mathbf{F}_Y E(\mathbf{S}_G | \mathbf{Z}_g)),$$

et

$$(I.14) \quad \text{cov}(\mathbf{S}_G | \mathbf{Z}_g, \mathbf{Y}_n) = \Sigma_{S|Z} - \Sigma_{S|Z} \mathbf{F}_Y^t (\mathbf{F}_Y \Sigma_{S|Z} \mathbf{F}_Y^t + \mathbf{V})^{-1} \mathbf{F}_Y \Sigma_{S|Z},$$

qui peuvent être estimés en utilisant les estimations de $E(\mathbf{S}_G | \mathbf{Z}_g)$ et de $\Sigma_{S|Z}$ obtenues avec le premier jeu de données.

Cas 2 : Les coordonnées spatiales $\{x_1, \dots, x_n\}$ des observations ne sont pas connues précisément. Ceci est notamment le cas avec nombre de données commerciales. On suppose que chaque donnée est connue à une résolution spatiale moins fine que celle utilisée pour le krigeage, mais que chaque donnée contient de l'information sur l'abondance moyenne sur une petite zone définie par cette résolution. Cette information peut être prise en compte en ajustant la résolution spatiale de la grille initiale en conséquence, et en prédisant ensuite l'abondance moyenne sur des blocs de dimension cohérente avec la résolution spatiale des observations.

Pour passer d'une prédiction du processus aux points $\{x_1, \dots, x_G\}$ de la grille à une prédiction moyenne sur des cellules de surface a centrées sur ces mêmes points, il est nécessaire de passer d'un krigeage ponctuel à un krigeage par bloc (cf. Cressie 1991). Les équations sont les mêmes, sauf que l'on considère désormais le processus moyen $\bar{\mathbf{S}}_G = \{\bar{S}(x_1), \dots, \bar{S}(x_G)\}$ défini par :

$$\bar{\mathbf{S}}_i = \frac{1}{a} \int_{x \in \text{cellule } i} S(x) dx$$

Similairement, Σ_S et Σ_{ZS} doivent être redéfinies pour exprimer les covariances entre les valeurs moyennes du processus, et des covariances entre les observations et ces valeurs moyennes du processus (non détaillé ici, voir Parma & Pelletier 2001).

Considérons que la résolution spatiale du deuxième jeu d'observations est moins bonne que cette résolution spatiale initiale (G cellules sur la grille). On cherche alors à prédire l'abondance sur des blocs plus grands, en rapport avec cette moins bonne résolution. Soit \mathbf{A} la matrice de « design » $B \times G$ (où $B < G$ est le nombre de ces blocs), d'élément a_{ij} valant $1/Nb_i$ avec Nb_i le nombre de cellules dans le bloc i , si $j \in i$ et 0 sinon. Le vecteur des moyennes par bloc (du processus d'abondance) $\bar{\mathbf{S}}_B = \{\bar{S}_1, \dots, \bar{S}_B\}$ est donné par :

$$\bar{\mathbf{S}}_B = \mathbf{A} \bar{\mathbf{S}}_G$$

La distribution de ce processus moyen, conditionnellement au premier jeu d'observations \mathbf{Z}_g , est multinormale de moyenne et de covariance :

$$(I.15) \quad \begin{cases} E[\bar{\mathbf{S}}_B | \mathbf{Z}_g] = \mathbf{A} E[\mathbf{S}_G | \mathbf{Z}_g] \\ \Sigma_{\bar{\mathbf{S}}|Z} = \mathbf{A} \Sigma_{\mathbf{S}|Z} \mathbf{A}^t \end{cases}$$

En fonction de la taille des blocs, plusieurs observations vont typiquement correspondre à un bloc donné. On réduit alors le second jeu d'observations à un vecteur de moyennes $\bar{\mathbf{Y}}_b = \{\bar{Y}_1, \dots, \bar{Y}_b\}$ et aux variances associées. Sous l'hypothèse que l'effort de pêche est distribué aléatoirement dans un même bloc i , chaque \bar{Y}_i est un estimateur du processus moyen dans ce bloc. On peut alors écrire :

$$(I.16) \quad \bar{\mathbf{Y}}_b = \mathbf{F}_{\bar{\mathbf{Y}}} \bar{\mathbf{S}}_B + \boldsymbol{\varepsilon}_{\bar{\mathbf{Y}}}$$

où $\mathbf{F}_{\bar{\mathbf{Y}}}$ est une matrice de design $b \times B$ qui indique le bloc auquel appartient chaque valeur de $\bar{\mathbf{Y}}_b = \{\bar{Y}_1, \dots, \bar{Y}_b\}$, et $\boldsymbol{\varepsilon}_{\bar{\mathbf{Y}}}$ est un vecteur de variables aléatoires qui représente l'erreur d'observation, c'est à dire la différence entre l'observation moyenne et le processus moyen correspondant. Dans ce cas, l'erreur de chaque observation \bar{Y}_i conditionnellement au processus $\bar{\mathbf{S}}_B$ provient de deux sources : a) une erreur d'observation locale à chaque point de donnée du bloc i , définie par $\varepsilon(x) = Y(x) - S(x)$, $x \in i$; et b) une variance de dispersion du processus dans le bloc, définie par $\frac{1}{n_i} \sum_{j \in i} (S(x_j) - \bar{S}_i)^2$ où n_i est le nombre de cellules du bloc i et $j \in i$ signifie que la cellule j se trouve dans le bloc i . $\boldsymbol{\varepsilon}_{\bar{\mathbf{Y}}}$ est aussi la moyenne des erreurs d'observations individuelles dans le bloc i . Les observations étant indépendantes dans un bloc, $\boldsymbol{\varepsilon}_{\bar{\mathbf{Y}}}$ tend vers zéro quand le nombre d'observations augmente. De plus, les observations sont indépendantes entre les blocs. $\boldsymbol{\varepsilon}_{\bar{\mathbf{Y}}}$ est donc supposé multinormal d'espérance nulle et de matrice de covariance diagonale \mathbf{V}_b .

\mathbf{V}_b peut être estimé de deux manières : a) soit à partir des données, comme la variance empirique des observations à l'intérieur d'un bloc (sampling-based variance); b) soit à partir du modèle du processus (model-based variance), i.e. la somme de la variance due à l'erreur d'observation locale et de l'espérance de la variance de dispersion, divisée par le nombre d'observations du bloc. Pour chaque \bar{Y}_i , la variance due à l'erreur d'observation locale est $\sigma_{\varepsilon_y}^2 / n_i$.

La distribution a posteriori $\bar{\mathbf{S}}_B | \mathbf{Z}_g, \bar{\mathbf{Y}}_b$ peut donc finalement être obtenue à partir des équations (I.13) et (I.14) :

$$(I.17) \quad \begin{cases} E(\bar{\mathbf{S}}_B | \mathbf{Z}_g, \bar{\mathbf{Y}}_b) = E(\bar{\mathbf{S}}_B | \mathbf{Z}_g) + \Sigma_{\bar{\mathbf{S}}|Z} \mathbf{F}_Y^t (\mathbf{F}_Y \Sigma_{\bar{\mathbf{S}}|Z} \mathbf{F}_Y^t + \mathbf{V}_b)^{-1} (\bar{\mathbf{Y}}_b - \mathbf{F}_Y E(\bar{\mathbf{S}}_B | \mathbf{Z}_g)) \\ \text{cov}(\bar{\mathbf{S}}_B | \mathbf{Z}_g, \bar{\mathbf{Y}}_b) = \Sigma_{\bar{\mathbf{S}}|Z} - \Sigma_{\bar{\mathbf{S}}|Z} \mathbf{F}_Y^t (\mathbf{F}_Y \Sigma_{\bar{\mathbf{S}}|Z} \mathbf{F}_Y^t + \mathbf{V}_b)^{-1} \mathbf{F}_Y \Sigma_{\bar{\mathbf{S}}|Z} \end{cases},$$

et en utilisant l'équation (15) pour $E[\bar{\mathbf{S}}_B | \mathbf{Z}_g]$ et $\Sigma_{\bar{\mathbf{S}}|Z}$.

On remarque qu'en l'absence de corrélation spatiale et quand μ est connue, la matrice $\Sigma_{\bar{\mathbf{S}}|Z}$ est diagonale, l'espérance a posteriori de chaque bloc contenant au moins une donnée Y est alors une moyenne pondérée de l'espérance a priori et de la moyenne des observations du bloc, les poids étant l'inverse de chaque variance. A contrario, lorsque μ est estimée à partir des données, et/ou en présence de corrélation spatiale, la matrice $\Sigma_{\bar{\mathbf{S}}|Z}$ n'est plus diagonale, ce qui signifie que l'espérance de chaque bloc est mise à jour, même si le bloc ne contient pas d'observation Y .

Généralisation de la procédure. Jusqu'à présent, on a supposé que le processus restait inchangé entre les dates auxquelles les deux jeux d'observation étaient collectés. Cependant, ceci peut ne pas être réaliste si ces dates sont éloignées dans le temps. Introduire la dynamique du processus permettrait de résoudre ce problème, et plus généralement, d'incorporer plusieurs jeux d'observations collectés au cours du temps, grâce à des mises à jour successives de la distribution de probabilité du processus d'abondance. Les équations du *filtre de Kalman* (Meinhold & Singpurwalla 1983) constituent une formulation assez simple de la distribution a posteriori dans le cas où le processus et les observations sont des fonctions linéaires des variables d'état (ici l'abondance).

Soient t_1 et t_2 les dates de collecte respectives des deux jeux d'observation, et soit :

$$\mathbf{S}_{t_2} = \mathbf{P} \mathbf{S}_{t_1} + \varpi$$

une équation décrivant l'évolution du processus entre ces deux dates sous l'effet d'une dynamique linéaire. ϖ représente le caractère aléatoire de la dynamique du processus entre les deux dates, elle suit une loi $N(0, \Omega)$. Par exemple, les mouvements non dirigés font partie de ce terme aléatoire.

Par souci de clarté, on omet les indices de grille ou de bloc. La matrice \mathbf{P} peut inclure la mortalité, les mouvements des poissons dans la région ou vers l'extérieur. Le recrutement de poissons étrangers à la région peut aussi être modélisé à travers \mathbf{P} ou comme un processus indépendant de \mathbf{S}_{t_1} .

Soient \mathbf{Y}_t le jeu d'observations collecté à t et \mathbf{V}_t la matrice de covariance des erreurs d'observation associées. Comme précédemment, \mathbf{F}_t indique la localisation de ces observations sur la grille (de G cellules ou de B blocs). La distribution a posteriori de \mathbf{S}_{t_2} conditionnellement aux deux jeux d'observation collectés à t_1 et t_2 est Gaussienne d'espérance et de covariance :

$$(I.18) \quad E(\mathbf{S}_{t_2} | \mathbf{Y}_{t_1}, \mathbf{Y}_{t_2}) = \mathbf{P} E(\mathbf{S}_{t_1} | \mathbf{Y}_{t_1}) + \mathbf{R}_{t_2} \mathbf{F}_{t_2}^t (\mathbf{F}_{t_2} \mathbf{R}_{t_2} \mathbf{F}_{t_2}^t + \mathbf{V}_{t_2})^{-1} (\mathbf{Y}_{t_2} - \mathbf{F}_{t_2} \mathbf{P} E(\mathbf{S}_{t_1} | \mathbf{Y}_{t_1})),$$

et

$$(I.19) \quad \text{cov}(\mathbf{S}_{t_2} | \mathbf{Y}_{t_1}, \mathbf{Y}_{t_2}) = \mathbf{R}_{t_2} \left(\mathbf{I} - \mathbf{F}_{t_2}^t (\mathbf{F}_{t_2} \mathbf{R}_{t_2} \mathbf{F}_{t_2}^t + \mathbf{V}_{t_2})^{-1} \mathbf{F}_{t_2} \mathbf{R}_{t_2} \right),$$

où $\mathbf{R}_{t_2} = \mathbf{P} \text{cov}(\mathbf{S}_{t_1} | \mathbf{Y}_{t_1}) \mathbf{P}^t + \Omega$ est la matrice de covariance de $\mathbf{S}_{t_2} | \mathbf{Y}_{t_1}$ avant incorporation des observations \mathbf{Y}_{t_2} .

Cette formulation autorise donc à combiner des observations collectées à différentes périodes, grâce à la prise en compte de la dynamique du processus. En théorie, les matrices \mathbf{P} et Ω peuvent dépendre du pas

de temps, et les équations peuvent être appliquées récursivement à mesure que les données deviennent disponibles. En pratique, l'introduction d'une dynamique spatio-temporelle requiert de l'information spatialisée sur les mouvements et les taux de mortalité qui n'est pas forcément simple à obtenir.

I.3.2. Application au flétan du Pacifique

La méthode présentée ci-dessus a été appliquée à l'estimation de l'abondance du flétan du Pacifique dans le golfe d'Alaska. Les données scientifiques et leur analyse ont déjà été décrites au § I.1. Les résultats ont fourni une distribution a priori du processus d'abondance qu'on a ensuite mise à jour avec les données commerciales. Ces dernières consistent en un programme de logbooks, dans lesquels les pêcheurs notent l'effort de pêche, la capture et la localisation. L'effort de pêche est mesuré par la longueur de la ligne de fond (palangre).

Données commerciales. Contrairement aux données scientifiques, les données commerciales ne fournissent pas une couverture régulière de la région. Leur distribution est en général très agrégée. En 1986, 850 observations ont été collectées dans la région couverte par la campagne (Figure I.10). Chaque observation commerciale est standardisée par rapport aux données scientifiques en se basant sur la longueur de la palangre. La localisation des captures est indiquée en latitude et longitude, mais il arrive (pas dans les données utilisées) que les capitaines renseignent le lieu de pêche en montrant un endroit sur une carte, ce qui est nettement moins précis.

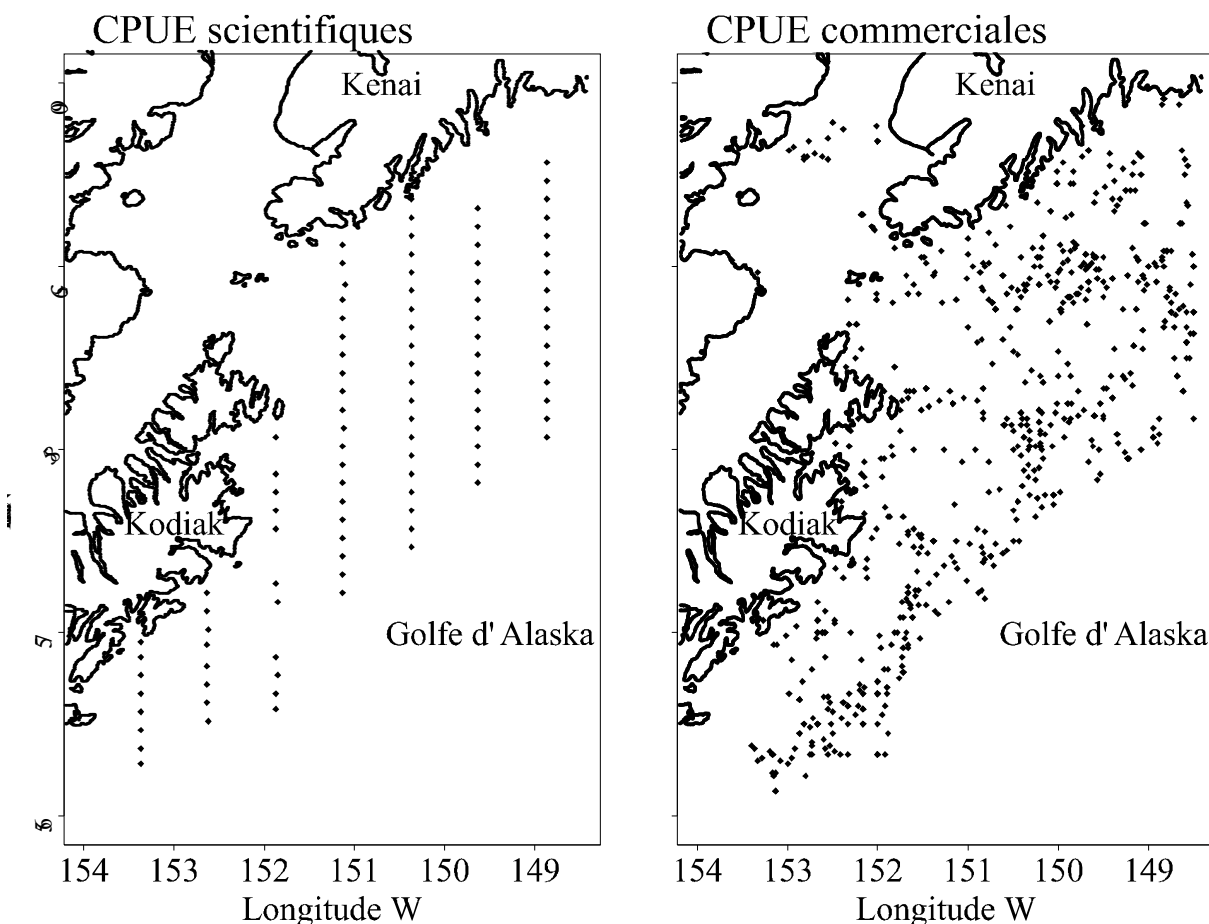


Figure I.10. Répartition des données scientifiques et commerciales de 1986 dans le golfe d'Alaska. Les données commerciales correspondent à la deuxième ouverture de la pêche au flétan (en août).

Mise à jour de l'abondance locale à partir des données commerciales. Seules 570 des 850 données coïncidaient avec la grille utilisée pour le krigeage. Elles se distribuaient sur seulement 308 cellules de cette grille.

On suppose ici que les données scientifiques et commerciales échantillonnent le même processus, c'est à dire qu'il n'y a pas de dynamique (mortalité, mouvements, recrutement ...) qui vient modifier l'abondance entre la campagne scientifique et le début de la pêche commerciale. Ceci est ici justifié pour plusieurs raisons. Premièrement, dans le golfe d'Alaska, la pêcherie de flétan se déroulait à cette époque en deux épisodes de 24h, l'un en avril, l'autre en août, et la campagne scientifique était réalisée en à peine trois semaines, juste avant la deuxième ouverture²¹. Deuxièmement, en août, le flétan est en pleine saison d'estivage sur le plateau continental, et ne se déplace pas de manière directionnelle. Troisièmement, l'âge au recrutement et la taille minimale marchande sont élevés, l'éventuelle arrivée de jeunes individus en cours de saison ne vient donc pas modifier la capture. En l'absence de dynamique de processus, on utilisera donc les équations (I.13), (I.14), et (I.17) pour obtenir la distribution a posteriori de l'abondance. Toutes les données de 1986 comportaient une position précise. Cependant, pour illustrer la méthode, nous avons quand même considéré deux niveaux de résolution spatiale : l'un correspondant à la grille initiale ($G = 875$ cellules d'environ 4 mn^2), l'autre à une grille plus grossière groupant les cellules par groupe de 4×4 ($B = 71$ blocs d'environ $16 \times 16 \text{ mn}^2$). Dans chaque cas, les données ont été assignées à leur cellule ou bloc, et des CPUE moyennes ont été calculées dans les cellules/blocs qui contenaient des données. Ces moyennes ont été calculées grâce à un estimateur rapport²² (voir § III.3), i.e. en divisant la capture totale par l'effort total dans la cellule/bloc. La variance associée à chaque CPUE moyenne est la variance empirique des CPUE individuelles sur la base de l'estimateur rapport quand il y a plus d'une donnée dans la cellule/bloc. Quand il n'y a qu'une donnée, la variance est calculée en supposant un coefficient de variation (CV) constant de 0.46 (cellules) ou 0.6 (blocs). Cette valeur a été obtenue comme le CV moyen des CPUE moyennes dans les cellules/blocs qui contenaient plus de 3 observations. Peu de cellules/blocs contenaient une seule donnée, si bien que ce calcul a peu d'influence sur les résultats. L'espérance a posteriori du processus d'abondance fournit une carte de l'abondance par cellule/bloc (Figure I.11). La diagonale de la matrice de covariance a posteriori peut également être représentée sur une carte pour visualiser l'erreur de prédiction associée.

I.3.3. Conclusion.

L'approche proposée présente plusieurs avantages :

- elle permet de **combiner les données scientifiques et commerciales** pour estimer une abondance locale, et donc obtenir une carte d'abondance, qui tient compte des distributions de la population et de l'effort de pêche. L'information commerciale est ainsi valorisée, mais en même temps, le fait que l'effort de pêche se concentre dans les zones de forte abondance est moins problématique **puisque l'information est utilisée localement**. Une concentration éventuelle de l'effort à une échelle inférieure à celle de la cellule/bloc n'est pas envisagée, mais l'estimateur rapport est censé atténuer ce problème (voir toutefois § III.3);
- elle prend en compte les **corrélations spatiales**, de sorte que l'information est partagée entre cellules voisines dans la procédure d'estimation. Ceci est vrai à la fois pour les données scientifiques lors du krigeage et pour les données commerciales lors de la deuxième mise à jour. **La distance d'influence de chaque observation est largement déterminée par les corrélations spatiales qui sont estimées empiriquement à partir des données scientifiques**. Ainsi, l'information de la CPUE commerciale d'une cellule se « propage » chez les cellules voisines (dans la distribution a posteriori) en relation avec le degré de corrélation spatiale du processus. Par exemple, si elle correspond à une concentration d'abondance, l'étendue de celle-ci devrait être cohérente avec la structure spatiale estimée, et donc la CPUE ne devrait influencer les cellules qu'à l'intérieur de cette concentration ;
- elle tient compte des **erreurs d'observation** dans les deux jeux de données non seulement dans la variance a posteriori, mais aussi dans l'espérance : une observation moins précise qu'une autre a un poids plus faible ;

²¹ Ce système a maintenant évolué vers un système de quotas individuels transférables qui répartit l'exploitation sur 5 à 6 mois de l'année.

²² couramment utilisé dans le calcul de CPUE moyennes

- l'incertitude sur la localisation de la CPUE peut être traitée en choisissant une résolution spatiale plus grossière. Cette possibilité facilite *l'intégration de données collectées à différentes échelles*. Bien évidemment, plus la résolution des données est grossière relativement à la structure de corrélation spatiale du processus, moins leur intégration est informative.
- d'autres variables que des CPUE pourraient être intégrées. Ainsi, l'estimation de la distribution a priori de μ a été supposée non-informative²³ ; une variable d'habitat corrélée avec l'abondance pourrait apporter de l'information sur μ . On pourrait aussi intégrer successivement d'autres jeux de données et mettre à jour des cartographies existantes avec la même procédure.

Cette approche repose sur l'hypothèse d'un processus d'abondance et de processus d'observation Gaussiens. Cette hypothèse est forte, mais les résultats y sont relativement robustes. Toutefois, la méthode n'a pas été testée pour des distributions extrêmement dissymétriques.

L'approche présentée a également été utilisée dans le cadre du projet FINE (voir Encadré I.4) pour combiner des indices d'abondance scientifiques obtenus à grande échelle et couvrant la mer du Nord (campagne IBTS) avec des prédictions d'abondance issues de modèles ajustés sur des données de microchalutages. Cette approche a permis de combiner des données d'abondance à deux échelles et des données environnementales, afin d'augmenter la précision des indices d'abondance scientifiques qui sont couramment utilisés pour les évaluations de stock.

Le cas du flétan est exemplaire du fait de la chronologie et de la durée des campagnes scientifiques et des saisons de pêche. Pour appliquer cette approche aux pêcheries de notre région qui opèrent plusieurs mois d'affilée, voire toute l'année, il faudrait prendre en compte la dynamique du processus, i.e. la reproduction, la mortalité naturelle, la mortalité par pêche et d'éventuelles migrations. Cependant, il est possible que si la dynamique du processus n'est pas bien connue indépendamment de ces données, tous les paramètres du modèle de processus aient à être estimés conjointement avec l'abondance. On entre alors dans une logique d'ajustement de modèle complexe abordée par d'autres collègues du laboratoire MAERHA dans le cadre du projet européen DST2 (voir Chapitre Conclusions et perspectives).

²³ inhérent au krigeage ordinaire

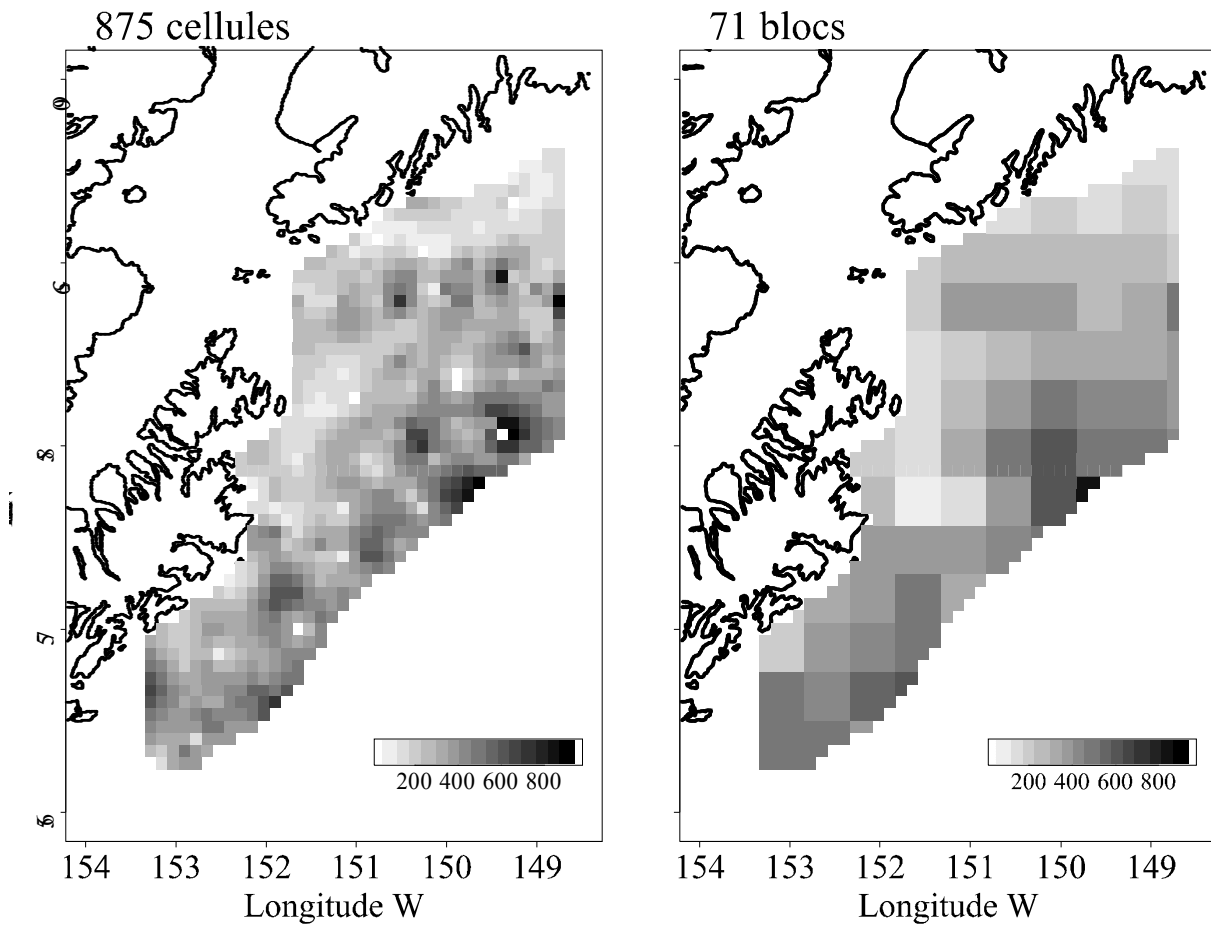


Figure I.11. Cartes d'indices d'abondance à deux résolutions spatiales, cellules de 4 mn^2 (gauche), blocs de $16 \times 16 \text{ mn}^2$ (droite). L'indice d'abondance est donné par l'espérance a posteriori du processus d'abondance une fois les données scientifiques et commerciales prises en compte. Il est exprimé en livres par longueur standard (300 m) de palangre.

1.4. Conclusion du chapitre

Les analyses présentées dans ce chapitre partent de l'information disponible pour tenter d'identifier les caractéristiques spatiales et saisonnières des espèces exploitées. Dans le cadre des pêcheries étudiées, les données disponibles sont essentiellement les données scientifiques de capture et les données commerciales de débarquement. Les résultats montrent que l'estimation rigoureuse de cartes d'abondances ponctuelles à partir de données précisément géoréférencées ne pose pas problème (§ I.1 et I.3). Dans le cas des données dont la localisation est imprécise, comme nombre de données commerciales, la dégradation de la résolution spatiale rend difficile l'identification de structures spatiales, même à méso-échelle (§ I.2 et I.3). Les données scientifiques ne suffisent en général pas pour l'identification des variations saisonnières des distributions spatiales des différents stades démographiques du fait de leur faible couverture saisonnière. Les données commerciales possèdent une couverture temporelle suffisante, mais leur analyse soulève d'autres problèmes dont ceux de la résolution spatiale et des rejets (§ I.2). Un autre inconvénient de ces analyses est qu'elles ne fournissent qu'une image statique, ponctuelle de la distribution d'abondance d'une population.

Dans certains cas, ces images peuvent suffire à estimer les paramètres d'un modèle de dynamique de population. Ainsi, Matis et al. (1996) ajustent les paramètres d'un modèle spatialisé uniquement à partir de données de capture (voir annexe II). Cependant, pour interpréter une série de cartes mensuelles comme celle de la Figure I.8, il est préférable de disposer d'autres données afin d'identifier les mouvements de chaque stade démographique.

L'identification des migrations suppose de suivre des individus repérables, au moins entre leur point de départ et leur point d'arrivée (ou de capture). Pour les stades adultes ou préadultes, les techniques de marquage et recapture sont clairement destinées à cet objectif. Pour les populations démerso-benthiques, de telles expériences sont rares dans l'Atlantique Nord-Est, mis à part Fontaine et al. (1985), dont les résultats ont été utilisés pour le modèle du lieu noir (§ II.3). Quelques expériences ont aussi été réalisées en mer Celtique par des scientifiques anglais, mais non publiées (Carl O'Brien, comm. pers.). La difficulté tient au fait que les poissons capturés par un chalut sont morts ou bien mal en point pour supporter un marquage et survivre en mer ensuite. Cette difficulté est levée lorsqu'un autre engin peut capturer des individus de l'espèce, ou lorsque les profondeurs sont faibles, par ex. pour la plie en mer du nord (Rijnsdorp & Pastoors 1994). Une méthode permettant d'accroître les chances de survie d'un poisson avant et après marquage a été mise au point récemment par le LASAA et le laboratoire RH de Lorient (IFREMER). Elle repose sur l'utilisation d'un cul de chalut particulier où les poissons ne sont pas tassés, et a été testée avec succès sur le merlu, espèce notoirement fragile aux engins de pêche. Une campagne de marquage a ainsi été réalisée en 2002 (MARQU'AGE); d'ores et déjà un certain nombre de poissons ont été recapturés et ont fourni quelques éléments d'information quant à la croissance de l'espèce. Du côté de la recapture, celle-ci semble très probable étant donné la pression de pêche, mais le problème se pose de la récupération de la donnée qui dépend de l'information et de la sensibilisation des professionnels de tous les pays concernés²⁴.

L'estimation de taux de mouvements entre zones doit être basée sur un modèle qui définit les zones entre lesquelles s'effectue les mouvements. La qualité des estimations dépend de l'identifiabilité des paramètres à estimer, et de leur degré de confusion conditionnellement aux informations disponibles. Ceci variera d'une population à l'autre en fonction des caractéristiques de la dynamique, par ex. la ségrégation spatiale de différents stades, etc... Il faut noter que certains coefficients de migration liés au cycle de vie peuvent être devinés avec une certaine fiabilité. Par exemple, lorsque les adultes migrent en masse d'une zone vers une autre en vue de la reproduction, le coefficient de migration associé peut être assigné à 1. M. Verdoit (Verdoit 2003) a construit un modèle spatial et saisonnier de la dynamique du merlan de mer Celtique à partir des résultats de Verdoit et al. (2003a, voir § I.2.2). Les paramètres de ce modèle ont été ajustés à partir de données de capture et d'effort, et notamment un des taux de migration a ainsi été estimé (les

²⁴ Ce problème est rencontré par tous les programmes de marquage-recapture.

autres étaient égaux à 1).

Il n'en reste pas moins que des données spécifiquement destinées à identifier les mouvements et à les quantifier devront être collectées pour améliorer notre connaissance de la dynamique spatiale des populations exploitées. A titre d'illustration, les expériences de Attwood & Bennett (1994) mettent en évidence deux comportements, l'un sédentaire l'autre nomade, dans une population de poissons de roche d'Afrique du Sud ; elles permettent de déboucher sur une modélisation des mouvements et de la dynamique de cette population afin de tester l'impact de réserves marines (Attwood & Bennett 1995). Etant donné l'évolution rapide de la technologie des marques (marques acoustiques, marques archives, balises,...), la quantité d'information que les scientifiques peuvent espérer tirer de ces expériences augmente continuellement, ce qui renforce le sentiment de la nécessité de mieux explorer ces possibilités pour les ressources démerso-benthiques. Des pistes de recherche seront exposées au Chapitre V.

Chapitre II.

Modélisation de la dynamique spatiale et saisonnière de populations

Dans le chapitre précédent, on s'est attaché à caractériser la distribution spatiale et saisonnière de populations exploitées à partir de l'analyse de la bibliographie et des données disponibles. Ce chapitre a trait à la construction de modèles de dynamique des populations cohérents avec les résultats de l'analyse. Dans un premier temps, j'exposerai les différents formalismes mathématiques qui peuvent être choisis pour modéliser la dynamique de systèmes spatialisés. Pour chaque formalisme, je tenterai de faire ressortir les hypothèses sur la structuration de l'espace et la représentation des mouvements, les questions abordées, et les domaines d'application privilégiés. Dans un deuxième temps, je ferai une revue des modèles spatialisés qui ont été développés pour répondre à différentes problématiques halieutiques. Ces deux synthèses permettront de dégager les avantages et les inconvénients de chaque formalisme par rapport aux objectifs exposés dans les deux chapitres précédents :

- prendre en compte la dynamique spatiale et saisonnière de populations en relation avec leur cycle de vie, i.e. la dynamique à méso-échelle à l'intérieur de l'aire de distribution ;
- représenter l'interaction des distributions spatiales et saisonnières de l'exploitation et des ressources ;
- évaluer quantitativement la dynamique du système, en particulier sous l'effet de mesures de contrôle de l'exploitation.

Ce chapitre s'achèvera par la présentation d'un modèle de la dynamique de la population de lieu noir de l'Ouest de l'Ecosse.

II.1. Modèles spatialisés en dynamique des populations.

Des modèles qui décrivent la dynamique de populations distribuées dans l'espace et se déplaçant au cours du temps ont été développés depuis une quinzaine d'années en écologie. Ces modèles font appel à des formalismes variés, en vue de répondre aux deux questions fondamentales évoquées dans le chapitre introductif, à savoir ***la cause du développement et de la maintenance de structures spatio-temporelles, et leurs conséquences sur la dynamique des populations et des écosystèmes.*** J'ai analysé un certain nombre de publications portant sur ces modèles (annexe II) afin de me forger une vision synoptique de ce domaine où la littérature est plus qu'abondante. Cette synthèse ne se veut pas exhaustive, mais plutôt illustrative, et doit guider le choix d'un formalisme approprié aux objectifs de ce travail. Les points saillants de cette synthèse sont présentés ci-après en regroupant les modèles selon la manière dont ils représentent l'espace.

II.1.1. Modèles de dynamique de « patches »¹ (Levins 1970).

Ce sont les premiers modèles développés pour appréhender l'importance de la spatialisation sur la dynamique des populations. Non explicitement spatiaux, ils décrivent la population par le ***nombre ou de la fraction des patches qui se trouvent dans un état donné, en général occupé ou vide, et non par la densité locale de la population*** (Tableau II.1)². Ils sont surtout utilisés en écologie du

¹ dit aussi modèles d'occupation de cellule –« cell occupancy »

² en cohérence avec le concept initial de métapopulation de Levins (1969).

paysage et en biologie de la conservation, car ils permettent d'étudier les phénomènes de colonisation, d'expansion, d'extinction, liés par ex. à un habitat hétérogène ou fluctuant (Tableaux II.2 et II.4). Par exemple, la variabilité environnementale locale permet la persistance de populations qui seraient éliminées dans un environnement constant (Harrison & Quinn 1989).

Depuis Levins (1969), le concept de métapopulation a évolué vers une définition qui insiste plus sur les aspects spatiaux de subdivision des populations et d'échanges entre sous-populations (Hanski 1998), et qui a donc motivé le développement de *modèles structurés dans l'espace*. Cette tendance a été renforcée par l'utilité conceptuelle de ces modèles pour les questions de conservation qui deviennent pressantes depuis une dizaine d'années (multiplication des plans de gestion environnementale et de protection des espèces menacées, pour lesquels les scientifiques sont consultés).

Les modèles structurés dans l'espace peuvent être distingués selon que la représentation de l'espace est continue ou discrète (Tableaux II.1 et II.2).

Formalisme	Espace	Temps	Variable décrivant la population par unité spatio-temporelle	
Modèle de dynamique de patches	Implicite	Continu	Continue Nombre ou proportion de patches occupés Nombre de patches par âge / taille	
Modèle stepping stone ³ Modèle de métapopulation ³ Modèle de populations subdivisées	Discret	En général discret	Continue Abondance (ou densité) par population Composition spécifique	
Automate cellulaire	Discret	Discret	En général discrète : Stade de la population Présence/absence	<i>Parfois continue</i> : Abondance par population
Réseau d'applications couplées	Discret	Discret	En général continue : Abondance par population Composition spécifique Probabilité de survie Taille moyenne	<i>Parfois discrète</i> : Présence/absence
Modèle centrés-individus	Discret	Discret	Présence/absence Paramètre individuel (taille, stade démographique, âge,...)	
Modèle DAR	Continu	Continu	Continue Abondance ou densité par population	

Tableau II.1. Représentations de l'espace, du temps et des populations dans les modèles de dynamique de population, d'après les articles étudiés. Lorsque la dynamique de la population est décrite par une variable d'état, par ex. l'abondance, le modèle est dit à variable d'état (tous les individus d'une population se trouvant dans le même état sont confondus). McCauley et al. (1993) parlent de modèle *au niveau de la population*. (p-state). Lorsque les individus sont discernables, on parlera de modèle « basé sur des entités » (i-state).

II.1.2. Modèles à espace continu.

Ils s'expriment donc en général par des équations aux dérivées partielles qui résultent en une écriture compacte du modèle qui peut être analysé mathématiquement. Dans sa forme la plus générale, la spatialisation du modèle se traduit par l'introduction d'un noyau de transition⁴ (Gros 2001) qui explicite l'évolution de la densité de la population en fonction des coordonnées spatiales.

³ d'après la terminologie de Kareiva (1990).

⁴ ou noyau de dispersion (dispersal kernel)

La représentation continue implique qu'à l'échelle d'un volume spatial élémentaire Δv , les individus ne sont pas discernables, et que la densité dans ce volume peut être exprimée par une variable continue.

Lorsque le noyau de transition est symétrique, indépendant d'une éventuelle variable démographique, et qu'on s'intéresse aux mouvements à courte portée, l'équation générale devient une équation de réaction-diffusion. Par analogie avec les modèles de mécanique des fluides, la dynamique locale de la population (croissance, reproduction, mortalité...) constitue le terme « réactif » du système d'équations. La modélisation de la dispersion par diffusion linéaire n'est pas « naturelle » vis-à-vis de populations, car elle autorise des déplacements non bornés, et que les mouvements n'ont pas de mémoire (Tableau II.2). De plus, elle n'est pas appropriée au déplacement de groupes d'individus formant des macrostructures spatiales avec une certaine durée de vie (bancs de poisson, essaims d'insectes...). L'introductif dans le modèle de réaction-diffusion d'un terme d'advection sous certaines hypothèses permet d'obtenir ce type de patron spatial (Gros 2001). Les modèles « Diffusion-Advection-Réaction » (DAR) et surtout les modèles de « Réaction-Diffusion » (RD) sont les principaux modèles à espace continu utilisés en dynamique des populations (Tableau II.2). Un modèle RD peut être vu comme un modèle spatial neutre, c'est à dire un modèle où les mouvements sont aléatoires et non orientés, sans privilégier une échelle spatiale particulière (Kareiva 1990). La présence d'un terme de diffusion dans un modèle interdit les *extinctions locales* de la population.

Formalisme/ Questions abordées	Structuration de l'aire de distribution de la population	Dynamique spatiale
Modèle de dynamique de patches <u>Questions abordées :</u> <ul style="list-style-type: none"> Extinction, colonisation, modification de l'aire de distribution, notamment en fonction de l'évolution de l'habitat et de la compétition entre espèces Patrons spatiaux générés par des perturbations aléatoires asynchrones 	Spatialement implicite	<i>Dispersion globale et instantanée</i> implicite
Modèles de Diffusion-Advection-Réaction (DAR)⁵ <u>Questions abordées :</u> <ul style="list-style-type: none"> Dynamique du système dans un environnement ou avec des paramètres démographiques hétérogènes Patrons spatiaux en résultant, à l'équilibre ou non Etude à différentes échelles spatiales 	Espace continu avec coordonnées spatiales continues Un environnement hétérogène est représenté par des paramètres dépendant des coordonnées spatiales	Mouvements non orientés ou progressifs selon les coordonnées spatiales : Diffusion : mouvement à faible portée en général non orienté car sans mémoire ⁶ - le nombre de migrants dépend de l'abondance locale à l'« arrivée » Advection : mouvement orienté avec une certaine durée – le nombre de migrants ne dépend pas de l'abondance locale à l'« arrivée »

Tableau II.2. Dynamiques spatiales associées aux modèles à espace continu ou implicite.

⁵ Dans ces modèles, l'espace est bien entendu discrétisé pour les applications numériques et les simulations.

⁶ A l'échelle de l'individu, le mouvement s'apparente à une marche aléatoire, avec des changements d'orientation instantanés.

Les modèles RD ou DAR⁷ ont surtout donné lieu à des études mathématiques théoriques qui ont d'abord permis de montrer l'apparition d'instabilité diffusive (voir par ex. Murray 1989), i.e. que l'introduction de diffusion dans un système stable peut le déstabiliser, conduisant à l'émergence de patrons spatiaux permanents, même dans un environnement homogène. Ceci se produit lorsque que le système comprend une espèce inhibitrice⁸, et qu'elle diffuse plus vite que l'espèce activatrice (Kareiva 1990). Ainsi, les modèles RD ont souvent été utilisés pour étudier l'influence de la spatialisation sur des systèmes prédateur-proie ou hôte-parasite (annexe II). Par exemple, la dynamique stable neutre⁹ du modèle de Lotka-Volterra n'est pas altérée par la diffusion aléatoire si l'environnement reste homogène¹⁰. De manière générale, la diffusion ne peut stabiliser la dynamique d'un système du fait que les solutions du modèle non spatial sont aussi solutions du modèle spatial, y compris les solutions instables. Par contre, la stabilité du système prédateur-proie est accrue lorsque l'environnement est hétérogène (i.e. que les paramètres du modèle dépendent de la coordonnée spatiale) et que les espèces ont des mobilités différentes (McLaughlin & Roughgarden 1991)¹¹.

Les modèles DAR prédisent des gradients spatiaux d'abondance des populations qui dépendent de la géométrie de la région modélisée (forme, taille et perméabilité de ses frontières aux populations). Enfin, ces modèles apparaissent déterministes à l'échelle de la population¹², et ne prennent pas en compte les fluctuations stochastiques qui jouent pourtant un rôle prépondérant dans la persistance locale ou globale des populations. C'est seulement récemment que des extensions stochastiques de ces modèles ont été envisagées (e.g. Wilson 1998).

II.1.3. Modèles à espace discret.

L'espace est discrétisé en un nombre fini d'unités spatiales. Dans le cas des automates cellulaires, des réseaux d'applications couplées (CML) et des modèles individus-centrés (Tableau II.3), les unités spatiales sont identiques et en grand nombre, et elles jouent toutes le même rôle, bien que l'hétérogénéité de l'environnement puisse être prise en compte par des paramètres dépendant des coordonnées spatiales. Les coordonnées de chaque unité permettent de définir des voisinages et des distances entre unités. Les mouvements consistent en de la dispersion à portée limitée, i.e. sur un certain voisinage.

A contrario, dans les modèles « stepping stones », les modèles de métapopulation et de populations subdivisées - *ces deux derniers sont pour l'essentiel le même modèle multisite à temps discret* -, les unités spatiales sont moins nombreuses et s'apparentent à des compartiments (patches). En général, un patch a un rôle précis dans la dynamique de la population ; il peut s'agir d'un habitat spécifique ou favorable à certains processus démographiques. Les modèles de métapopulation et de populations subdivisées décrivent essentiellement la ségrégation spatiale, mais les positions des patches, leur étendue, les distances qui les séparent ne sont pas spécifiées. Les échanges d'individus sont caractérisés par des taux de migration qui représentent la proportion d'individus qui migrent d'un patch vers un autre à une date donnée. Les migrations ne dépendent donc pas de l'abondance de la population dans le patch d'arrivée. Dans les modèles « stepping stones », les patches possèdent des coordonnées spatiales.

Les modèles à espace discret privilégient *de facto* l'échelle correspondant à l'unité spatiale, les processus spatiaux se produisant aux échelles inférieures sont noyés dans la dynamique locale

⁷ sous leur forme continue, car les versions discrétisées permettent de faire des simulations numériques

⁸ qui fait diminuer l'abondance de toutes les espèces, par exemple un prédateur

⁹ qui s'exprime par des oscillations d'amplitude dépendant des valeurs initiales

¹⁰ sauf conditions très particulières, cf. McLaughlin & Roughgarden (1992)

¹¹ cette différence de mobilité ne modifie pas la dynamique du système quand les espèces se déplacent à des échelles spatio-temporelles distinctes (McLaughlin & Roughgarden 1992)

¹² bien que la diffusion puisse être considérée comme une dispersion aléatoire au niveau de l'individu (Hastings 1990)

intrapatch. La définition des patches est par conséquent déterminante dans la dynamique du système. La dynamique globale est la résultante des dynamiques locales couplées par les mouvements d'individus entre patches. Ces modèles sont donc typiques des métapopulations (voir la définition au §I.1).

Tous ces modèles montrent la possibilité d'extinction locale (autrement dit l'existence de patches/cellules vacants), même lorsque l'habitat est limité. Ce résultat était également prévu par le modèle de dynamique de patches de Levins (1970).

Les modèles de métapopulation/populations subdivisées peuvent s'écrire sous forme matricielle¹³ et être étudiés mathématiquement (Caswell 1989b ; Lebreton 1996). Ils ont été développés en premier lieu pour des populations humaines (voir Rogers 1966, 1968 dans Caswell 1989b, et LeBras 1971 dans Lebreton 1996). Plus généralement, ils servent à étudier la dynamique d'espèces en interaction, de métapopulations ou de populations subdivisées sous l'effet des mouvements, des processus démographiques densité-dépendants ou des relations interspécifiques, et de l'hétérogénéité de l'environnement. Ils sont par ex. utiles pour aborder les questions de conservation dans un habitat fragmenté (modèle source-puits, Encadré II.1).

Pour une population, Vance (1984) montre que dans ce type de modèle, la dispersion conduit souvent à stabiliser la dynamique, et que les conditions dans lesquelles il y a déstabilisation sont peu susceptibles de se produire en réalité. La subdivision d'une population peut en diminuer le risque d'extinction, car la probabilité d'une catastrophe affectant simultanément toutes les sous-populations est infime, mais à l'inverse, elle peut augmenter ce risque à cause d'un trop faible effectif par effets dépressifs ou par dérive génétique. C'est la résultante de ces deux tendances opposées qui détermine l'effet de la fragmentation d'une population sur sa persistance globale. Cet effet dépend des mouvements, des processus démographiques et de la variabilité environnementale. Du point de vue de l'évolution, ces modèles peuvent être utilisés pour déterminer des stratégies de dispersion stables au sens de l'évolution (Levin et al. 1984; Lemel et al. 1997).

Encadré II.1. Métapopulation et habitat

Un cas particulier des modèles de métapopulation est celui où l'aire de distribution de la population est constitué de plusieurs types de patches correspondant à des habitats plus ou moins favorables avec une fitness¹⁴ locale des individus variant en conséquence. La dynamique des patches favorables est régulée par un mécanisme densité-dépendant. En l'absence de dispersion, les sous-populations situées dans des habitats favorables se stabilisent à leur capacité de charge, tandis que celles des habitats défavorables s'éteignent. Ces modèles permettent d'étudier comment le mouvement entre les types de patches affecte la démographie de la population et sa distribution spatiale. Ces modèles comprennent le modèle « source-puits » (Pulliam 1988) et le modèle de dispersion équilibrée (McPeck & Holt 1992). Le modèle source-puits considère deux habitats extrêmes, l'un favorable avec une fitness moyenne des individus supérieure à 1, et l'autre défavorable avec une fitness inférieure à 1. La dispersion est limitée par territorialité, par contrainte sur les taux ou sur la direction de dispersion. Elle peut aussi dépendre de la densité. Le modèle de dispersion équilibrée ne considère que des deux habitats favorables, mais de fitness différentes. La dispersion n'est pas contrainte et ne dépend pas de la densité. Ce modèle est utilisé pour prédire la stratégie de dispersion stable au sens de l'évolution (McPeck & Holt 1992). A l'équilibre, le modèle source-puits prédit en général un flux net d'individus des sources vers les puits, tandis que le modèle de dispersion équilibrée prédit un flux net nul et l'uniformisation des fitness sur l'ensemble des patches, s'apparentant en cela à la distribution idéale libre de Fretwell & Lucas (1970).

¹³ la population est représentée par un vecteur N_t , qui comprend l'effectif de chaque groupe d'âge à chaque site

¹⁴ espérance du nombre de descendants par individu vivant dans un habitat, par extension favorabilité de l'habitat

Structuration de l'aire de distribution de la population		Dynamique spatiale	Formalisme du modèle	
			Modèles à variables d'état	Modèles basés sur des entités
<p>Nombreuses cellules : Unités identiques et équivalentes avec des coordonnées spatiales, liées par des relations de voisinage</p> <p>Un environnement hétérogène est représenté par des paramètres dépendant des coordonnées spatiales</p>		<p>Dispersion limitée : à portée limitée aux cellules voisines</p> <p>Le voisinage (i.e. la zone d'influence d'une cellule) peut être plus ou moins étendu</p> <p>Etude des interactions de voisinage</p>	<p>Automates cellulaires Réseau d'application couplées (Coupled Map Lattices (CML)) <u>Questions abordées :</u></p> <ul style="list-style-type: none"> ▪ Dynamique du système sous l'effet de mouvements dépendant de l'environnement local ou de l'abondance locale : viabilité des populations, stabilité, persistance^(a) ▪ Patrons spatiaux en résultant ▪ Effet de dispersions à différentes portées 	<p>Modèles centrés-individus <u>Questions abordées :</u></p> <ul style="list-style-type: none"> ▪ Dynamique globale résultant de l'intégration de comportements individuels qui déterminent l'occurrence de mouvements, de processus démographiques, et de relations interspécifiques ▪ Reproduire les mouvements d'animaux et les patrons spatiaux qui en résultent
Patches de différentes tailles	<p>Patches non localisés</p> <p>Taille des patches non spécifiée</p>	<p>Mouvements par taux de migration : le nombre de migrants ne dépend pas de l'abondance dans le patch de destination</p>	<p>Modèles de métapopulation: dynamiques locales (intrapatches) couplées par des échanges d'individus, populations source et puits</p> <p>Modèles de populations subdivisées dont les stades occupent différents patches au cours de leur vie</p> <p><u>Questions abordées :</u></p> <ul style="list-style-type: none"> ▪ Dynamique sous l'effet des mouvements, de processus démographiques densité-dépendants, et de la variabilité environnementale ▪ Impact de la subdivision sur la dynamique d'un système multispécifique ▪ Persistance et stabilité de la population dans un habitat fragmenté ou hétérogène 	
	<p>Patches géoréférencés, définition de distances entre patches, de configuration</p>	<p>Dispersion limitée : à portée limitée aux patches voisins</p> <p>Le voisinage peut être plus ou moins étendu</p>	<p>Modèles « stepping stones » <u>Questions abordées :</u></p> <ul style="list-style-type: none"> ▪ Les mêmes que ci-dessus ▪ Effet de dispersions à différentes portées 	<p>Modèles centrés-individus spatialement réalistes <u>Questions abordées :</u></p> <ul style="list-style-type: none"> ▪ Les mêmes que ci-dessus ▪ Effet de la géométrie ; de la connectivité et des surfaces des patches sur la dynamique du système

Tableau II.3. Dynamiques spatiales associées aux modèles à espace discret et questions qu'ils permettent d'aborder. ^(a)Un système instable peut persister si le temps d'extinction est très lent. La persistance est le temps pris par une variable pour changer de valeur (Pimm 1991).

En ce qui concerne les relations interspécifiques, Reeve (1990) montre qu'un système hôte-parasite instable soumis à une variabilité environnementale peut être persistant, notamment quand les taux de migration sont modérés. Lorsque ces taux sont élevés, seuls les systèmes stables persistent, mais montrent de grandes fluctuations d'abondance. Dans le cas de compétition interspécifique, des espèces peuvent survivre alors qu'elles ont un désavantage compétitif, parce qu'elles le compensent par une forte capacité à coloniser les espaces vacants, même temporairement (Levin 1974) : la diversité spécifique augmente donc avec l'hétérogénéité de l'environnement. Enfin, dans la lignée des expériences de Huffaker (1958), ces modèles ont servi à étudier la stabilisation de systèmes prédateur-proie par la spatialisation (voir annexe II) : la subdivision spatiale peut stabiliser un système prédateur-proie dans certaines conditions qui correspondent en fait à l'existence d'un refuge pour les proies (Kareiva 1990).

Les modalités de la dispersion ont une influence cruciale sur la dynamique d'une métapopulation. Les modèles où les distances entre patches sont définies (modèles « stepping stones », automates cellulaires et CML) permettent d'étudier les effets de dispersions à différentes portées¹⁵. La dispersion à portée limitée aux plus proches voisins, tend à synchroniser les sous-populations voisines (voir références dans Paradis 1997), et les dynamiques locale et globale ne sont pas stabilisées, mais la structure spatiale augmente la persistance du système (même en cas d'instabilité). (voir annexe II). A l'inverse, une dispersion à longue portée¹⁶ où les individus dispersent indifféremment vers n'importe quel patch peut stabiliser les dynamique globale et locale. Ce type de dispersion est fréquent dans les modèles de métapopulation pour les stades qui se disséminent au loin, mais peut également être utilisé dans les autres modèles.

Au delà du mécanisme de dispersion, la nature des processus démographiques est susceptible d'altérer fondamentalement l'impact de la spatialisation sur la dynamique de la population, et notamment la densité-dépendance (Chesson 1981, 1996, 1998 ; Pulliam 1988) et les effets de retard (Crone 1997 ; Ranta et al. 1998). Par exemple, Chesson (1981, 1996) montre à partir d'un modèle de Ricker stochastique, que lorsque la dynamique locale est non-linéaire, l'abondance globale de la population est affectée par les fluctuations locales et ce d'autant plus que leur variabilité est grande. Ce couplage des dynamiques à échelle locale et globale peut stabiliser la dynamique de la population. En l'absence de nonlinéarités locales, la dynamique globale n'est pas modifiée par les fluctuations locales.

Les modèles à espace discret qui viennent d'être évoqués sont des modèles à variable d'état, mais les modèles centrés-individus (IBM, Encadré II.2) sont aussi utilisés pour étudier la dynamique de systèmes spatialisés. On remarquera que les automates cellulaires, comme les IBM, s'appuient sur des règles de décision, ces modèles sont relatifs aux populations ou aux individus en fonction de la signification de l'état de l'automate. De même, les CML sont parfois centrés-individus (Hendry et al. 1996).

Par construction, les modèles IBM simulent une dynamique globale en intégrant une collection de dynamiques locales dictées par des comportements individuels dépendant de conditions locales, par ex. des décisions de mouvements ou l'occurrence de processus démographiques, et de relations interspécifiques. Ils permettent d'étudier les patrons spatiaux émergeant de cette dynamique, par ex. pour des arbres ou de plantes, fortement dépendantes des aspects de voisinage, ou pour les déplacements d'animaux solitaires¹⁷ (Tableau II.4).

Les modèles où la région est décrite par une grille régulière de cellules identiques (Tableau II.3), font des hypothèses assez fortes sur la structuration de l'espace essentiellement basée sur les relations de voisinage entre cellules. Dans la réalité, les unités spatiales ont des tailles variables et la géométrie et la connectivité du réseau peuvent être contraintes, par ex. par des barrières ou des

¹⁵ ou de variabilité environnementale possédant une certaine structure dans l'espace

¹⁶ appelée aussi dispersion uniforme ou « common pool »

¹⁷ ou en groupes « stables » qui peuvent être assimilés à des entités

corridors. Ceci revient à leur assigner une signification individuelle du point de vue de la dynamique du système. Des modèles IBM « spatialement réalistes » prenant en compte ces effets (surface et degré d'isolation des patches) commencent à être développés (Gustafson & Gardner 1996; Wu & Levin 1997; Gathmann & Williams 1998).

Enfin, dans la plupart des modèles à espace discret, la représentation du temps est également discrète. Il est donc nécessaire de définir la durée des processus et leur chronologie. Cette spécification délicate peut influencer de manière cruciale la dynamique du système (McCauley et al. 1993; Ruxton 1996).

Encadré II.2. Modèles basés sur des d'entités.

Les modèles centrés-individus (IBM¹⁸) sont basés sur la représentation du comportement d'un grand nombre d'entités autonomes agissant et interagissant à partir de règles de décision. Chaque entité est créée et suivie séparément et la dynamique de la population résulte de l'assemblage des dynamiques élémentaires. La plupart de ces modèles sont stochastiques par construction, c'est à dire que les décisions sont prises avec une certaine probabilité. Dans ce cas, la variabilité individuelle est pleinement prise en compte, ce qui conduit indubitablement à un modèle plus réaliste. Les modèles IBM offrent plusieurs avantages. Premièrement, les processus de mouvement, de croissance, de reproduction, le comportement et les interactions spécifiques peuvent être représentés explicitement et « naturellement ». Ils peuvent dépendre de caractéristiques individuelles comme l'âge, le génotype, ou l'état physiologique. Deuxièmement, les échelles de temps des processus sont indépendantes et peuvent donc être différentes. Enfin, les interactions locales sont permises par le modèle.

Par construction, les modèles IBM offrent donc une représentation plus « naturelle » de la dynamique d'une population que les modèles à variable d'état. Le revers de cette médaille réside d'abord dans la nécessité d'une forte puissance informatique pour simuler cette dynamique, ce qui limite la taille de la population qui peut être représentée. Mais cette limitation ne doit être que temporaire étant donnée l'évolution rapide des technologies. Plus important, la complexité des interactions résultant de ce réalisme rend difficile l'identification des facteurs responsables d'un résultat macroscopique donné. En d'autres termes, le modèle gagne en réalisme, mais il peut devenir moins utile en tant qu'outil heuristique pour analyser la dynamique de la population. Le problème de la validation par rapport à des données reste par ailleurs une question ouverte pour ce type de modèles. Des modèles IBM et les formulations classiques (i.e. basées sur des équations différentielles partielles) « du même modèle » sont comparées dans De Angelis et al. (1993) (modèle non spatialisé) et dans McCauley et al. (1993), Gathmann & Williams (1998) et Wilson (1998) (modèles spatialisés). Les modèles IBM sont logiquement utilisés pour simuler l'impact sur la dynamique de la population globale de comportements individuels, qui déterminent l'occurrence de processus de mouvement, de croissance, de mortalité, de reproduction, de prédation, et d'autres relations interspécifiques.

¹⁸ Individual-Based Models

<p>Modèles de dynamique de patches</p> <ul style="list-style-type: none"> ▪ Effet de la fragmentation et de la destruction de l'habitat sur la persistance et la stabilité des populations : incendies et forêts tropicales, perturbation des paysages de savane par les éléphants ▪ Colonisation de la zone intertidale par des populations de moule (USA) <p>Modèles DAR</p> <ul style="list-style-type: none"> ▪ Dynamique de systèmes prédateur-proie, hôte-parasite ou d'espèces en compétition dans un environnement hétérogène, lorsque les mobilités des espèces diffèrent <p>Modèles « stepping stones »</p> <ul style="list-style-type: none"> ▪ Effet de la répartition spatiale de plantes-hôtes sur l'abondance locale d'une population de papillon <p>Modèles de métapopulation (Modèles de populations subdivisées)</p> <ul style="list-style-type: none"> ▪ Dynamique de systèmes prédateur-proie ou hôte-parasite lorsque les mobilités des espèces diffèrent ▪ Effet de la stratégie de dispersion sur la dynamique locale d'une population de mouettes organisée en colonies ▪ Conservation d'une espèce en danger (gipsy moth) ▪ Gestion de ressources : Trouver les stratégies d'exploitation optimale d'une métapopulation ▪ Biologie évolutive : identifier les stratégies de dispersion stables au sens de l'évolution, par ex. pour des populations de plantes <p>Relation entre processus démographiques et mouvements des populations, par ex. population humaine, rats musqués</p>	<p>Automates cellulaires Réseau d'application couplées (Coupled Map Lattices (CML))</p> <ul style="list-style-type: none"> ▪ Dynamique de populations très dépendantes des interactions avec le voisinage : par ex. espèces d'arbres ou de plantes ou systèmes hôtes-parasites ▪ Patrons spatiaux de prédateurs présentant différents comportements (recherche de proie, apprentissage, interférence entre prédateurs) ▪ Effets de la configuration de l'habitat sur les populations d'animaux sauvages en fonction du comportement de recherche de nourriture ▪ Impact de l'exploitation de la forêt sur les déplacements de cervidés ; <p>Modèles centrés-individus</p> <ul style="list-style-type: none"> ▪ Impact d'une marée noire dérivante sur les déplacements de mammifères marins ▪ Dynamique de populations de salpes en fonction des conditions environnementales ▪ Etudier les conditions de la persistance d'une espèce en danger en fonction de sa démographie et de l'évolution des habitats favorables à la reproduction et à la survie (pic à crête rouge (<i>Picoïdes borealis</i>), moineau) ▪ Dynamique de peuplement végétaux : forêt exploitée, succession d'espèces en milieu à coloniser, compétition entre espèces herbacées, arbustives et arbres ▪ Dynamique d'un système caribou-forêt¹⁹ <p>Modèles centrés-individus spatialement réalistes</p> <ul style="list-style-type: none"> ▪ Etude de couloirs de dispersion et de barrières, relations entre écologie du paysage et conservation ▪ Dynamique de plantes herbacées se disséminant par des graines dans un habitat perturbé
---	---

Tableau II.4. Exemples d'applications pour chaque type de modèle.

¹⁹ Le caribou détruisant la forêt en se nourrissant

II.1.4. Conclusion.

Malgré la variété des formalismes, un point commun de tous ces modèles est la démonstration que, toutes choses égales par ailleurs, la prise en compte d'une dimension spatiale et de mouvements modifie profondément la dynamique d'une population ou d'un ensemble de populations. Les résultats obtenus avec des modèles spatialisés ont changé la perception de la complexité en dynamique des populations et en écologie (Bascompte & Solé 1995). Puisque des règles simples sont capables de produire des patrons complexes, l'apparente complexité des patrons observés peut être due à des causes simples. Les résultats dépendent largement du formalisme retenu, des modalités des mouvements et de l'échelle spatiale à laquelle la population est considérée. En général, le fait que des perturbations soient locales (et non globales) augmente l'hétérogénéité du système, à travers un processus de colonisation et d'effet fondateur, et/ou en modifiant la dynamique locale. Ces modifications empêchent les équilibres locaux d'être atteints et affectent la dynamique globale du système (Levin & Paine 1974). Cependant, la possibilité de mouvements notamment par dispersion tend à synchroniser les dynamiques locales et à stabiliser le système. Sa persistance en est généralement accrue.

De cette revue bibliographique ressort également l'impression d'une pléthore de développements théoriques rarement validés par des expériences de terrain (voir Kareiva 1990 pour une discussion). En toute rigueur, la sélection d'un modèle approprié à une question devrait se faire par une confrontation avec les données (Burnham & Anderson 1998). Malheureusement, tester l'adéquation des hypothèses de modèles spatialisés avec les jeux de données disponibles relève parfois de la gageure. Diffendorfer (1998) montre que sur une trentaine de jeux de données correspondant à autant d'espèces de plantes, de poissons²⁰, d'oiseaux et de petits mammifères, il est difficile de tester la validité des modèles source-puits et de dispersion équilibrée. Il est notamment impossible de distinguer un habitat puits d'un habitat de mauvaise qualité. Kareiva (1990) insiste sur le manque d'observations appropriées à l'étude de la dispersion et des distributions spatiales, en particulier des données sur les mouvements. Il souligne cependant que les rares données disponibles montrent souvent le fort impact des aspects spatiaux, particulièrement ceux dûs à la subdivision de l'habitat. Similairement, Petersen et al. (1999) montrent, à partir d'une synthèse de diverses études expérimentales menées sur des écosystèmes aquatiques, que les échelles choisies pour l'observation et l'analyse ne sont pas toujours explicitées, et qu'il manque d'expériences à plusieurs échelles qui permettraient de tester des hypothèses quant à l'importance d'un changement d'échelle sur l'étude de l'écosystème.

Kareiva (1990) propose que les théoriciens facilitent le travail des expérimentalistes en les aidant, à partir de leurs propres résultats, à préparer leurs protocoles expérimentaux. Les modèles spatiaux sont en effet si nombreux et si variés qu'il est difficile d'identifier quels résultats théoriques sont pertinents pour un système donné.

²⁰ une seule espèce

II.2. Exemples de modèles spatialisés en halieutique.

Une synthèse bibliographique reportée dans l'annexe III présente un certain nombre d'exemples relevant de différents formalismes, en explicitant les grandes lignes du modèle et l'optique dans laquelle il a été développé. Dans ce paragraphe, je regrouperai les modèles à la fois en fonction du formalisme retenu et des objectifs du modèle, en commençant par les modèles les plus simples.

II.2.1. Modèles simples à deux patches.

Les modèles les plus simples considèrent la dynamique d'une population répartie entre deux patches avec des échanges entre ces patches (Tableau II.5). Souvent, ces modèles décrivent la dynamique d'une cohorte, qui ne reflète celle de la population qu'à l'« équilibre »²¹, i.e. avec un recrutement²² et des taux de survie constants. Les échanges entre patches ne sont pas orientés, ils s'apparentent à de la dispersion, sauf pour les modèles de pêcheries séquentielles de Charles & Reed (1985) et Christensen & Lassen (1996), où le mouvement, directionnel, se produit une fois au cours de la vie de la cohorte.

Objectif de l'article	Références
Calcul de production équilibrée en fonction des mouvements et de l'effort de pêche	Beverton & Holt 1957a Aldenberg 1975 Hilborn 1989
Evaluation du stock (estimation des mortalités par pêche et des abondances)	Aldenberg 1975 Sibert 1984 Ulrich et al. 1998
Etude de l'impact d'une réserve marine	Polacheck 1990
Utilité d'une gestion conjointe ou séparée des deux zones	Fahrig 1993 Charles & Reed 1985 Christensen & Lassen 1996 Yamauchi & Matsumiya 1997 ²³
Optimisation de l'allocation de l'effort de pêche	Charles & Reed 1985 Sampson 1991 Tuck & Possingham 1994 Christensen & Lassen 1996 Yamauchi & Matsumiya 1997 Supriatna & Possingham 1998

Tableau II.5. Exemples de modèles de dynamique à deux patches avec échanges entre les patches.

Les modèles d'optimisation de l'exploitation restent nécessairement simples, mais les résultats sont instructifs. Par exemple, Christensen & Lassen (1996) étudient une ressource exploitée successivement par l'Islande et le Groënland. Dans la mesure où l'exploitation de chaque pays concerne des groupes d'âges différents, et que le recrutement est indépendant de la biomasse de géniteurs, la question se ramène à celle de l'optimisation du diagramme d'exploitation²⁴ de la ressource. Les résultats montrent qu'une gestion coopérative conduit à de meilleurs rendements

²¹ dans l'acception halieutique du terme. Les modèles dits « à l'équilibre » sont utilisés en évaluation des stocks pour établir des diagnostics à long terme sur l'état des populations exploitées

²² processus par lequel les jeunes individus deviennent exploitables, par extension l'abondance de ces individus

²³ ce modèle ne considère pas des patches, mais des voies de migration. Ces auteurs s'intéressent à la dynamique très particulière d'une population semelpare se reproduisant dans une zone limitée, dont les juvéniles empruntent deux schémas migratoires séparés et sont soumis à des taux d'exploitation indépendants, et dont les géniteurs se rassemblent au même endroit à la fin de leur vie.

²⁴ profil de la mortalité par pêche selon les groupes d'âge

pour la ressource, mais ceci implique que l'exploitation soit réalisée uniquement par l'Islande qui paierait une rente de compensation au Groënland. Dans une perspective très différente, Tuck & Possingham (1994) et Supriatna & Possingham (1998) étudient l'impact de la pêche sur la dynamique de métapopulations couplées par la dispersion des juvéniles. Ils montrent que :

- les populations locales qui ont un potentiel reproducteur plus élevé devraient être soumises à un taux d'exploitation plus faible que les autres et que l'échappement devrait donc être plus grand dans le premier cas ;
- l'échappement total de la métapopulation doit être plus grand que si les deux populations étaient non couplées ;
- dans le cas d'une population soumise à la prédation, la population locale la plus épargnée par les prédateurs devrait aussi être moins exploitée que les autres, et /ou en corollaire le prédateur se trouvant dans ce patch devrait être plus exploité.

Ces résultats reflètent le fait que les populations locales « source » (« exportatrice relative ») doivent être préservées par rapport aux populations locales « puits » (« importatrice relative »), ce qui est logique puisque les deuxièmes doivent leur persistance aux premières. En conclusion, ces auteurs généralisent, probablement un peu hâtivement que certains effondrements de pêcheries pourraient être le fait de surexploitation de populations sources. Le lien entre métapopulation et gestion de l'effort de pêche sera rediscuté au Chap. IV.

II.2.2. Modèles d'évaluation des stocks.

Un deuxième groupe d'exemples comprend des modèles un peu plus complexes que les précédents, avec un nombre de patches plus élevé et des mouvements éventuellement orientés. Ces modèles, monospécifiques, ont surtout été développés dans un but d'évaluation des stocks, i.e. pour estimer la relation entre CPUE et abondance (Caddy 1975 ; Prince 1992) et les abondances et les mortalités par pêche (Francis 1977; Quinn II et al. 1990 ; Fletcher 1992). D'autres publications s'attachent plutôt à estimer des taux de mouvement (Sibert 1984; Deriso et al. 1991 ; Grant et al. 1991 ; Matis et al. 1992 ; Foucher 1994 ; Rijnsdorp & Pastoors 1994). Les modèles utilisés à cet effet ont en général un pas de temps mensuel (Deriso et al. 1991) ou journalier (Rijnsdorp & Pastoors 1994) ou sont continus en temps (Sibert 1984 ; Grant et al. 1991 ; Matis et al. 1992). Trois de ces modèles concernent des populations de thon (Sibert 1984 ; Deriso et al. 1991 ; Foucher 1994).

Certains (Caddy 1975, Seijo et al. 1993 ; Seijo & Defeo 1994) s'inscrivent dans le cadre générique suggéré par Hilborn & Walters (1987), à savoir considérer les dynamiques de sous-populations sédentaires et spatialement isolées, mais couplées par la dynamique de l'effort de pêche vis-à-vis de l'abondance²⁵. Ce cadre est approprié pour des populations d'invertébrés benthiques, par ex. pétoncles (Caddy 1975), ormeaux (Hilborn & Walters 1987), mactres (Seijo & Defeo 1994). Les modèles de Seijo et al. (1993)²⁶ et Seijo & Defeo (1994) servent à simuler la dynamique d'une pêcherie spatialisée. Le modèle de Caddy (1975) est à rapprocher d'une structure de métapopulation avec une dispersion larvaire globale, mais le recrutement n'étant pas lié à la densité de géniteurs, les dynamiques des sous-populations restent indépendantes à ce niveau.

Le modèle de Prince (1992), qui décrit la dynamique d'une population d'ormeau, s'inspire également du cadre proposé par Hilborn & Walters (1987), mais il prend en compte les mouvements de la population. A l'inverse du modèle de Caddy, le recrutement ne dépend que de la biomasse de géniteurs locale.

La plupart de ces modèles auraient également pu être utilisés comme outil de simulation et d'exploration de la dynamique spatiale de la population et de la pêcherie, par ex. pour comparer les incidences de différentes répartitions de l'effort de pêche. La pêcherie de sardine de Fletcher (1992)

²⁵ les pêcheurs recherchent en effet les zones de forte abondance (voir §III.2)

²⁶ modèle ALLOC de dynamique de biomasse

est un exemple intéressant où la pêche est concentrée dans le patch central, qui est également la zone de reproduction où se concentrent les individus en hiver. La pêcherie d'ormeau de Prince (1992) soulève des questions similaires, bien que le modèle ne soit pas saisonnier.

Les modèles expressément développés dans le but d'explorer la dynamique de populations ou de pêcheries à partir de simulations considèrent en général des dynamiques plus complexes.

II.2.3. Modèles multispécifiques.

Parmi ceux-ci, un premier groupe de publications concerne des modèles multispécifiques incluant des relations de prédation (Murphy 1995; Bogstad et al. 1997 ; Stefansson 1997²⁷ ; Stefansson & Pálsson 1997; Mangel & Switzer 1998; Ault et al. 1999). Mis à part cette dernière référence, ces modèles concernent des écosystèmes boréaux où les espèces sont moins nombreuses et les relations de prédation sont à la fois plus cruciales compte tenu de la fragilité de l'écosystème, et plus perceptibles du fait d'une exploitation moins intense et moins multiforme. Les modèles de Bogstad et Stefansson s'intéressent au capelan et à ses prédateurs, respectivement en mer de Barents et autour de l'Islande. Murphy (1995) modélise le réseau trophique de l'Océan Austral basé sur la consommation du krill par les baleines, les phoques et les pingouins²⁸. Le modèle de Mangel & Switzer (1998) décrit la dynamique des populations de pingouin et de krill de Terre-Adélie. L'objectif de ces deux derniers modèles est d'explorer l'impact de l'exploitation sur la dynamique d'un ensemble d'espèces entretenant des relations de prédation. La problématique de Ault et al. (1999) est radicalement différente. Il s'agit d'un modèle trophodynamique à vocation écosystémique, en ce sens qu'il intègre l'hydrodynamisme, la nature de l'habitat, la dynamique de populations liées par la prédation, et la pêche. L'idée est de reproduire les distributions spatiales et l'abondance des ressources en fonction des changements de qualité de l'habitat et de la pêche, sachant que la région est soumise à une forte pression touristique. Le modèle intègre une énorme quantité de connaissances et de données à échelle fine.

Ces modèles multispécifiques reposent sur un formalisme de population subdivisée, discret en temps et en espace, sauf Ault et al. (1999) et Mangel & Switzer (1998) qui considèrent un modèle de diffusion-advection-réaction (DAR).

II.2.4. Modèles de dynamique en environnement hétérogène.

Une deuxième catégorie de modèles spatialisés assez complexes a pour objectif d'explorer la dynamique d'une population dans un environnement hétérogène et fluctuant. Deux approches ont été utilisées à cet effet : les modèles DAR, et les modèles centrés-individus (IBM). Les premiers ont essentiellement servi à décrire la dynamique de populations de thonidés (Mullen 1989 ; Bertignac et al. 1998 ; Maury & Gascuel 1999). Mullen (1989) formalise la dépendance de la dispersion d'une population vis-à-vis des conditions trophiques locales, conformément à l'observation que les grands thonidés du Pacifique semblent se disperser moins dans les zones de forte productivité. Le modèle de Bertignac et al. (1998) décrit les migrations du thon en fonction d'un indice d'habitat lié à la richesse en nourriture et à la température de surface, mais indépendant de la densité locale. Le modèle au coeur du simulateur SHADYS de Maury & Gascuel (1999) prévoit un déplacement des thons en fonction de la favorabilité locale de l'habitat. Cette favorabilité dépend des facteurs environnementaux locaux, mais aussi de l'abondance locale. McCall (1990) étudie également les effets de sélection de l'habitat dépendant de la densité, à partir d'un modèle unidimensionnel

²⁷ ce modèle prévoit une procédure d'estimation des paramètres basée sur la maximisation de la vraisemblance conjointe de plusieurs types de données. A ma connaissance, il n'existe pas d'autre modèle de cette complexité où l'estimation des paramètres est réalisée directement à partir du modèle et des données (voir programme DST2 dans perspectives).

²⁸ chaque terme recouvrant en fait plusieurs espèces

approprié à la représentation de l'aire géographique de l'anchois californien. Conformément à son modèle de bassin pour l'habitat, la zone centrale est la plus favorable à la population, c'est aussi là que se concentre l'effort de pêche, ce qui rejoint le modèle développé par Fletcher (1992) pour la sardine (voir § II.2.2). En corollaire, la dynamique de la population est dominée par les effets densité-dépendants dans la zone centrale, et par les effets indépendants de la densité à la périphérie. Le modèle DAR de McCall lui permet de mettre en évidence la variation de l'aire de distribution de la population (expansions et contractions) qui a pu être observée chez plusieurs populations de petits pélagiques. S'intéressant plutôt à la phase larvaire, Possingham & Roughgarden (1990) et Botsford et al. (1994) modélisent la dynamique d'une métapopulation en fonction de la disponibilité de l'habitat côtier et des courants océaniques. Les larves pélagiques se déplacent par advection et diffusion, et les autres stades sont sédentaires. Le modèle de population de Ault et al. (1999) est conceptuellement très proche de ces deux exemples.

On notera que tous ces exemples de modèles DAR concernent des populations ou des stades pélagiques.

Les exemples de modèles IBM spatialement explicites en halieutique cherchent essentiellement à reproduire des comportements migratoires, que ce soit en vue de la reproduction ou dans un but trophique, et ce dans un environnement hétérogène. L'avantage de ces modèles est de pouvoir intégrer l'expérience individuelle dans la décision de se déplacer. Introduire la variabilité individuelle permet notamment d'identifier les stratégies viables d'utilisation de l'habitat (Tyler & Rose 1994). Grâce à des modèles de vie artificielle²⁹, Dagorn (1994) et Guyomard (2001) modélisent le comportement grégaire et le déplacement d'espèces pélagiques en fonction de la température de surface et d'autres paramètres hydrologiques, et LePage (1997) étudie le comportement en termes de stratégie reproductive³⁰ et ses conséquences sur la viabilité de la population dans un environnement fluctuant. Le modèle de Shin (1999) reproduit la dynamique de bancs structurés en longueur pour étudier la viabilité de l'écosystème. Tyler & Rose (1997) s'intéressent à la survie des phases larvaire et juvénile d'une cohorte de poissons dans un environnement hétérogène. Quelques autres exemples de modèles IBM spatialement explicites peuvent être trouvés dans Tyler & Rose (1994). Giske et al. (1998) présentent une synthèse des différents processus individuels et des comportements pouvant conduire à l'émergence de distributions spatiales pour les populations de poissons, et des différents outils de modélisation qui ont pu être utilisés pour les représenter. Cependant, les références citées ont plutôt des visées éthologiques³¹. En halieutique, les modèles IBM sont donc plus utilisés pour étudier l'émergence de patrons spatiaux que pour suivre et quantifier la dynamique des populations.

II.2.5. Modèles pour tester des mesures de gestion.

Le dernier groupe de modèles spatialisés se préoccupe de la dynamique du système « ressource-exploitation-gestion » et cherche à explorer l'impact de mesures de gestion sur les populations et les captures. Le modèle de Pet et al. (1996) permet d'évaluer l'impact sur la dynamique d'une population de tilapia surexploitée, d'un changement de maillage et d'un report d'effort sur une population de cyprinidé non exploitée. Les résultats montrent la nécessité de contrôler le maillage minimal. Une augmentation modérée du rendement peut être obtenue en agrandissant légèrement ce maillage. Par contre, le nombre de pêcheurs ne doit pas augmenter. La mise en exploitation du cyprinidé aboutirait à des pertes faibles de rendement pour le tilapia, largement compensées par la

²⁹ étudier à partir de simulations la vie « telle qu'elle pourrait être ». L'algorithme génétique, central à cette manière de voir, utilise le principe de la sélection naturelle pour dériver des comportements « optimaux » des individus. Ceci est réalisable du fait que les règles de décision individuelles sont codées dans un réseau neuronal, ce qui permet un apprentissage

³⁰ chaque stratégie se traduisant par des règles de déplacement distinctes

³¹ l'article cité s'intéresse plus aux mécanismes de mouvement, de décision et d'adaptation.

production de ce cyprinidé. Seijo & Defeo (1994) ont testé l'impact sur une population de bivalves, de scénarii de gestion impliquant une taille minimale de capture, un quota de capture et/ou un système de licences. Toutefois, les aspects spatiaux du modèle ne sont pas réellement valorisés dans ces deux articles, et notamment les auteurs n'ont pas cherché à tester des mesures de gestion différenciées selon la zone.

A l'inverse, Walters et al. (1993) comparent plusieurs types de mesures de gestion incluant des fermetures de zone, et ce pour une population de langouste d'Australie. Comme pour beaucoup de crustacés, les aspects spatiaux et saisonniers sont fondamentaux pour la dynamique de cette population :

- établissement des post-larves dans des eaux côtières peu profondes pendant 3 à 5 ans ;
- migration vers le large d'animaux immatures en novembre et décembre après la mue (animaux très vulnérables à la pêche);
- maturation pendant 1 à 2 ans au large.

La pêche se concentre sur les juvéniles en zone côtière, et sur les immatures en phase de migration ; les coûts et risques d'exploitation étant plus élevés au large, les animaux matures sont relativement épargnés. L'exploitation est contrôlée par des licences et un nombre maximal de transferts de casiers entre zones. Le modèle permet de tester plusieurs types de mesure de gestion, à savoir : taille minimale, modification de la zone de régulation (par addition/soustraction de patch), nombre de casiers autorisés dans chaque zone, proportion d'effort maximal (par quinzaine) autorisée dans chaque zone³². Les résultats montrent qu'il est difficile, quelle que soit la mesure de gestion considérée, de limiter l'exploitation des immatures sans une perte sur les captures. Ceci est dû à la haute valeur marchande des petites langoustes. Les géniteurs sont protégés par une accessibilité moindre à la pêche et par la préférence commerciale pour les jeunes langoustes. Ce pseudo-équilibre serait toutefois rompu si l'effort sur les géniteurs augmentait.

Les exemples qui suivent se proposent explicitement de quantifier l'impact de zones marines protégées sur la dynamique des populations et/ou de la pêche. Les modèles seront présentés brièvement pour donner un bref aperçu des approches existantes. D'autres exemples seront fournis et les résultats seront discutés au § IV.4 qui porte précisément sur l'évaluation de l'impact de zones marines protégées. Attwood & Bennett (1995) testent l'effet de réserves marines sur la production d'une pêche récréative. Les trois espèces considérées³³ sont contrastées du point de vue des mouvements : a) le white steenbras faiblement mobile jusqu'à la maturité³⁴, b) le galjoen dont la principale composante est résidente, et l'autre nomade (Attwood & Bennett 1994), et c) le blacktail, résident, qui se disperse par ses larves. Les mouvements sont de type dispersif pour tous les stades de vie. Botsford et al. (1993) analysent l'effet de pêche par exploitation tournante³⁵ sur la population d'oursin rouge de Californie à partir d'un modèle de rendement par recrue spatialisé. Pour la même ressource, Morgan et al. (1999) développent un modèle multisite structuré en longueur avec dispersion entre les sites qui permet de tester différentes configurations géographiques pour des réserves marines. Un pas supplémentaire dans la complexité est franchi avec la prise en compte de pêcheries complexes (Sparre & Willmann 1993 ; Holland 2000 ; Walters & Bonfill 1999). Le modèle de Walters & Bonfil (1999) ne prévoit pas de migrations, mais plutôt des mélanges entre zones en fonction de la distance qui les sépare. Compte tenu de la dynamique de l'effort en fonction de l'abondance, le modèle permet d'étudier les reports d'effort résultant d'une fermeture de zone. Holland (2000) a développé un modèle bioéconomique, basé sur un modèle multisite structuré en âge avec dynamique de l'effort de pêche. A chaque pas de temps, les poissons se déplacent par diffusion entre patches contigus et par un taux de migration orientée dont la direction est fixée à

³² permet de tester indirectement une fermeture de zone par un effort nul

³³ endémiques de l'Afrique du Sud, voir annexe pour les noms scientifiques

³⁴ à partir de la maturité, cette espèce entreprend de grandes migrations pour aller se reproduire.

³⁵ équivalente à des jachères périodiques

chaque saison. Contrairement aux deux modèles précédents qui concernent des pêcheries démersales des zones tempérées, le modèle de Sparre & Willmann (1993) initialement conçu pour une pêche séquentielle de plusieurs espèces de crevettes tropicales. Les mouvements entre patches sont saisonniers. Pour une répartition spatiale initiale de l'effort³⁶, le modèle calcule des productions équilibrées par espèce et des indicateurs économiques de performance.

Les modèles destinés à tester l'impact de mesures de gestion sont pour la plupart des modèles de population subdivisées (modèles multisites) à temps discret, voire à pas de temps inférieur à l'année lorsque les aspects saisonniers sont marqués dans la population étudiée.

II.3. Choix d'un formalisme.

Le but des § II.1 et II.2 était d'examiner les différents formalismes possibles pour modéliser de manière explicite la dynamique spatiale et saisonnière d'une population exploitée. Comme indiqué en conclusion du § II.1, la sélection d'un modèle devrait en toute rigueur se faire à partir de données, selon une procédure statistiquement valide. L'étude de la bibliographie confirme que cette démarche objective est difficilement applicable en pratique. En réalité, le principal critère de sélection se fonde d'abord sur *la nature des questions posées « au modèle »*, et puis sur *les caractéristiques spatio-temporelles des populations* à modéliser.

Comme indiqué en introduction du chapitre, l'objectif premier de ce travail est *l'évaluation quantitative de la dynamique du système ressource-exploitation, en particulier sous l'effet de mesures de contrôle de l'exploitation*. Les populations étudiées (ressources démerso-benthiques) se caractérisent par une ségrégation spatiale des différents stades ou groupes d'âge, et par des mouvements orientés, limités à certaines périodes de l'année en fonction du cycle de vie annuel. Un modèle approprié est un modèle structuré en stades ou en groupes d'âge, où la population se répartit dans un nombre limité de patches au cours de son cycle de vie, et où la principale variable d'état est l'effectif de la population par stade et par patch.

De plus, ce modèle doit posséder une certaine puissance exploratoire pour être utile à l'analyse de la dynamique de la population dans différentes circonstances, par ex. des changements dans la répartition spatio-temporelle de l'effort de pêche (cf § II.3). La quantification des différents paramètres et variables doit être facile, en entrée comme en sortie du modèle. Un nombre de patches réduit et une approche parcimonieuse sont importantes à cet égard. Ceci conduit à écarter les modèles basés sur des entités.

Ce choix est conforté par l'examen de la littérature halieutique. Les modèles « diffusion-advection-réaction » sont plus appropriés pour la dynamique de populations ou de stades pélagiques, et surtout pour des mouvements dispersifs, bien que l'advection permette de considérer des mouvements orientés. Les modèles utilisés pour les ressources démersales ou benthiques, pour explorer l'impact de mesures de gestion ou pour prendre en compte des effets saisonniers sont essentiellement des *modèles multisites à temps discret*. Le paragraphe suivant présente une application de ce type de modèle.

³⁶ i.e. la répartition entre flottilles

II.4. Un modèle de la dynamique de population de lieu noir de l'Ouest de l'Ecosse.

Ce paragraphe résume Pelletier & Magal (1996).

La pêcherie de lieu noir de l'Ouest de l'Ecosse présente jusqu' à la fin des années 80, la particularité de cibler la ressource au moment de la saison de reproduction. Pendant cette saison, qui dure de janvier à avril, les géniteurs sont concentrés le long de l'accore, et une flottille industrielle³⁷ française a traditionnellement tiré avantage de ce comportement pour y concentrer son effort de pêche à cet moment (Figure II.1). Le but de cette étude est de modéliser la dynamique de la ressource en prenant en compte la répartition de l'effort de pêche entre zones et saisons, et d'explorer cette dynamique en faisant varier cette répartition.

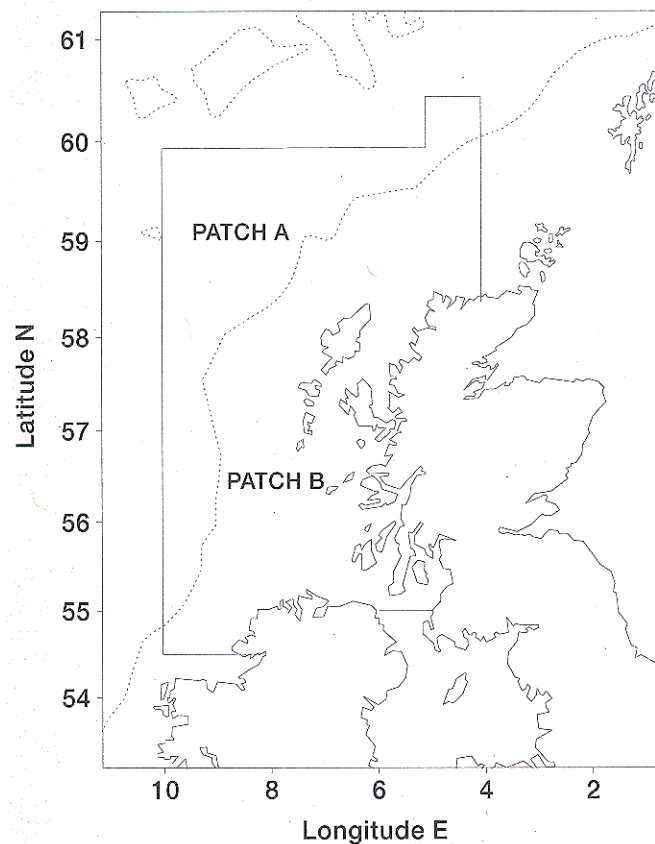


Figure II.1. Carte de l'Ouest de l'Ecosse avec les deux zones (patches) considérés dans le modèle (d'après Pelletier & Magal 1996). Le patch A correspond à la pente continentale (zone de concentration des géniteurs pendant la reproduction), le patch B correspond au plateau continental.

II.4.1. Modèle de la dynamique de la population.

La population est structurée en 11 groupes d'âge, le premier étant le groupe 0 des poissons nés dans l'année. Le recrutement et la maturité sont supposés se produire de manière tranchée aux âges respectifs de 1 et 5 ans. La mortalité naturelle vaut 0.2 an^{-1} . La mortalité par pêche dépend de l'âge selon le profil trouvé pour l'année 1988 dans l'évaluation de stock de 1992 (Anonyme 1992). En l'absence d'information sur les processus de reproduction, deux hypothèses seront considérées : a) une relation linéaire entre le recrutement et la biomasse parentale ; et b) un recrutement constant. La

³⁷ ce terme se réfère ici au mode de propriété des navires. Il ne s'agit pas de navires-usines.

première correspond à une situation de surpêche du recrutement (« recruitment overfishing ») i.e. la survie des juvéniles n'est pas limitée par des effets compensatoires. Cette hypothèse peut être justifiée par l'exploitation intense du lieu noir. La seconde hypothèse est appropriée pour une espèce dont la capacité de reproduction est suffisante, se traduisant par un recrutement apparemment indépendant de la biomasse de géniteurs.

Deux modèles sont construits dans un but de comparaison, l'un global, i.e. sans prise en compte de patches, ni de saisons, l'autre spatio-saisonnier. Compte tenu des objectifs assignés au modèle et des caractéristiques de la ressource et de la pêche, un modèle à deux saisons et deux patches est jugé suffisant. Les patches A et B correspondent respectivement à la pente continentale (zone de reproduction) et au plateau continental (zone des immatures), entre 55 et 60° de latitude nord. Le premier patch est nettement plus petit que le deuxième, ce qui occasionne des densités accrues pour une même abondance. La première saison est la saison de reproduction (en moyenne de janvier à avril), la deuxième comprend le reste de l'année. Pendant la première saison, la population d'adultes est confinée à la pente continentale. Pendant ce temps, elle est intensivement exploitée par la flottille industrielle. A la fin de la première saison, une partie des adultes migre vers le plateau continental, mais aucune expérience n'a permis de quantifier cette migration. On suppose donc une migration instantanée avec un coefficient constant m de valeur inconnue. En outre, à cette même époque, une fraction constante e de la population émigre définitivement vers le nord-est. Une expérience de marquage a conduit à une estimation de 0.4 an^{-1} pour e . Les individus immatures sont supposés être présents sur le plateau continental toute l'année. Le plateau continental est surtout exploité par une flottille côtière de petits navires, l'effort de la flottille industrielle étant faible dans cette zone. A la fin de l'année, les futurs géniteurs migrent en masse vers la pente continentale, tandis que les jeunes de l'année sont recrutés dans le patch côtier.

Par convention, les animaux sont comptés au premier janvier, et qu'ils changent d'âge juste après. Ainsi, les modèles comprennent un groupe d'âge 0. L'évolution de l'abondance entre t et $t+1$ est donnée par :

$$(II.1) \quad N_a(t+1) = p_a(t)N_{a-1}(t), \quad a = 1, \dots, 10$$

où $p_a(t)$ est le taux de survie qui diffère selon le modèle (voir plus bas). Les animaux d'âge 11 sont supposés mourir après la reproduction.

Pour un taux de recrutement constant, l'abondance du groupe 0 est :

$$(II.2) \quad N_0(t+1) = \sum_{a=5}^{10} b_a N_{a-1}(t)$$

où b_a est le coefficient individuel de fécondité à l'âge a . Le recrutement est alors une fonction linéaire de l'abondance des géniteurs.

En cas de recrutement constant, $N_0(t+1)$ est simplement égal à une valeur fixe notée R .

Par convention, on notera $C_a(t)$ la capture réalisée entre $t-1$ et t , elle se compose d'animaux d'âge $a-1$ à $t-1$. Les individus du dernier groupe d'âge ne sont pas totalement pêchés. L'équation des captures est donc :

$$(II.3) \quad C_a(t) = f_a(t)N_{a-1}(t-1), \quad a = 1, \dots, 10$$

où $f_a(t)$ est le taux de capture qui diffère selon le modèle (voir plus bas).

Les taux de survie du modèle global sont, sous les hypothèses usuelles pour les mortalités naturelle

et par pêche :

$$(II.4) \quad \begin{cases} p_a(t) = \exp(-(M + F(a,t))), & a = 1, \dots, 4 \\ p_a(t) = (1 - e) \exp(-(M + F(a,t))), & a = 5, \dots, 10 \end{cases}$$

en supposant que l'émigration a lieu avant la pêche³⁸.

Sous les mêmes hypothèses, les taux de capture du modèle global sont :

$$(II.5) \quad \begin{cases} f_a(t) = \frac{F(a,t)}{F(a,t) + M} (1 - \exp(-(F(a,t) + M))), & a = 1, \dots, 4 \\ f_a(t) = \frac{F(a,t)}{F(a,t) + M} (1 - e)(1 - \exp(-(F(a,t) + M))), & a = 5, \dots, 10 \end{cases}$$

Pour obtenir les équations du modèle spatio-saisonnier, on a considéré les dynamiques de chaque patch et chaque saison séparément, puis on a combiné les équations à l'échelle d'une année (voir annexe IV).

Les taux de survie de chaque groupe d'âge s'écrivent alors :

$$(II.6) \quad \begin{cases} P_a(t) = \exp(-(F_1^B(a,t)l_1 + F_2^B(a,t)l_2 + M)), & a = 1, \dots, 4 \\ P_a(t) = (1 - m - e) \exp(-(F_1^A(a,t)l_1 + F_2^A(a,t)l_2 + M)) \\ \quad + m \exp(-(F_1^A(a,t)l_1 + F_2^B(a,t)l_2 + M)), & a = 5, \dots, 10 \end{cases}$$

où F_i^j est la mortalité par pêche pour la saison i dans le patch j , l_i est la longueur de la saison i , m est le taux de migration du patch A vers le patch B à la fin de la première saison, et b_a est le nombre de juvéniles survivants à la fin de l'année (voir annexe IV). Ainsi, la signification de b_a est la même dans les deux modèles.

³⁸ ceci n'est guère satisfaisant (émigration en avril-mai), et montre tout de suite que le modèle global ne permet pas d'appréhender correctement la dynamique de la population. Cependant, cette hypothèse est nécessaire pour pouvoir le comparer avec un modèle spatial.

Les taux de capture de chaque groupe d'âge s'écrivent :

$$(II.7) \quad \left\{ \begin{array}{l} \text{Pour } a = 1, \dots, 4, \\ f_a(t) = \left\{ \frac{F_1^B(a, t)}{F_1^B(a, t) + M} (1 - \exp(-(F_1^B(a, t) + M)l_1)) \right. \\ \quad \left. + \exp(-(F_1^B(a, t) + M)l_1) \frac{F_2^B(a, t)}{F_2^B(a, t) + M} (1 - \exp(-(F_2^B(a, t) + M)l_2)) \right\} \\ \\ \text{Pour } a = 5, \dots, 10, \\ f_a(t) = \left\{ \frac{F_1^A(a, t)}{F_1^A(a, t) + M} (1 - \exp(-(F_1^A(a, t) + M)l_1)) \right\} \\ \quad + \exp(-(F_1^B(a, t) + M)l_1) \left\{ (1 - m - e) \frac{F_2^A(a, t)}{F_2^A(a, t) + M} (1 - \exp(-(F_2^A(a, t) + M)l_2)) \right. \\ \quad \left. + m \frac{F_2^B(a, t)}{F_2^B(a, t) + M} (1 - \exp(-(F_2^B(a, t) + M)l_2)) \right\} \end{array} \right.$$

II.4.2. Evaluation de la dynamique de la population et des captures.

Les paramètres biologiques et les paramètres d'exploitation sont supposés rester inchangés pendant au moins le temps d'une génération, et des indicateurs de la dynamique, des captures et des biomasses sont alors calculés. Sous l'hypothèse d'un recrutement linéaire (taux de recrutement constant), le modèle prend la forme d'un modèle matriciel de Leslie autonome (à coefficients constants) (Caswell 1989). L'évolution de la population à un horizon de temps infini est alors décrite par le taux de croissance asymptotique et la distribution en âge stable de la population, qui sont indépendantes des valeurs initiales de l'abondance. Dans ce type de modèle, la population augmente indéfiniment (taux de croissance supérieur à 1), ou bien elle finit par s'éteindre (taux de croissance inférieur à 1). Le taux de croissance ne pouvant être strictement égal à 1, il ne peut y avoir équilibre, et les biomasses et les captures soit augmentent, soit diminuent au cours du temps. A l'inverse, sous l'hypothèse d'un recrutement constant, la population atteint un équilibre au bout d'une génération.

Dans ce cas, les biomasses et captures équilibrées peuvent être obtenues de manière analytique, et fournissent un diagnostic sur la population :

$$(II.8) \quad N^{eq} = R \begin{bmatrix} 1 \\ p_1 \\ p_1 p_2 \\ \vdots \\ p_1 p_2 \cdots p_{10} \end{bmatrix} \quad \text{et} \quad \left\{ \begin{array}{l} B^{eq} = \sum_{a=0}^{10} w_a N_a^{eq} \\ C^{eq} = \sum_{a=0}^{10} w_a f_a N_a^{eq} \end{array} \right.$$

C^{eq} / R est un rendement par recrue équilibré.

II.4.3. Relation entre mortalité par pêche et allocation de l'effort de pêche.

Soit \mathbf{F} le vecteur de mortalité par pêche du modèle global. Il est souvent supposé que \mathbf{F} est proportionnel à l'effort de pêche E (voir aussi § III.3) :

$$(II.9) \quad \mathbf{F} = E\mathbf{q}$$

où \mathbf{q} est le vecteur constant des coefficients de capturabilité individuels q_a . Par définition, si l'on considère que la mortalité par pêche est un processus de Poisson, q_a représente la probabilité qu'un individu d'âge a présent dans la zone, soit capturé par une unité d'effort (Seber 1989). Dans cette étude, l'hypothèse d'un \mathbf{q} constant est invalidée par les hétérogénéités spatiale et saisonnière de l'effort de pêche et de la ressource.

Le modèle spatial et saisonnier permet de prendre en compte les différences dans la surface des patches et dans la longueur des saisons. Les capturabilités dans chaque patch sont reliées à une capturabilité globale \mathbf{q} comme suit :

$$(II.10) \quad \begin{cases} \mathbf{q}^A = ((s_A + s_B) / s_A) \mathbf{q} \\ \mathbf{q}^B = ((s_A + s_B) / s_B) \mathbf{q} \end{cases}$$

où s_A et s_B sont les surfaces respectives des patches. En effet, un individu situé dans un petit patch a une capturabilité plus élevée. \mathbf{q} sera supposé constant par la suite.

Ainsi, l'équation (II.9) est invalide globalement, mais supposée valide dans un patch à une saison donnée, ce qui présume que l'efficacité de pêche de chaque flottille et la capturabilité sont constantes à cette échelle spatio-temporelle. Avec la relation (II.10), la concentration des géniteurs se traduit par une capturabilité accrue dans le patch A.

Par ailleurs, les saisons sont de longueurs différentes et l'effort se mesure en heures de chalutage. Toutes choses égales par ailleurs, une heure de chalutage doit entraîner la même mortalité par pêche, indépendamment de la longueur de la saison pendant laquelle elle s'applique. Il est donc nécessaire de diviser l'effort par la longueur de la saison dans l'expression des mortalités par pêche. Finalement, les mortalités par pêche s'écrivent :

$$(II.11) \quad \begin{cases} F_1^A = q^A E_1^A / l_1 = (s_A + s_B) / s_A q E_1^A / l_1 \\ F_2^A = q^A E_2^A / l_2 = (s_A + s_B) / s_A q E_2^A / l_2 \\ F_1^B = q^B E_1^B / l_1 = (s_A + s_B) / s_B q E_1^B / l_1 \\ F_2^B = q^B E_2^B / l_2 = (s_A + s_B) / s_B q E_2^B / l_2 \end{cases}$$

où E_i^j est l'effort de pêche pour la saison i dans le patch j .

Afin d'explorer les conséquences de différentes allocations d'effort de pêche entre les patches et les saisons, l'effort total E est fixé, et l'allocation de l'effort est paramétrée comme suit :

$$(II.12) \quad \begin{cases} E_1^A = (1 - \beta)\alpha E \\ E_1^B = \beta l_1 E \\ E_2^A = (1 - \beta)(1 - \alpha) \frac{s_A}{s_A + s_B} E \\ E_2^B = \beta l_2 E + (1 - \beta)(1 - \alpha) \frac{s_B}{s_A + s_B} E \end{cases}$$

Les paramètres α et β quantifient respectivement la fraction d'effort dévolue à la flottille côtière, et la concentration de l'effort industriel dans le patch A durant la première saison. Cette écriture simple repose sur deux hypothèses supplémentaires : a) dans le patch B, la flottille côtière engendre une mortalité par pêche uniforme sur l'année ; et b) pendant la deuxième saison, la flottille industrielle engendre la même mortalité dans les deux patches. Elle ne permet pas d'explorer toutes les allocations d'effort possibles, mais est cohérente avec les composantes de l'exploitation, à savoir une flottille industrielle très saisonnière, et une flottille côtière non saisonnière.

II.4.4. Principaux résultats.

La plupart des paramètres biologiques ont été dérivés des données du groupe CIEM en charge de l'évaluation du stock (Anonyme 1992). La définition des patches (Figure II.1) est obtenue à partir d'analyses multivariées (voir l'article).

Il apparaît d'abord que la dynamique de la population est peu sensible à la valeur du coefficient de migration m , ce qui est intéressant dans la mesure où ce paramètre est très mal connu.

Sous l'hypothèse d'un recrutement linéaire, le taux de croissance asymptotique de la population peut être calculé en fonction de α et β (Figure II.2). On note que l'allocation réelle de l'effort en 1988 doit correspondre approximativement à $\alpha = 0.2$ et $0.1 < \beta < 0.3$. Dans ce cas, on vérifie que les taux de croissance sont semblables dans les deux modèles, et environ égaux à 0.89, ce qui indique une population en déclin. Logiquement, les diagnostics des deux modèles diffèrent d'autant plus que les variations spatio-saisonnières de l'effort de pêche sont marquées (α est plus grand et β plus petit). Sous ces conditions, le taux de croissance du modèle spatial augmente et on constate que c'est la pression de pêche sur les immatures qui est néfaste à la population, alors qu'une exploitation accrue des géniteurs ne pose pas de problème. Ceci reste vrai lorsqu'au lieu de supposer que la pêche a lieu après la reproduction, on considère que cette dernière a lieu avec une probabilité uniforme sur la première saison. Le taux de croissance devient supérieur à 1 lorsque $\alpha \geq 0.2$ et $\beta \leq 0.2$.

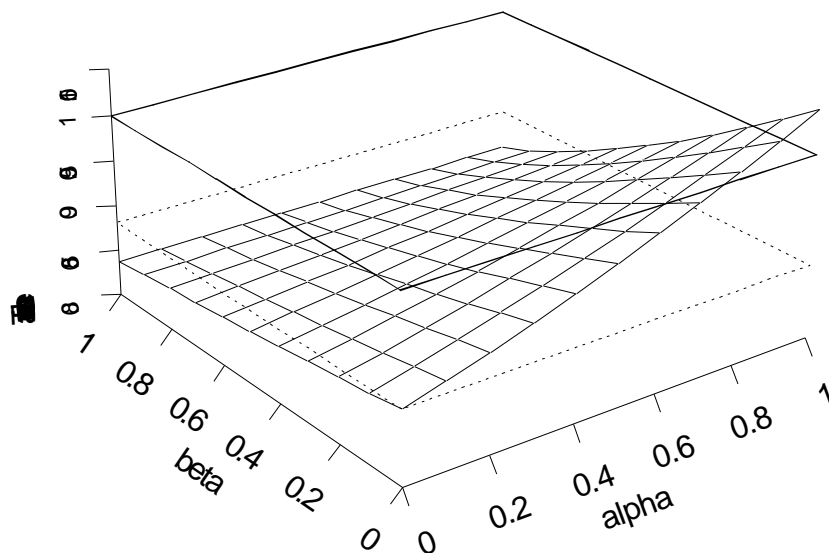


Figure II.2. Taux de croissance asymptotique en fonction de β l'importance de la flottille côtière et α la concentration de l'effort industriel sur la pente continentale en hiver. Les plans vides correspondent au taux de croissance du modèle global (en pointillés) et à une valeur de 1 (trait plein).

En termes de biomasse et de capture, l'effet de l'allocation de l'effort est plus marqué (Tableaux II.6 et II.7). Des modifications mineures du taux de croissance entraînent de grandes variations de

biomasse et de capture. Lorsque toute la pression de pêche est concentrée sur les géniteurs pendant la saison de reproduction (i.e. $\alpha = 1$ et $\beta = 0$), les biomasses mature et immature, et la capture totale sont maximales. Dans ce dernier cas de figure, la capture totale est multipliée par 4 par rapport à la situation réelle présumée ($\alpha = 0.2$ et $\beta = 0.2$).

	$\alpha = 0$		$\alpha = 0.2$		$\alpha = 1$	
β	Adultes	Immatures	Adultes	Immatures	Adultes	Immatures
0	5277	16694	6322	22880	21134	111465
0.2	4860	14887	5462	18887	13316	62679
0.4	4515	13331	4803	15743	8584	36313
1	3876	9869	3876	9869	3876	9869

Tableau II.6. Biomasses en tonnes après une génération. Les biomasses mature et immature du modèle global sont respectivement 5277 et 16694 tonnes.

	$\alpha = 0$		$\alpha = 0.2$		$\alpha = 1$	
β	Adultes	Immatures	Adultes	Immatures	Adultes	Immatures
0	1227	4911	3289	5467	32015	0
0.2	1010	4688	2414	5121	16432	5489
0.4	821	5974	1734	5607	8319	6142
1	380	3901	380	3901	380	3901

Tableau II.7. Captures en tonnes après une génération. Les captures mature et immature du modèle global sont respectivement 1272 et 5094 tonnes.

Sous l'hypothèse d'un recrutement constant, les résultats sont qualitativement similaires bien que moins sensibles aux valeurs de α et β . Allouer tout l'effort de pêche sur les géniteurs pendant la première saison ($\alpha = 1$ et $\beta = 0$), appelée dans la suite « allocation d'effort optimale », induit une augmentation des captures de 21% « seulement ».

Une analyse de sensibilité du modèle à certains paramètres et hypothèses est nécessaire pour expliquer pourquoi l'allocation de l'effort de pêche a un tel impact sur les captures et la population, et pour s'assurer que ces résultats ne sont pas trop sensibles à une hypothèse difficile à prouver, ou à des paramètres mal estimés ou susceptibles de varier aléatoirement. On rappelle que le modèle est peu sensible au coefficient de migration m . On peut aussi montrer qu'un changement dans la valeur du coefficient d'émigration e affecte de la même manière tous les scénarii. Du fait de l'effort de pêche exprimé en heures par saison, les résultats ne dépendent pas de la longueur relative des saisons. La sensibilité du modèle aux surfaces relatives des patches confirme l'importance de ce paramètre dans la relation entre effort de pêche et mortalité par pêche, illustrée par l'équation (II.11). Enfin, l'importance des paramètres et hypothèses liées au recrutement a été testée. En effet, b comme R n'ont pu être estimés que de manière grossière. Des fluctuations aléatoires lognormales de b ont été simulées (CV de 50%). La sensibilité à R des biomasses et captures équilibrées peut s'exprimer analytiquement (cf. équation (II.8)). On a aussi exploré l'hypothèse d'un coefficient de fécondité dépendant de l'âge, et l'effet d'une relation stock-recrutement compensatoire de type Ricker. Quelque soit le cas de figure, les résultats ne sont pas qualitativement modifiés, i.e. que les performances comparées des différentes allocations d'effort de pêche ne dépendent pas des hypothèses relatives à la reproduction, ni des valeurs des paramètres de migration, de fécondité, ou du recrutement. Cependant, les biomasses et les captures ne prennent pas les mêmes valeurs. Par exemple, l'allocation optimale de l'effort de pêche conduit -logiquement- à des biomasses et des captures moindres si le niveau de reproduction est moins élevé, si b dépend de l'âge, ou s'il existe une relation stock-recrutement compensatoire.

Conséquences pour la population et l'exploitation. Les résultats indiquent que concentrer l'effort de pêche sur les géniteurs n'est pas en soi nocif pour la population. A l'opposé, tout accroissement de la pression de pêche sur les immatures a des conséquences négatives³⁹, et ce alors même que le patch des immatures est trois fois plus grand que le patch des géniteurs. Selon ce modèle, et quelle que soit l'hypothèse sur la reproduction, l'allocation « optimale » de l'effort de pêche reviendrait à n'exploiter que les géniteurs pendant la saison de reproduction, ce qui semble contraire à l'intuition. En fait, ceci équivaut à augmenter l'âge du recrutement de 1 à 5 ans. Si le taux de recrutement est constant, cette augmentation prévient la surpêche du recrutement. Dans le cas d'un recrutement constant, ce modèle est une version spatio-temporelle du modèle de rendement par recrue équilibré de Thompson et Bell. Beverton et Holt (1957) ont d'ailleurs démontré l'utilité de retarder l'âge de première capture pour les espèces à croissance rapide faisant l'objet d'une exploitation intense. En outre, un âge de première capture retardé permet de ne capturer que des gros poissons, ce qui présente souvent un intérêt commercial.

Comparaison de mesures de gestion. Ce modèle nous autorise à évaluer les conséquences de différentes mesures de gestion, et notamment à comparer des mesures globales et des mesures qui réallouent l'effort selon les patches et les saisons. Le diagnostic issu de ce modèle comme des groupes de travail d'évaluation est un constat de surexploitation. En s'appuyant sur ce modèle, il est possible de quantifier les impacts respectifs d'une limitation sans réallocation de l'effort global E , versus une réallocation de l'effort à E constant.

Pour atteindre un taux de croissance comparable à celui obtenu pour l'allocation optimale de l'effort (i.e. 1.05), il faut réduire E de 95%. Si l'on souhaite atteindre un taux égal à 1, la réduction d'effort global doit être de 72%. De fait, avec l'allocation optimale de l'effort, le modèle permet même une augmentation de E en restant à un taux de croissance autour de 1.

Du point de vue des captures, les résultats à b constant montrent que les captures sont toujours plus faibles en cas de limitation globale qu'en cas de réallocation optimale (Figure II.3). De plus, une limitation globale entraîne des pertes de capture à court terme qui sont plus importantes (Figure II.3) et durent plus longtemps (7 ou 8 ans) qu'une réallocation optimale. Pour un recrutement R constant, la population ne peut décliner puisqu'elle est équilibrée, mais en termes de captures, les résultats sont similaires au cas précédent : l'allocation optimale d'effort conduit à une augmentation de 30% des captures à l'équilibre, avec des pertes à court terme très modérées.

³⁹ Cet effet serait renforcé si la mortalité naturelle sur les immatures était plus importante (la valeur de 0.2 considérée à défaut d'information sur ce paramètre, est en effet probablement trop faible pour le groupe d'âge 1)

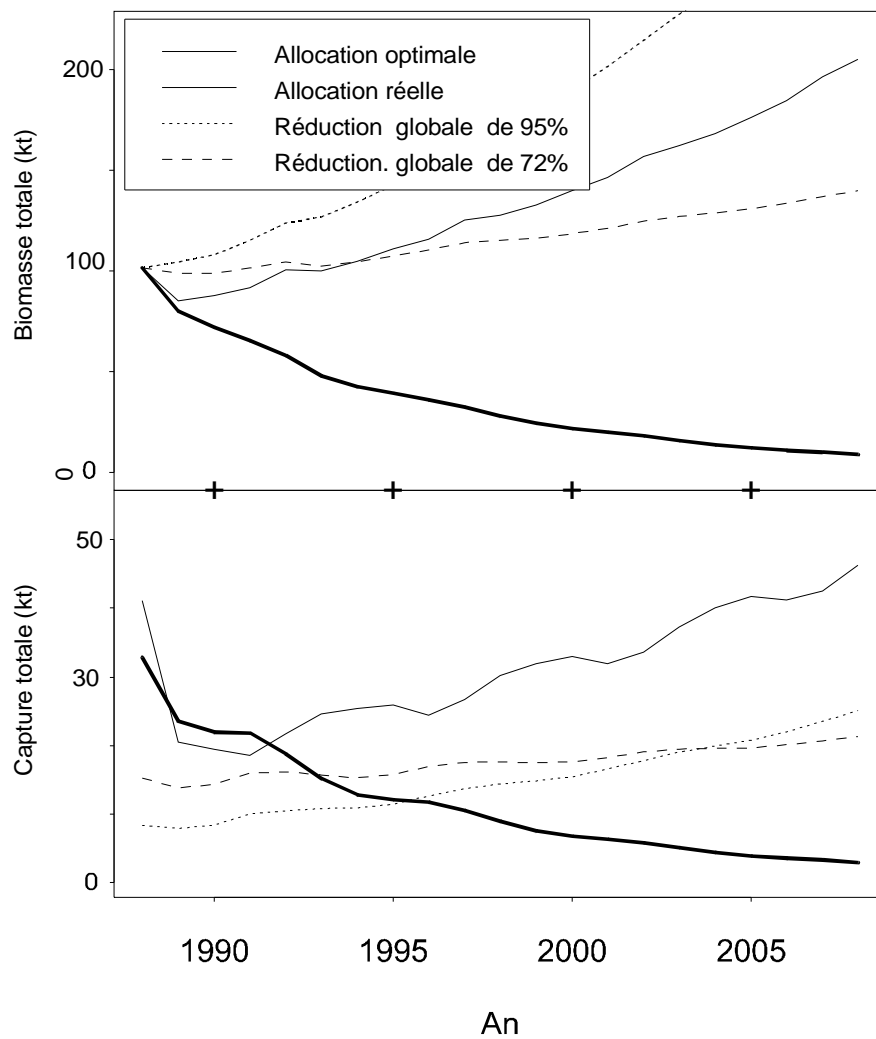


Figure II.3. Trajectoires de capture et de biomasse obtenues dans le cas où le taux de recrutement b est constant. La réduction de 72% entraîne un taux de croissance de 1. La réduction de 95% correspond au même taux de croissance que l'allocation optimale.

II.5. Conclusion du chapitre.

Avec des modèles relativement simples, i.e. avec un nombre réduit de patches et de paramètres, il est possible de proposer des réponses à des questions concrètes d'allocation spatiale de l'effort de pêche, voire d'évaluer l'effet attendu de la mise en place de zones marines protégées. On trouve que l'apport d'une représentation spatiale permet une évaluation plus juste de l'état de la population, même si les modèles spatialisés comportent également des hypothèses simplificatrices, comme tout modèle (§ II.4). L'exemple du lieu noir montre que la clé de cette amélioration réside dans une description plus juste de la **relation entre l'effort de pêche et la mortalité par pêche** obtenue via la désagrégation par patch et par saison de l'interaction entre abondance et effort de pêche⁴⁰. Dans cet exemple, le point principal est la concentration de la pêche sur les géniteurs pendant l'hiver. Un modèle à deux patches et deux saisons, prenant en considération les surfaces relatives des patches est suffisant pour en rendre compte. Un autre exemple est fourni par le travail de thèse de M. Verdoit (Verdoit-Jarraya 2003). S'appuyant sur le même type de modèle que celui présenté ci-dessus, elle a explicité et ajusté un modèle décrivant la dynamique du merlan de mer Celtique. Dans un souci de parcimonie, le modèle est structuré en stades de maturité; ce niveau de description se révèle suffisant dans le cas du merlan dont la dynamique est dominée par les migrations liées à la reproduction et par la saisonnalité du recrutement. Comme on l'a souligné au Chapitre introductif, l'agrégation des géniteurs pour la reproduction est un phénomène courant dans le cycle de vie de nombreuses espèces marines en général, et démersales en particulier. La concentration de la pêche à un endroit et un moment où les poissons sont plus vulnérables parce qu'ils sont groupés se produit aussi en d'autres occasions.

Une représentation spatiale explicite est de plus indispensable pour explorer d'autres hypothèses sur la spatialisation de la ressource et de l'exploitation. Le modèle présenté ci-dessus est un **outil diagnostic** qui doit être utilisé sur un horizon de temps limité, étant donné que les paramètres biologiques et ceux de l'exploitation⁴¹ sont constants. Néanmoins, il permet de montrer **l'efficacité théorique de mesures de gestion consistant à réallouer l'effort de pêche selon les zones et les saisons**. Dans l'exemple traité, ce type de mesure spatio-temporelle présente plusieurs avantages en termes de captures et de biomasses par rapport à une mesure par limitation globale de l'effort de pêche. Toutefois, le scénario considéré dans l'allocation optimale de l'effort de pêche n'est probablement pas très réaliste du point de vue des flottilles, car l'activité de pêche est organisée dans le temps et dans l'espace, avec des contraintes structurelles. Pour être en mesure d'appliquer ces modèles à des scénarii plausibles en matière d'exploitation, il convient d'appliquer à l'activité de pêche la même démarche que celle qui nous a guidé pour les populations, à savoir identifier et caractériser la répartition spatio-temporelle de l'effort de pêche. Ceci fait l'objet du prochain chapitre.

Enfin, reste à savoir si les avantages de mesures de gestion spatio-temporelles persistent dans un contexte plus complexe comme celui des **pêcheries multispécifiques et multiflottilles**, pour lesquelles une mesure de gestion peut convenir pour une population et pour une flottille, mais pas nécessairement pour les autres. Dans le Chapitre IV, on proposera un modèle pour appréhender ces questions. On verra notamment que la modélisation des interactions entre différentes activités de pêche d'une part, et différentes ressources d'autre part, requiert la **spécification des recouvrements spatiaux et temporels des dynamiques** de chaque activité de pêche et de chaque ressource, résultant en un modèle relativement plus complexe.

⁴⁰ voir § III.3 pour une explication de l'importance de cette relation pour l'évaluation des stocks

⁴¹ efficacité de pêche et profil de mortalité par pêche par âge

Chapitre III.

Répartition spatio-temporelle de l'effort de pêche

Conséquences pour la relation entre effort et mortalité par pêche

L'abondance des espèces exploitées et leur distribution évoluant sous les effets conjoints de leur dynamique, des conditions environnementales et des modalités de l'exploitation, le pêcheur adapte son activité de pêche de manière à maintenir ce qu'il considère être un retour économique élevé par rapport à l'effort de pêche mis en œuvre. Cette prise de décision s'effectue à plusieurs niveaux :

- a) à l'échelle de l'année (voire à plus long terme), par le choix d'une pêcherie ;
- b) à l'échelle saisonnière, par le choix d'une ou plusieurs activités de pêche compatibles avec la distribution saisonnière des ressources ;
- c) avant chaque opération de pêche, par le choix d'une activité de pêche et de la zone associée ;
- d) au cours d'une opération de pêche, par les décisions fines concernant le réglage, le calage des engins, dans des endroits précis à l'intérieur de la zone précédemment choisie.

Hilborn (1985) propose une hiérarchie avec un niveau supplémentaire à chaque extrémité de l'échelle : d'un côté, les décisions d'investissement, et de l'autre, le choix après capture de ce qui doit être rejeté ou gardé.

Ce travail s'intéresse principalement *aux niveaux b) et c) dont les échelles intermédiaires sont compatibles avec les variations spatio-saisonnières des ressources*. A ces échelles, l'activité de pêche peut être caractérisée par le choix d'un engin de pêche, d'espèces-cibles et d'un lieu de pêche¹. Changer d'engin est coûteux, voire impossible selon la pêcherie. La solution la plus directe pour s'adapter à une nouvelle conjoncture consiste à *changer de lieu de pêche*, car changer de cible en gardant le même d'engin implique souvent de changer d'endroit. Ce choix va modifier non seulement la capture, mais également les coûts d'exploitation en fonction de la distance à parcourir.

Le point central de ce chapitre est donc la répartition spatio-temporelle de l'effort de pêche :

- comment la *caractériser* à partir de données ? On présentera une méthode de typologie de l'activité de pêche qui prend explicitement en compte le lieu de pêche et les assemblages spécifiques locaux (§ III.1) ;
- quels en sont les *déterminants* et comment la *modéliser* ? On a recensé les différentes analyses entreprises pour identifier les facteurs explicatifs de la répartition spatiale et temporelle de l'effort de pêche, ainsi que les quelques modèles de dynamique d'allocation de l'effort de pêche qui ont été envisagés en halieutique (§ III.2) ;

Enfin, on examine *l'incidence de la distribution spatiale de l'effort de pêche sur les estimations d'abondance et sur la relation entre effort et mortalité par pêche* (§ III.3), i.e. les conséquences pour l'évaluation des stocks.

¹voir la définition d'un métier au début du § III.1

III.1. Caractérisation de l'allocation spatiale et saisonnière de l'effort de pêche.

Une première approche de ce problème consiste à essayer de synthétiser les distributions d'effort observées par quelques types caractéristiques de répartition spatiale et saisonnière. Dans le cas des pêcheries monospécifiques, cette description est relativement aisée (voir par ex. la pêcherie de lieu noir au §II.4). Dans les pêcheries complexes, les activités de pêche sont multiples et l'allocation spatio-temporelle de l'effort de pêche est spécifique à chaque activité. Les *typologies d'activité de pêche* visent à résumer chaque activité par la définition *des espèces-cibles* et l'usage d'*un engin de pêche*, auxquels on associe *un lieu de pêche et une période de l'année*. Dans la suite de ce travail, cette définition caractérisera un *métier* au niveau de *l'opération de pêche ou de la sortie en mer*. Cette combinaison est en effet censée refléter de manière non ambiguë les choix du pêcheur préalables à une opération de pêche ou à une sortie. En halieutique, l'acception du terme est parfois plus vague, omettant notamment de préciser le lieu de pêche. Les métiers (Biseau & Gondeaux 1988; Laurec et al. 1991) sont selon les auteurs appelés « tactiques de pêche » (Laloë & Samba 1991 ; Pelletier & Ferraris 2000), « pêcheries dirigées » (Lewy & Vinther 1994), « unités de gestion de pêcherie » (Murawski et al. 1983), voire « stratégies de pêche » (Rogers & Pikitch 1992 ; He et al. 1997).

La construction de telles typologies requiert des données d'effort, et bien souvent des données de capture sont utilisées pour déterminer la ou les espèce(s)-cible(s). Les travaux existants se fondent généralement sur des classifications des opérations de pêche à partir de la composition spécifique des captures et utilisent des variables auxiliaires (zone, mois, port, engin, caractéristiques techniques des navires...) pour expliquer les classes obtenues (Murawski et al. 1983 ; Bertignac 1992 ; Rogers & Pikitch 1992 ; Lewy & Vinther 1994 ; He et al. 1997 ; Gaertner et al. 1998 ; Maguer & Biseau 1999). Cependant, la capture réalisée ne reflète pas toujours l'espèce-cible, et ce pour plusieurs raisons: a) l'efficacité individuelle du pêcheur; b) les variations spatio-temporelles des abondances relatives des espèces; et c) l'espèce-cible ne prédomine pas nécessairement dans les captures, ni en valeur, ni en quantité, et donc la seule présence dans les captures d'une espèce n'indique pas qu'elle est une cible. Par ailleurs, dans les analyses basées sur les seules captures, le lieu de pêche, l'engin et la période de l'année ne participent pas à la construction d'un métier, alors qu'ils figurent explicitement dans sa définition.

Afin de remédier à ces inconvénients, Pelletier & Ferraris (2000) proposent une démarche, également fondée sur des analyses multivariées, applicable à plusieurs types de pêcheries. Cette méthodologie analyse à la fois les données de capture et d'effort de pêche pour arriver à des caractérisations complètes des métiers. Elle est illustrée par deux exemples contrastés, une pêcherie artisanale sénégalaise et la pêcherie semi-industrielle de mer Celtique déjà évoquée au Chapitre I. La méthode et un résumé de cette deuxième application sont présentés ci-dessous.

III.1.1. Méthodologie.

Elle implique deux étapes : identifier d'abord les types de composition spécifique à partir des données de capture, puis les métiers à partir des types précédents et des données d'effort (Figure III.1). Elle permet aussi de caractériser les métiers par les variables pertinentes. Les données de capture et d'effort par opération de pêche forment de grands jeux de données, mélangeant des variables qualitatives et quantitatives. Les méthodes appropriées à ces objectifs et ces données doivent donc être capables de a) synthétiser l'information contenue dans un grand ensemble de données ; b) analyser les relations entre variables ; c) construire des classes d'individus ; et d) caractériser ces classes par des variables explicatives. Les analyses descriptives multivariées peuvent satisfaire ces exigences : les objectifs a) et b) sont atteints à travers des analyses factorielles, tandis que des classifications répondent aux objectifs c) et d). Les analyses factorielles et les

classifications employées dans l'article sont respectivement les analyses en composantes principales (ACP), les analyses factorielles des correspondances binaires (AFC) et multiples (ACM), et la classification hiérarchique ascendante (CAH). On appelle *typologie* (Figure III.1) le processus itératif de sélection des variables et des individus, de codage des variables, de paramétrage des analyses, et d'interprétation des classes. Parce que le but de l'étude est de déterminer des groupes d'individus (les opérations de pêche), les techniques multivariées utilisées sont présentées dans l'article du point de vue de l'inertie et des distances entre individus. Selon la technique et la nature des variables, les similarités entre individus sont en effet évaluées de diverses manières, ce qui peut conduire à des classifications très différentes pour les mêmes données initiales. Il importe donc de choisir la technique d'analyse et le codage des variables en cohérence avec les proximités que l'on cherche à mettre en évidence entre les individus.

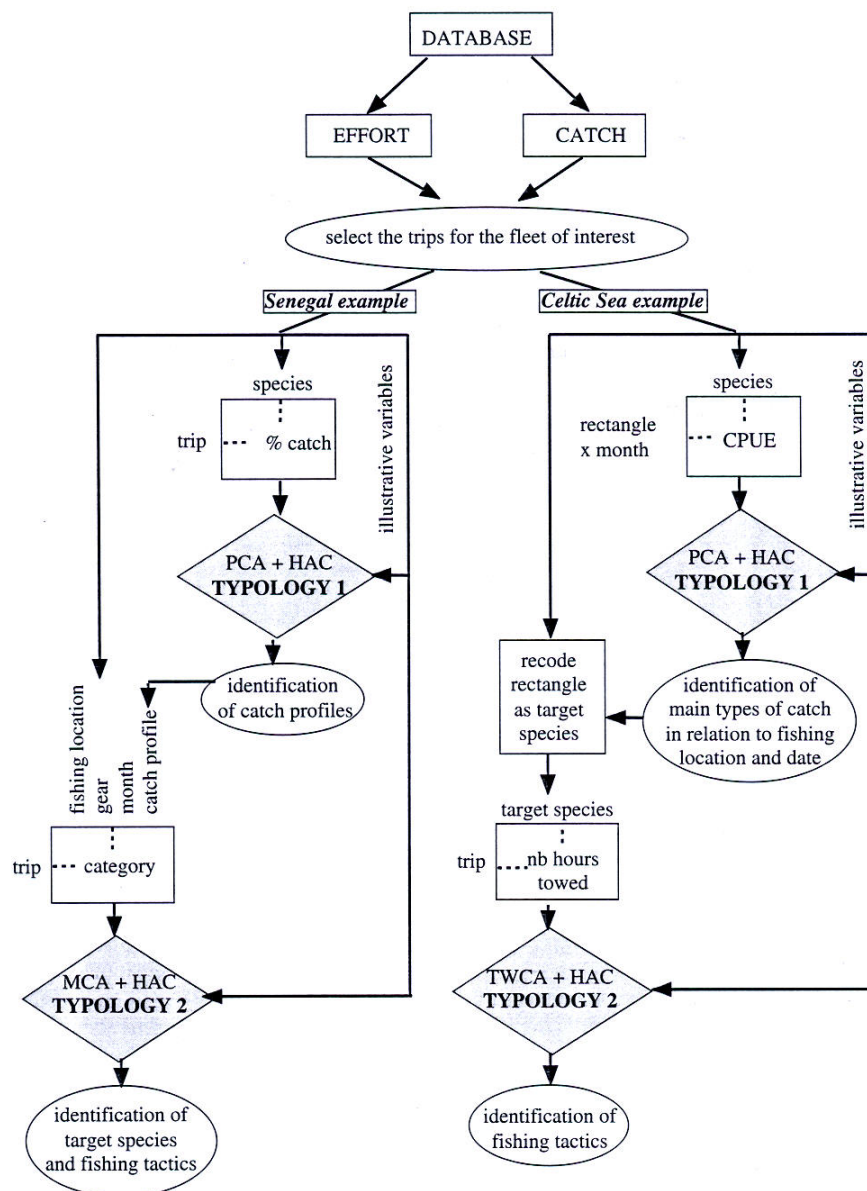


Figure III.1. Schéma de la démarche méthodologique (d'après Pelletier & Ferraris 2000). PCA, HAC, MCA et TWCA signifient respectivement ACP, CAH, ACM et AFC.

III.1.2. Application aux données de mer Celtique.

Les données et la première typologie ont déjà été présentées au § I.2 (Tableau I.2). Celle-ci groupe les rectangles-mois en fonction du profil de la capture selon les espèces. Chaque classe est interprétée comme une espèce- ou un groupe d'espèces-cible(s). L'idée sous-jacente à cette interprétation est que, si le pêcheur ne choisit pas vraiment sa capture, il est par contre presque libre de choisir son lieu de pêche à une période de l'année. Classer les rectangles-mois d'après leur composition spécifique *moyenne* est donc un pas de plus vers l'identification de la cible recherchée. La deuxième étape conduit à l'identification et la caractérisation des métiers (on remarque en passant que la mention de l'engin dans la définition du métier est a priori inutile dans cette pêcherie exclusivement chalutière²). On rappelle aussi que les données sont à l'échelle de la sortie et non de l'opération de pêche du fait du système de collecte. Grâce aux résultats de la première typologie, il est possible d'affecter à chaque sortie, la ou les classes de rectangle-mois correspondantes, i.e. que l'effort par rectangle est recodé en effort par espèce-cible. Cette opération est possible pour toutes les sorties (pas seulement les sorties monorectangles utilisées pour la première typologie, voir § I.2) qui ont fréquenté des rectangles-mois classés par la première typologie, soit 2493 sorties sur un total de 5262. Le tableau comprend alors les sorties en individus et les efforts par espèce-cible en variables. L'utilisation d'une AFC et non d'une ACP est motivée par le désir de gommer les différences d'effort total entre les sorties. La CAH sur les coordonnées factorielles tend ainsi à associer dans une même classe (i.e. un même métier) les sorties dont l'effort est alloué de manière similaire entre les espèces-cibles. Les efforts par espèce-cible servent aussi à caractériser les classes. L'espèce-cible du métier est alors supposée être l'espèce-cible la plus caractéristique de la classe correspondante. Afin de réintroduire l'espace et le temps explicitement, les rectangles fréquentés durant la sortie et le mois sont également pris comme variables illustratives dans la caractérisation des classes.

A l'exception des métiers 2 et 3 (qui représentent peu de sorties), chaque métier apparaît fortement caractérisé par une seule espèce-cible (Tableau III.1). Certains métiers apparaissent fortement saisonniers (1, 6 et 9), d'autres pas du tout (7 et 8) (Figure III.3). Les principaux métiers en termes d'effort sont les métiers « langoustine », « baudroies », et « tacaud-grondin », qui représentent respectivement 35%, 24% et 15% de l'effort total. Le métier « tacaud-grondin » est toutefois plus caractéristique de la Manche que de la mer Celtique. Les langoustiniers occupent le nord de la mer Celtique et le métier à baudroies est cantonné au sud (Figure III.4). La plupart de ces faits sont qualitativement connus des observateurs de la pêcherie, mais l'intérêt est de pouvoir *quantifier* l'importance de chaque métier en terme d'effort et de pouvoir cerner sa répartition spatiale et saisonnière en établissant *des cartes d'effort mensuelles par métier*.

²le développement récent des chaluts jumeaux pourrait remettre en cause cette assertion.

Métier	Taille de la classe	Espèce-cible (effort en % de l'effort de la sortie)		Lieux de pêche	Epoque de l'année (effort en % de l'effort annuel du métier)
1	776	Langoustine	98	Nord et centre M.C. Sud Porcupine Grande Vasière	80% de mars à août
2	22	Raies Langoustine Gadidés	46 38 9	Nord M.C. mer d'Irlande (VIIa)	de novembre à janvier
3	76	Gadidés Langoustine	49 40	Nord-est M.C. Canal de Bristol	64% de février à mai 25% en septembre
4	136	<i>Gadidés</i>	96	Nord-est M.C. Canal de Bristol	59% de février à juin 22% en août et septembre
5	76	Raies	97	Nord-est M.C. mer d'Irlande	de septembre à février
6	220	St-Pierre-seiche	93	Est M.C. Manche-ouest (VIIe) Sud M.C. Grande Vasière	50% en novembre et décembre 39% de janvier à juin
7	529	Baudroies	97	Sud M.C. Petite Sole Chapelle	pas de saisonnalité marquée
8	490	Tacaud-grondin	98	Nord Bishop Manche-est	pas de saisonnalité marquée
9	150	Bar-grondin	97	Sud Bishop	95% de décembre à mars

Tableau III.1. Métiers obtenus par la deuxième typologie. L'espèce-cible la plus caractéristique est en gras. Les lieux de pêche sont indiqués sur la Figure III.2. M.C. signifie mer Celtique *stricto sensu*, i.e. les sous-divisions VIIg et VIIh du CIEM.

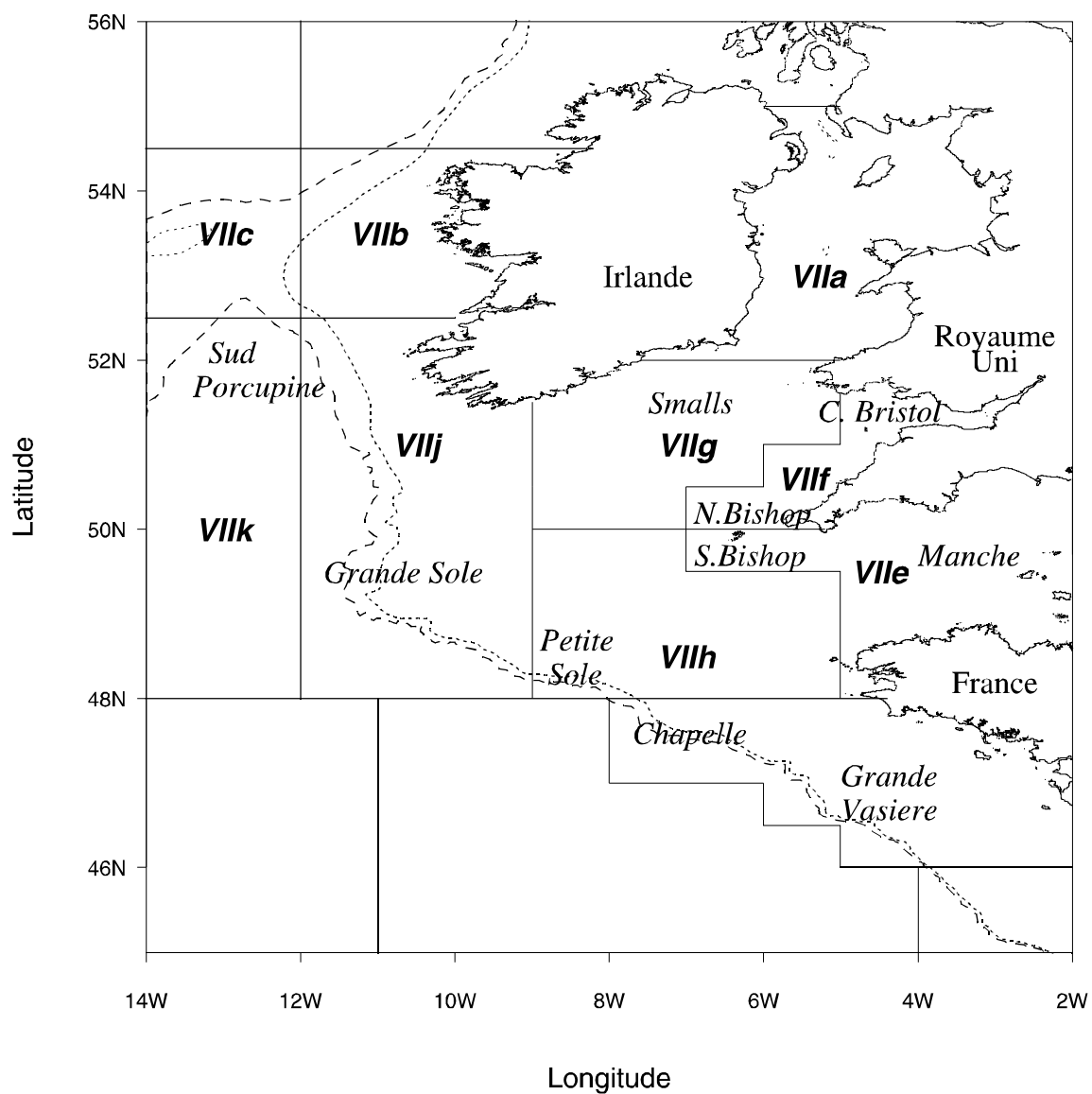


Figure III.2. Localisation des lieux de pêche dans la région étudiée.

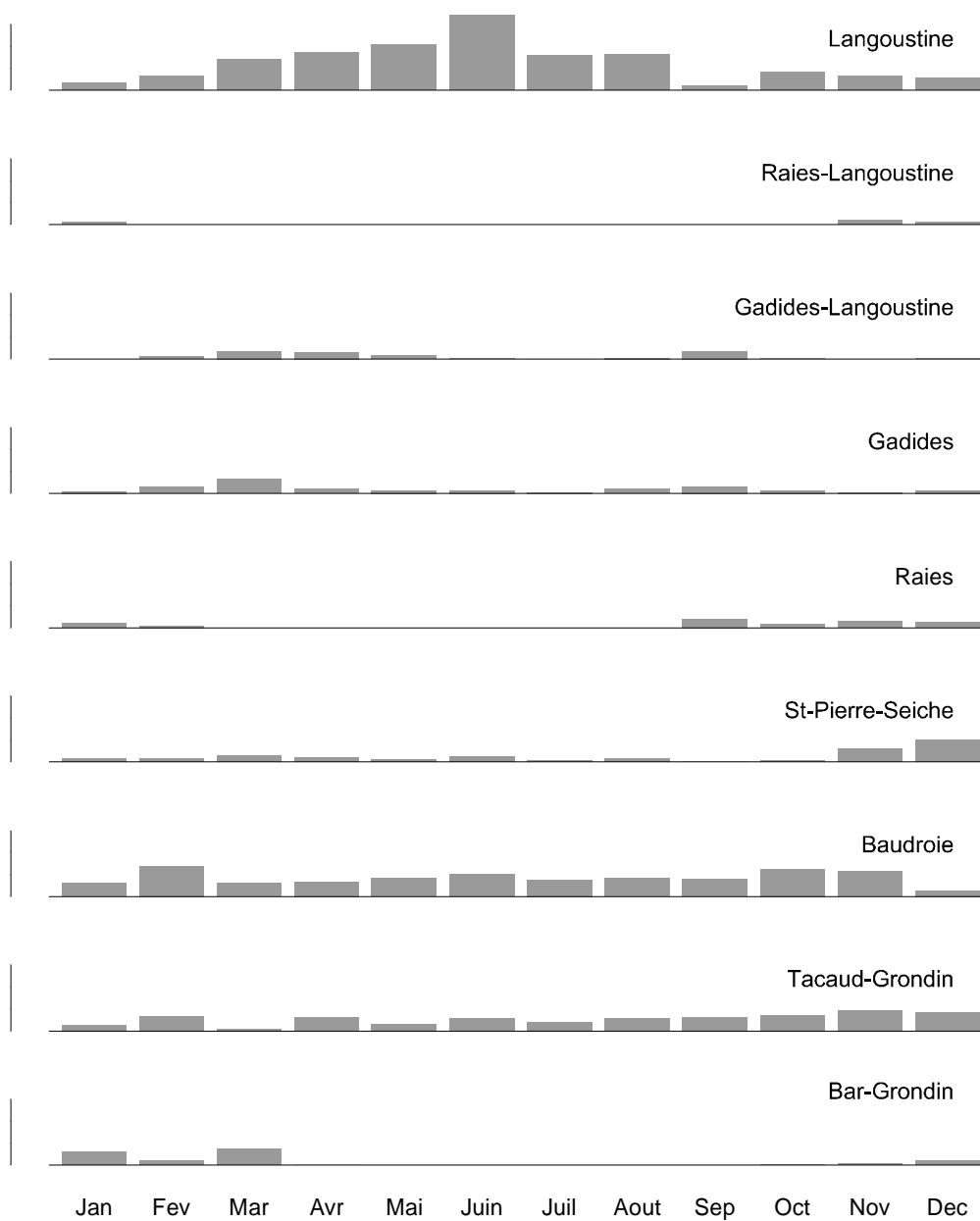
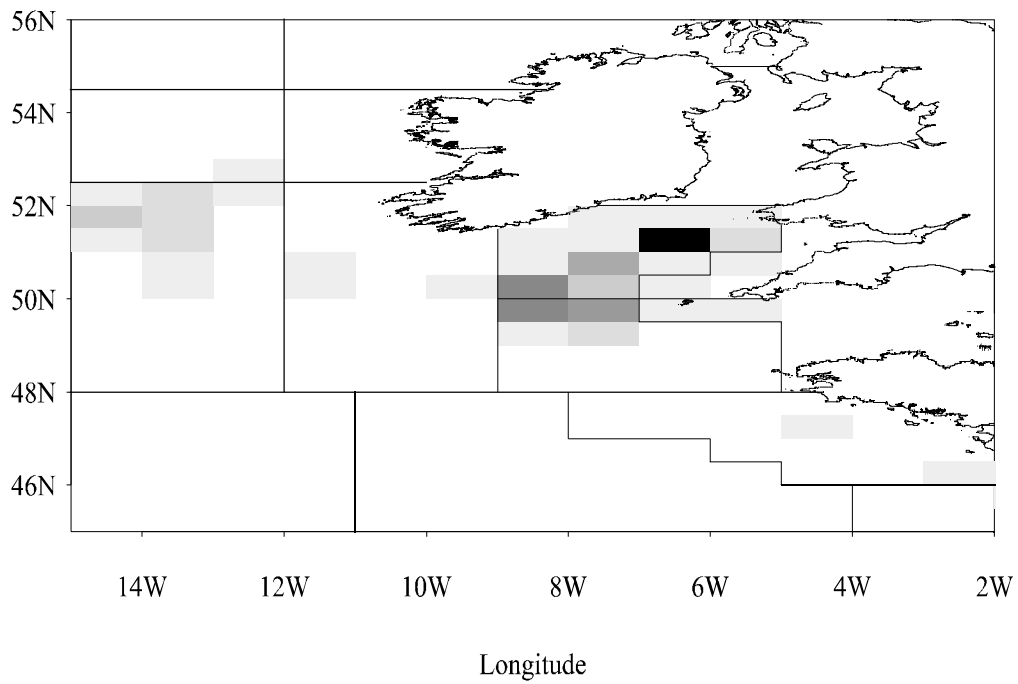


Figure III.3. Répartition mensuelle de l'effort par métier (d'après Pelletier & Ferraris 2000).

Langoustine



Baudroies

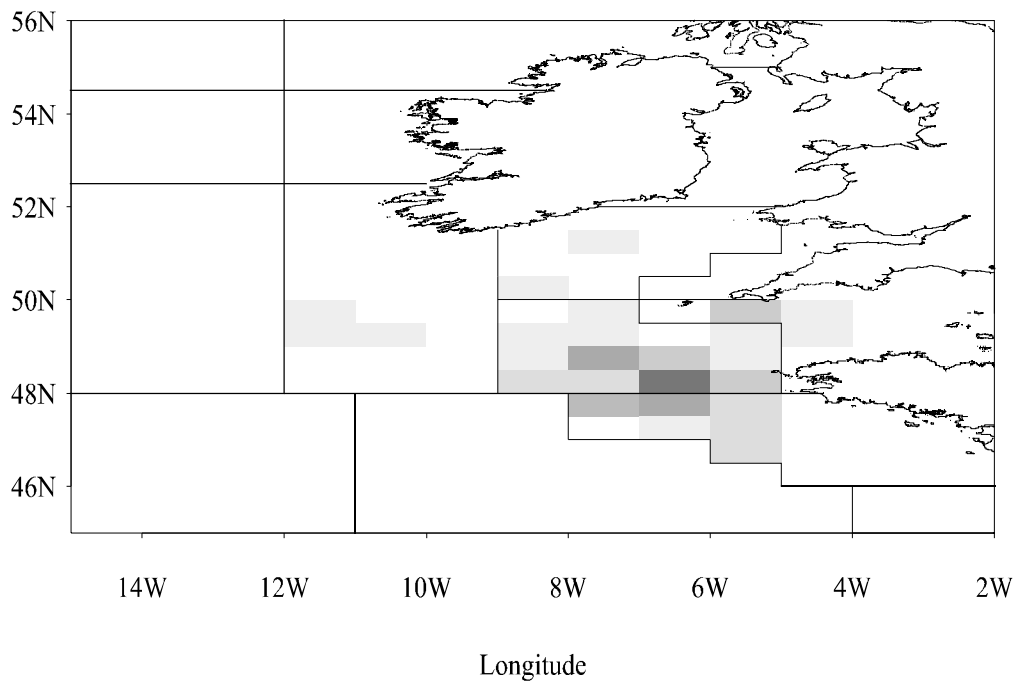


Figure III.4. Répartition spatiale de l'effort annuel des métiers « langoustine » et « baudroies ».

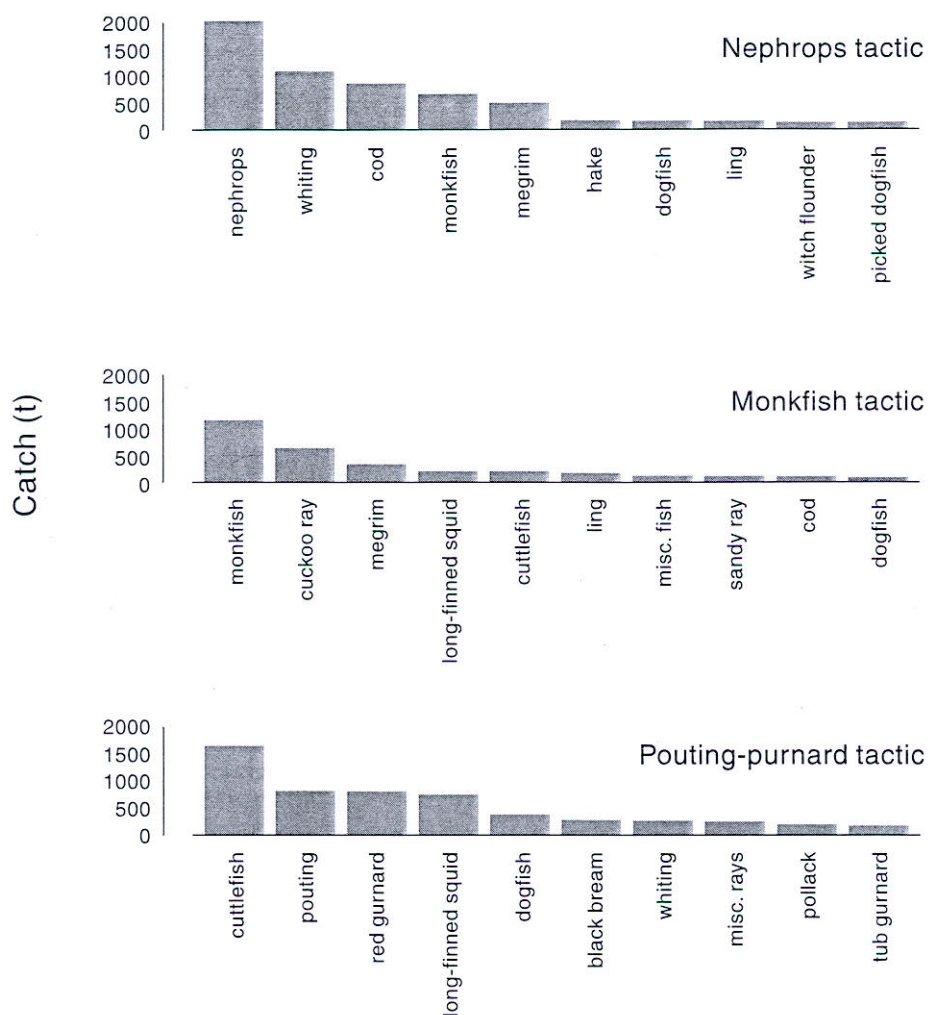


Figure III.5. Profils de capture pour les trois principaux métiers (d'après Pelletier & Ferraris 2000).

La composition spécifique des captures par métier illustre la difficulté d'identifier les espèces-cibles à partir des seules captures par sortie (Figure III.5). Pour un métier donné, la capture est un mélange plus ou moins équilibré de diverses espèces. En 1993, les langoustiniers capturent³ en moyenne seulement 30% de langoustine, alors qu'il s'agit du métier le plus « ciblé » d'après l'analyse. De même, le métier à baudroie ne capture que 30% de baudroies. La capture du métier à tacaud-grondin est composée de seulement 12% de tacaud et 15% de grondin contre 24% de seiche et 11% de calmar. On remarque que la seiche n'est pourtant pas apparue caractéristique du métier ; ceci est dû à la forte variabilité des captures de seiche parmi les sorties du métier.

³ ou plutôt débarquent, ce qui signifie que le % de langoustine dans les captures réelles est probablement encore plus faible avant tri et rejet

III.1.3. Discussion.

Seul l'exemple de la mer Celtique a été décrit, mais dans l'article dont il est question, une démarche similaire est appliquée à la pêche artisanale du Sénégal (Figure III.1). Ces deux pêcheries contrastent par leur échelle géographique, le nombre d'engins, le système de collecte de données, la résolution spatiale des données et la durée des sorties. Dans les deux cas, cette approche a cependant permis de définir des métiers sous forme de combinaisons d'espèces-cibles, d'engin, de lieu de pêche, relatifs à une période de l'année.

Dans ce genre d'analyse et pour en revenir à un point mentionné en introduction du § III.1, l'utilisation des données de capture comme porteuse d'information sur l'espèce-cible sous-entend que le pêcheur a capturé ce qu'il recherchait, à la fois qualitativement (la composition spécifique de la capture reflète la cible) et quantitativement (les pêcheurs sont tous aussi efficaces). Dans notre exemple, l'information sur la capture n'a pas été utilisée pour chaque sortie, mais moyennée sur les sorties pour chaque rectangle statistique et chaque mois. Ceci permet de « gommer » les différences individuelles d'efficacité de pêche (ou puissance de pêche) à l'intérieur d'un rectangle-mois. On considère que la CPUE moyenne à cette échelle est un indice d'abondance correct. Cet angle de vue était aussi celui de Hilborn (1985) qui distingue clairement l'allocation de l'effort de l'efficacité de pêche. Notre approche permet aussi de faire un distinguo entre espèces-cibles et profils de capture par métier, i.e. *entre l'intention et le résultat*. L'intention est supposée liée à la sélection d'un lieu de pêche à une époque de l'année, et la classification des rectangles-mois permet d'estimer ce que le pêcheur peut s'attendre à retrouver dans son chalut en fonction de ce choix. Ceci correspond à la définition des espèces-cibles si l'on part du principe que le pêcheur dispose de l'information contenue dans les données commerciales ou d'une information équivalente sur l'abondance. Que les captures réalisées ne reflètent pas nécessairement les espèces-cibles, même au sein d'un métier (comme le montre la Figure III.5), confirme qu'il est discutable d'utiliser directement et uniquement la capture pour déterminer les espèces-cibles. Une dernière source de décalage entre espèce-cible et capture réalisée réside dans les variations spatio-temporelles des populations (voir en introduction du paragraphe). Notre approche présume que la typologie des rectangles-mois décompose les variations saisonnières à l'échelle d'une année en les structurant en classes homogènes.

D'autres méthodes ont été utilisées pour définir et caractériser les métiers à partir des données de capture et d'effort. Maguer & Biseau (1999) utilisent une méthode basée sur des seuils de qualification⁴ (Biseau 1996) pour caractériser les sorties. Cette méthode est avantageuse en pratique car un seuil de capture est un critère simple pour classer les sorties, et qui ne requiert pas de nouvelles analyses. Reste à déterminer les seuils. La segmentation⁵ est une méthode de discrimination qui permet de formaliser cette étape par construction d'une règle d'affectation des individus dans les groupes, avec des critères statistiques (Celeux & LeChevallier 1982). J'ai essayé cette approche sur les données de mer Celtique, mais les résultats n'étaient pas convaincants (Rochet et al. 1995). Taquet et al. (1997) ont par contre appliqué des techniques de segmentation pour une pêche sêtoise.

Un problème non résolu est la reproductibilité interannuelle des métiers obtenus. En effet, la typologie des métiers ainsi que les seuils utilisés pour qualifier des sorties peuvent être inappropriés d'une année à l'autre en fonction des variations d'abondance relative des ressources. Dans le cas des typologies proposées, une étude conjointe sur plusieurs années est donc souhaitable. De telles analyses ont débuté dans le cadre du Défi Golfe de Gascogne et du projet TECTAC⁶. Elles s'appuieront non seulement sur les données de logbooks, mais aussi sur les calendriers d'activité qui sont des données complémentaires collectées par les enquêteurs du programme Système

⁴le principe est d'attribuer à un métier donné toute sortie dont la capture présente plus d'un certain pourcentage d'une espèce donnée (Westrheim 1983).

⁵aussi appelée partitionnement récursif, ou discrimination par arbre

⁶TECHnical developments and TACTical adaptations of important European fleets (UE n° Q5RS-2002-01291).

d'Information Halieutique de l'IFREMER.

La description des métiers est particulièrement utile à la construction des modèles et les résultats ci-dessus seront d'ailleurs utilisés au Chapitre IV pour définir les métiers du modèle de pêcherie de mer Celtique. Cependant, ces typologies restent des approches descriptives qui doivent ensuite être confirmées par des analyses inférentielles. Ces résultats peuvent également servir à adapter les protocoles de collecte des données commerciales, par ex. pour redéfinir les strates dans le cas des collectes non exhaustives, ou proposer des codages plus pertinents des variables. Dans cet ordre d'idées, il est dommage que les statistiques de pêche ne contiennent pas l'information à l'échelle de l'opération de pêche, ou du moins à l'échelle du rectangle statistique. Les métiers avec deux cibles (Tableau III.1) sont probablement un artefact lié au fait que l'analyse n'est pas réalisée sur des opérations de pêche, mais sur des sorties comprenant plusieurs opérations de pêche relevant éventuellement de différents métiers.

Cette étude concerne seulement l'activité de pêche à l'échelle de l'opération de pêche. Une deuxième échelle importante est celle de *l'unité de pêche*, on parle alors de *stratégie* qui peut se définir comme l'enchaînement des métiers au cours de l'année (Laloë et al. 1991) (échelle b) de l'introduction du chapitre). Ferraris et al. (1996) ont par ex. modélisé les stratégies de pêcheurs artisanaux sénégalais par des chaînes de Markov. Mais à cette exception près, peu de travaux s'intéressent à la détermination de stratégies. Cette question n'est pas triviale, car elle implique la caractérisation de trajectoires d'activité au cours du temps, mais les outils statistiques existent. Caractériser des stratégies de pêche est indispensable dans une démarche de modélisation de pêcherie (cf. Chap IV). Ce travail d'analyse et de modélisation est abordé dans le cadre du Défi Golfe de Gascogne et du projet TECTAC.

III.1.4. Autres approches.

Plusieurs travaux décomposent les composantes spatiale et saisonnière des captures et/ou de l'effort par des modèles linéaires (Hilborn & Ledbetter 1979 ; Sullivan & Dyrer Rebert 1998) ou des analyses multivariées (Gaertner et al. 1998) dans un but d'*évaluation des stocks*. L'objectif de ces approches est donc différent de celui d'une typologie, et ne vise pas à caractériser des activités de pêche.

Dans un registre différent, Clay (1996) s'appuie sur des *enquêtes* auprès des pêcheurs pour identifier les lieux de pêche (pêcherie démersale de Nouvelle-Angleterre). Elle trouve que ces lieux ne coïncident ni avec les aires statistiques, ni avec les frontières politiques. Lors de l'enquête, une partie des pêcheurs a mentionné des lieux précis, chacun associé à un engin et une composition spécifique donnée à un certain moment de l'année (Figure 4 de Clay), ce qui constitue la définition exacte d'un métier. L'enquête met aussi en évidence les facteurs qui sous-tendent le choix d'une activité de pêche, comme le ou les engins embarqués, les préférences personnelles et les caractéristiques familiales. Neis et al. (1999) retracent à partir d'enquêtes l'évolution de la répartition spatio-saisonnière de l'effort dans une pêcherie démersale côtière de Terre-Neuve. De telles enquêtes ne peuvent malheureusement toucher l'ensemble des patrons d'une pêcherie : dans la pêcherie de Clay, 38 patrons furent interviewés ; Neis et al. ont rencontré 56 patrons ; dans une étude sur la pêche bigoudène, Maguer et al. (résultats non publiés) ont interviewé 22 patrons. Malgré tout, *cette démarche d'enquête est indispensable pour compléter et confirmer les analyses de données commerciales plus exhaustives*. Rogers & Pikitch (1992) ont validé les métiers identifiés lors d'une enquête à partir d'analyses multivariées de profils de capture. Dans le cadre du projet européen TECTAC, nous préparons actuellement le protocole d'enquêtes auprès des pêcheurs. Ces enquêtes comprendront deux volets : a) étude des évolutions technologiques et conséquences sur les comportements de pêche; b) évaluation directe des tactiques de pêche en vue d'une description plus fine et plus précise des métiers pratiqués et des adaptations aux mesures de

gestion des pêcheries. Pour la façade Atlantique, les enquêtes concerneront la flottille de chalutiers semi-industriels de mer Celtique, les fileyeurs-caseyeurs côtiers du Finistère, et les langoustiniers du Golfe de Gascogne.

III.2. Modélisation de l'allocation spatiale et temporelle de l'effort de pêche.

La modélisation de la dynamique de l'effort de pêche est un sujet assez vaste. Notre propos se borne ici à la modélisation de l'allocation spatiale et temporelle de l'effort de pêche à court terme. La question de l'efficacité de pêche (ou puissance de pêche) est un problème distinct⁷ (Hilborn 1985), qui ne sera pas abordé.

Il a été souligné en introduction de ce chapitre que le premier levier sur lequel le pêcheur peut jouer pour adapter son activité de pêche est en général le choix du lieu de pêche. La dynamique de l'effort en fonction d'autres facteurs susceptibles de l'influencer ne sera abordée qu'à travers ses répercussions sur l'allocation spatiale et temporelle. Ces facteurs sont multiples : taux de rente économique, expérience, tradition et habitudes locales, aspects sociaux, comportement individuel et interactions entre individus. De manière évidente, ils interviennent à différentes échelles.

III.2.1. Modèles de comportement.

Bien que dans les faits, le pêcheur ne se raréfie pas par manque de ressources à exploiter⁸, l'analogie entre les systèmes pêcheur-ressource et prédateur-proie est tentante, et plusieurs études se sont engagées dans cette voie pour décrire la distribution spatiale de l'effort de pêche. La relation entre le comportement animal et la disponibilité des ressources constitue en effet un champ à part entière de l'écologie comportementale. Pulliam (1989) évoque très clairement la relation entre ***la distribution des ressources et les schémas de recherche et de consommation de nourriture***, ce qui est très proche de notre problématique.

La ***théorie de la recherche optimale de nourriture*** (Optimal Foraging Theory (OFT)), basée sur l'idée de maximiser le taux de capture net à court terme pendant la recherche de nourriture, a été la base de nombreux travaux. Le modèle de sélection de patch (McArthur & Pianka 1966) prévoit que les patches sont sélectionnés en fonction de leur productivité moyenne. Le théorème de la valeur marginale (Charnov 1976) concerne la décision de quitter un patch : le modèle détermine le temps passé dans le patch; il s'applique à une situation où le prédateur recherche sa nourriture parmi des patches dont les densités de proie diffèrent. Le prédateur a une connaissance parfaite des densités, il se déplace entre les patches et dans un patch, le taux de capture des proies diminue lorsque le temps passé dans ce patch augmente. Le modèle prévoit que la solution optimale consiste à quitter un patch dès que le taux de capture local tombe en deçà du taux moyen sur les patches. Paloheimo & Dickie (1964) estiment que, même en l'absence d'information parfaite sur la localisation du stock, les pêcheurs tirent parti des hétérogénéités spatiales de la ressource, en restant sur des zones à bon rendement et en se déplaçant dès que le rendement baisse. Dorn (1999) utilise également ce modèle pour décrire l'exploitation du merlu du Pacifique par les chalutiers industriels.

La motivation pour choisir un patch ou en changer peut dépendre des densités locales absolues de la proie ou de leur densités relatives (modèles ratio-dépendants). Murdoch (1977) étudie le comportement de changement de patch (switching) sous différentes hypothèses de réponse fonctionnelle.

⁷du moins en première approximation

⁸et qu'en général, les prédateurs ne gaspillent pas leurs proies ...

Un autre concept tiré de l'écologie du comportement est celui de *distribution idéale libre* (DIL) (Fretwell & Lucas 1970). Le modèle de DIL a été développé à l'origine pour expliquer les conséquences du comportement territorial chez les oiseaux. Transposé à un système pêcheur-ressource⁹, il prévoit qu'à l'équilibre les taux de capture sont uniformes entre les zones, du fait de la redistribution spatiale des pêcheurs. En corollaire, la distribution de l'effort de pêche reflète mieux les variations spatiales de l'abondance que celle des CPUE. Ces résultats sont valables sous les hypothèses suivantes :

- l'omniscience : chaque pêcheur a une connaissance parfaite de la distribution de la ressource et des autres pêcheurs sur l'ensemble de la région ;
- le mouvement des pêcheurs entre les zones est libre et de coût nul ;
- la compétition entre les pêcheurs est proportionnelle à leur densité locale ;
- les pêcheurs ont la même efficacité.

En outre, les interférences entre pêcheurs suggérées par ce modèle sont supposées très rapidement réversibles, ainsi l'effet d'une densité accrue de pêcheurs est annulé dès que la densité diminue. Ces hypothèses sont loin d'être anodines, cependant il semble que le modèle leur soit assez robuste (Gillis et al. 1993). Bernstein et al. (1988) montrent par simulations que le modèle où les prédateurs ne sont pas omniscients et apprennent à localiser les densités élevées de proie converge vers une DIL. Par contre, si l'on introduit des coûts de déplacement ou de la corrélation spatiale dans la densité des proies, l'ajustement à la DIL n'est pas obtenu (Bernstein et al. 1991). L'influence sur le mouvement de coûts de déplacement est aussi étudiée par Baker (1996). En halieutique, plusieurs études essaient de retrouver des DIL de l'effort de pêche par l'analyse des mouvements des navires à partir de données de capture et d'effort. Dans la plupart des cas, certaines caractéristiques compatibles avec les hypothèses et les résultats de la DIL sont mises en évidence (interférence entre bateaux et égalisation des CPUE entre zones) ; il semble aussi que si seule une fraction de la flottille se conforme aux hypothèses, cela peut suffire à maintenir globalement une DIL (Gillis et al. 1993). Mais les méthodes utilisées et la validité statistique des analyses ne sont pas complètement convaincantes (voir Healey & Morris 1992 ; Gillis et al. 1993). Le choix de l'échelle à laquelle appréhender la question apparaît important, mais ses implications pour les résultats ne sont pas considérées. Des différences d'efficacité entre pêcheurs sont souvent identifiées (Abrahams & Healey 1990; Healey & Morris 1992) qui viennent invalider l'hypothèse d'une DIL. Avec des hypothèses similaires à celles de la DIL, les résultats de Hilborn & Ledbetter (1979) montrent que les mouvements des navires au cours de la saison de pêche ne tendent pas à uniformiser les taux de capture par zone, ce qui porte ces auteurs à introduire la notion de « désirabilité » d'une zone, liée au coût et aux conditions d'exploitation. Les coûts d'exploitation peuvent être intégrés dans le calcul de la valeur nette de la capture, permettant de rester dans le cadre de la DIL, mais les conditions d'exploitation restent intangibles. Par ailleurs, leurs données semblent corroborer l'hypothèse, raisonnable, que les mouvements ont un coût et que les pêcheurs ne disposent pas d'une information parfaite, ce qui contredit la DIL. Toutefois, les résultats ne sont pas stables d'une année à l'autre.

L'hypothèse d'un comportement optimal en permanence est forte, et certains modèles de comportement de prédateur la relaxent. Le modèle de Ollason (1980) s'intéresse plutôt à l'apprentissage et à la mémoire du prédateur dans un environnement en patches. Malgré cet écart à l'hypothèse d'omniscience sous-jacente à l'OFT et à la DIL, cet auteur retrouve pourtant des résultats proches de ceux de Charnov. Aswani (1998) décrit une méthode pour appliquer les modèles de McArthur & Pianka et de Charnov à des données d'enquêtes auprès de pêcheurs artisanaux et ainsi en décrire les mouvements journaliers et saisonniers.

La théorie de la recherche optimale de nourriture et les modèles dérivés comme la distribution idéale libre sont attrayants, car élégants et intuitifs. Un problème, illustré par les articles cités ci-

⁹ résultats similaires pour un système prédateur-proie

dessus, est la difficulté de tester les modèles avec les données de terrain en dehors d'une expérience contrôlée (Mangel & Clark 1986). Ces auteurs proposent un modèle markovien de décision qui peut être résolu par programmation dynamique pour trouver le comportement optimal relatif à un concept de « fitness » donné. Dans le cadre de ce chapitre, il est utile de mentionner que ce modèle est appliqué au problème de la sélection des patches par un prédateur, chaque patch étant caractérisé par des paramètres dont les équivalents pour le pêcheur pourraient être : le coût d'exploitation, le risque d'aller pêcher dans le patch, la capturabilité des ressources, et la valeur des captures. Au contraire des modèles précédents, ce modèle ne requiert pas d'hypothèses fortes ; ses paramètres ont un sens biologique et peuvent pour la plupart être estimés à partir de données de terrain. Mais les auteurs précisent que certaines difficultés sont à attendre en cas de variation de la ressource dans le patch et d'apprentissage¹⁰ par les prédateurs. Je n'ai pas trouvé d'application de ce type de modèle en halieutique.

Les applications des modèles issus des théories écologiques du comportement animal en halieutique ne sont donc pas très convaincantes à l'heure actuelle, en relation avec le manque de données appropriées. Néanmoins, ces modèles fournissent un cadre conceptuel qui ne doit pas être négligé.

Un autre aspect éthologique¹¹ dans l'allocation de l'effort réside dans l'importance de l'**information sur la localisation de la ressource et la communication de cette information entre les pêcheurs**.

Gillis et al. (1993) distinguent les navires exploratoires des navires sédentaires. Allen & McGlade (1986) définissent les cartésiens et les stochastiques en fonction de leur réponse à l'information qui leur parvient, et décrivent explicitement l'échange d'information entre les flottilles (Tableau III.1, § III.3). Les cartésiens se fient complètement à l'information pour sélectionner la zone de pêche, tandis que les stochastiques allouent leur effort au hasard : par cette exploration, ils découvrent l'information, mais ne la valorisent pas. La circulation de l'information au sein du groupe de pêcheurs conditionne fortement la dynamique de l'exploitation : en l'absence d'échange entre les cartésiens et les stochastiques, les premiers disparaissent graduellement (Allen & McGlade 1986), mais si les cartésiens ont accès à toute l'information obtenue par les stochastiques, ils vont dominer la pêche et conduire à la disparition de la ressource. La persistance du système nécessite la présence simultanée des deux comportements¹². L'importance de l'information sur la localisation de la ressource est aussi illustrée par Mangel & Clark (1983) qui prennent en compte la distribution aléatoire du poisson et l'incertitude qui en résulte sur le succès de capture pour aboutir à un modèle stochastique du taux de capture.

Enfin, le modèle de Sampson (1991, 1992) permet d'optimiser l'allocation spatiale de l'effort dans un contexte simplifié à une dimension spatiale, la distance au port, le compromis à rechercher provenant de l'augmentation de l'abondance de la ressource avec l'éloignement au port. Ce modèle dérive du modèle classique de Gordon (1954), qui explique l'allocation spatiale entre les lieux de pêche en s'appuyant sur des considérations économiques liées à la production (taux de capture en valeur ou en poids) et aux coûts (distance au port). Ce modèle de base peut être enrichi par une description plus fine du taux de capture en fonction du comportement des pêcheurs et de divers facteurs.

¹⁰certains paramètres sont inconnus, et les modalités de la prédation affectent l'information obtenue sur ces paramètres.

¹¹qui nous écarte du comportement animal individuel et concerne plutôt les espèces « sociales ».

¹²dans un autre cas de figure, Smith & McKelvey (1986) suggèrent également que la coexistence de plusieurs comportements est nécessaire à la survie du système. En l'occurrence, il s'agit de spécialistes et de généralistes, l'activité de ces derniers étant diversifiée au contraire des premiers. Un mélange de spécialistes et de généralistes est un moyen de s'adapter à la variabilité de la ressource et du marché (un parallèle est fait avec la composition moyenne d'un portefeuille financier). Les auteurs citent plusieurs exemples et discutent de l'intérêt de chaque comportement face à diverses mesures de gestion.

III.2.2. Analyses empiriques des facteurs déterminant l'allocation de l'effort.

Plusieurs études ont cherché à mettre en évidence par des analyses de données les facteurs déterminants de l'allocation de l'effort.

Parmi les facteurs exogènes¹³ qui affectent la valeur nette de la capture, les *paramètres économiques*, et notamment les différences de prix entre espèces, voire entre stades d'une même espèce peuvent jouer un rôle important. Béné (1996) et Walters et al. (1993) montrent que la demande du marché pour des crustacés d'un calibre précis entraîne une certaine distribution spatiale de l'effort de pêche. Dans l'exemple de Walters et al., l'attractivité commerciale des petits individus favorise la surexploitation. Dans le cas de la pêcherie crevettière guyanaise, Béné (1996) montre que le marché oriente fortement l'évolution à moyen terme de la distribution spatiale de l'effort de pêche¹⁴, mais que la distribution saisonnière de ce même effort reste inchangée sur la période du fait du système de rémunération des pêcheurs. Ce dernier incite les pêcheurs à rechercher la grosse crevette durant la saison de forte abondance, alors que pendant la saison d'abondance plus faible, « tout est bon à prendre ». Avec une approche plus globale de la pêcherie, le modèle économique de Emerson & Anderson (1989) vise à optimiser l'allocation de l'effort, le choix du lieu de débarquement et de commercialisation en fonction des coûts afférents. Certains patrons interviewés par Cove (1973) choisissent l'espèce-cible et donc le lieu de pêche en fonction de l'offre et de la demande. Eales & Wilen (1986) trouvent que les décisions d'allocation spatiale à court terme sont rationnelles en ce sens que les pêcheurs se comportent de manière à maximiser les profits attendus.

L'effet des *habitudes* peut être déterminant dans l'allocation de l'effort de pêche : certains pêcheurs sont systématiquement plus efficaces dans certaines zones que dans d'autres (Hilborn & Ledbetter 1985), ce qui peut constituer une motivation à revenir dans la même zone. Les habitudes renvoient souvent à une tradition locale ; par ex. chaque port bigouden fréquente préférentiellement certaines zones (Pichon 1990), voir aussi § III.1).

Un dernier facteur exogène susceptible d'influencer l'allocation de l'effort est *la mise en place d'une mesure de gestion*. La réponse du pêcheur à ce type de changement doit être étudiée, car elle peut conditionner l'efficacité de la mesure (Wilen 1979, voir aussi Die (1998) et Charles (1995) dans le chapitre introductif). Sullivan & Dyrner Rebert (1998) ont mis en évidence le changement d'allocation spatiale et saisonnière après instauration d'un système de quotas individuels par navire. Rijnsdorp et al. (1998) ont montré comment l'effort de pêche des chalutiers hollandais se concentre autour d'une zone marine protégée, le box à plie en mer du Nord (« plaice box »).

Enfin, le *comportement individuel* du patron de pêche vis-à-vis de l'*incertitude sur la localisation de la ressource* joue un grand rôle dans l'allocation de l'effort de pêche. Cove (1973) identifie trois niveaux d'allocation de l'effort : a) au départ du port, le choix d'un lieu de pêche, basé essentiellement sur l'expérience passée et des considérations économiques ; b) sur zone, le choix d'une zone chalutable, à l'aide de cartes et d'instruments ; et enfin c) la décision de mettre à l'eau à un endroit précis. Pour ce dernier point, Cove observe deux comportements opposés : un des patrons (« high risk taker ») se fie complètement aux détections (entachées d'incertitude) de son sondeur, un autre (« low risk taker ») se fie complètement aux positions des autres bateaux¹⁵ et épie les conversations radios. Le deuxième comportement est mieux accepté par l'équipage en cas de mauvais trait. J'ai pu observer ce deuxième comportement lors d'un embarquement sur un navire professionnel. Cove précise que dans les flottilles appartenant à des armements, la gestion du personnel (patron et équipage) et le mode de rémunération à la part entraîne une compétition entre navires qui interdit le partage de l'information, ou le restreint, soit à des navires n'ayant pas d'intérêt en commun, soit à des patrons possédant des affinités personnelles. Cette remarque me semble assez

¹³ à la quantité de capture *per se*

¹⁴ l'exportation qui était tournée vers les Etats-Unis et le Japon (consommateurs de grosse crevette) dans les années 80, se retrouve cantonnée à la France (consommatrice de petites crevettes) dans les années 90.

¹⁵ on notera que s'appuyer sur les regroupements des bateaux pour localiser la ressource renvoie à la DIL.

proche de ce que j'ai pu entendre des pêcheries françaises de thon à la senne tournante (Afrique de l'Ouest et Océan Indien). La compétition explique aussi, selon Cove, que ce qui compte pour le prestige d'un patron, ce n'est pas de pêcher beaucoup, mais de pêcher plus que les autres. Toutes ces considérations se rapportent à la gestion de l'incertitude par le patron, et à l'échange d'information qu'on a pu évoquer plus haut d'un point de vue qui semble très théorique une fois confronté à des observations réelles. Compte tenu du comportement individualiste des pêcheurs, l'échange d'information entre pêcheurs est en effet peut-être moins important que certains scientifiques ne le pensent.

Plusieurs facteurs concourant à l'allocation spatiale de l'effort sont examinés conjointement par Vignaux (1996b) qui tente d'expliquer la décision de rester dans une même zone ou de se déplacer par les taux de capture et par le comportement des autres navires. Mais la démarche statistique est discutable. A l'inverse, l'étude de Campbell & Hand (1999) sur une pêcherie thonière du Pacifique est une des plus convaincantes que j'ai trouvées sur le sujet. Un premier modèle GLM sert à prédire le taux de capture espéré. L'allocation spatiale de l'effort est décomposée en une sélection d'une zone longitudinale liée à des facteurs environnementaux¹⁶, puis d'une latitude dans cette zone. Les auteurs montrent que le taux de capture local espéré est positivement lié au taux de capture et à l'effort de recherche locaux, et à l'effort de recherche dans les zones environnantes. Il dépend uniquement de ce qui s'est passé au pas de temps précédent. Campbell & Hand en concluent que les pêcheurs se fient aux schémas historiques, aux facteurs climatiques, et à l'effort de recherche investi par les bateaux dans les zones environnantes le mois précédent. L'article de Holland & Sutinen (1999) utilise exactement les mêmes modèles, mais appliqués à une pêcherie démersale de Nouvelle-Angleterre. Les résultats indiquent avant tout une forte fidélité aux zones précédemment fréquentées, mais sans pouvoir préciser s'il s'agit là d'inertie ou d'une attractivité élevée en permanence. Les revenus passés sont le deuxième facteur, loin derrière le précédent. Les pêcheurs ne semblent pas chercher à éviter les revenus variables, mais là encore, est-ce parce qu'ils évitent sciemment cette variabilité ou parce qu'ils l'ignorent ?

En résumé, la plupart des études convergent vers le résultat intuitif que *l'allocation spatiale de l'effort de pêche est d'abord une fonction du taux de capture attendu en valeur et des coûts d'exploitation*. Les *conditions de pêche, les coûts de mouvements, le comportement du pêcheur vis-à-vis de l'incertitude sur la localisation de la ressource* viennent nuancer cette relation. Notons enfin que la majorité des références sur la question de l'allocation spatiale de l'effort concerne des *pêcheries monospécifiques*.

III.2.3. Modèles mathématiques de dynamique d'allocation de l'effort.

Dans ce paragraphe, on recense les différents modèles relevés dans la littérature (Tableau III.2, où l'on considère un effort total constant et où p_i est la proportion de cet effort allouée par pas de temps dans une cellule ou une zone i).

Hilborn & Walters (1987) (repris par Tanaka et al. 1991) proposent un algorithme séquentiel de l'allocation de l'effort entre différents stocks spatialement séparés (le choix du stock équivaut donc à celui de la zone) sous l'hypothèse d'information parfaite des pêcheurs sur les taux de capture et les prix de chaque stock. Chaque unité d'effort est attribuée à la zone qui présente la meilleure profitabilité.

Le modèle de « gravité » de Caddy (1975) est souvent repris avec des variantes. Pour un effort total annuel constant, la proportion d'effort allouée dans un patch est proportionnelle à la CPUE locale. Mais comme l'effort réel apparaît plus concentré que ne le prévoit l'allocation proportionnelle, Caddy pondère les CPUE locales par la répartition historique de l'effort de pêche. Ceci permet de prendre en compte des facteurs non explicités (tradition, distance au port, nature du fond,

¹⁶ température de surface ou phase de l'oscillation australe El Niño (ENSO)

communication entre patrons, ...). Walters et al. (1993) introduisent explicitement un paramètre de concentration qui permet d'accentuer l'attractivité des zones abondantes et prend en compte la distance au port. Pour de grandes valeurs de k , leur modèle approche le modèle d'allocation séquentielle de Hilborn & Walters (1987). Le modèle de Walters & Bonfil (1999) est encore un modèle de gravité, qui cette fois ne prend pas en compte la distance au port ni les coûts de déplacement, mais le prix de chaque espèce. Ces auteurs montrent comment ce type de modèle est relié, en première approximation, à la distribution idéale libre qui suppose le nivellement de la profitabilité des lieux de pêche. Les modèles de Seijo et al. (1993) introduisent toutes ces considérations à la fois. Le modèle de Allen et McGlade paramétrise en outre les échanges d'information entre flottilles.

On peut aussi citer d'autres exemples. Le modèle à deux patches de Fahrig (1993) (cf annexe III) alloue l'effort à l'autre patch si la biomasse tombe en deçà d'un certain seuil qui reflète l'inertie de la flottille. Bien qu'il ne soit pas explicitement spatialisé, le modèle de Laurec et al. (1991) de la pêcherie démersale de mer Celtique répartit l'effort entre les métiers en considérant un compromis entre opportunisme (attraction vers le métier le plus rentable) et conservatisme (tendance à pratiquer le même métier) d'une année à l'autre. Le modèle de Laloë & Samba (1991) est similaire au précédent en ce qu'il est spatialement implicite et considère des métiers (appelés tactiques). La proportion d'effort qui change de métier à un mois donné est une moyenne du gain de revenu attendu par ce changement, et du revenu attendu en l'absence de changement, pondérée par un coefficient de flexibilité. Pour un métier, le revenu attendu est la moyenne du revenu du mois précédent et de l'année précédente au même moment. Ces deux modèles de comportement peuvent être transposés aisément dans un modèle spatialisé où les métiers ont des zones de pêche bien définies.

En gros, deux types de modèle sont trouvés : les uns sont basés sur une redistribution plus ou moins «lisse» de l'effort de pêche sur les zones à l'aide d'une équation fonctionnelle, et les autres s'inspirent d'une règle de décision algorithmique en fonction d'un critère. Celui-ci dicte soit la zone d'arrivée, par ex. celle qui présente une attractivité maximale, soit la décision de quitter la zone précédemment visitée, par ex. quand la CPUE tombe en deçà d'un certain seuil.

Aucun modèle IBM n'a été trouvé pour l'allocation de l'effort, pourtant, ces modèles pourraient être utilisés pour décrire des stratégies de mouvement des pêcheurs en fonction de la distribution spatiale de la ressource, comme cela a été fait pour les systèmes prédateur-proie (McCauley et al. 1993).

Modèle de production ou rente maximale à court terme	
Hilborn & Walters 1987	<p>L'allocation de l'effort est séquentielle :</p> <ul style="list-style-type: none"> - déterminer la proportion de l'effort total qui sera exploratoire ; - répartir cet effort exploratoire entre les zones pour estimer les taux de capture initiaux, ce qui permet de supposer que les pêcheurs disposent d'une information parfaite sur l'abondance ; - allouer une unité de l'effort restant à la zone qui a le meilleur taux de capture ; - recalculer les taux de capture attendus après prélèvement ; - réallouer une autre unité d'effort, etc...
Tanaka et al. 1991	Le pêcheur sélectionne chaque jour <i>parmi les zones adjacentes</i> , la zone où la CPUE en valeur est <i>maximale</i> . Les CPUE sont mises à jour à chaque pas de temps en fonction de la capture et de la mortalité naturelle.
Wilson et al. 1991	A chaque pas de temps, le pêcheur choisit sa cible (où sa zone) de manière à maximiser la rente économique.
Gauthiez 1997	Dans une zone assez réduite, le pêcheur sélectionne, parmi un ensemble de traits de chaluts « fictifs », celui qui donne la CPUE maximale. Les traits fictifs représentent l'information incomplète du pêcheur sur l'abondance.
Modèles de gravité $\text{La proportion d'effort alloué à la zone } i \text{ est } p_i = \frac{a_i}{\sum_j a_j} \text{ où } a_i \text{ est l'indice d'attractivité de cette zone.}$	
Caddy 1975	<p>➤ allocation proportionnelle : $a_i = CPUE_i^t$, la CPUE locale en début d'année</p> <p>➤ pondération par effort historique : $a_i = \hat{V}_i CPUE_i^t$, où $\hat{V}_i = \frac{\bar{E}_i}{\bar{C}_i^{pue}}$ avec \bar{E}_i et \bar{C}_i^{pue} sont les moyennes historiques observées de l'effort et de la CPUE locaux.</p>
Seijo et al. 1993 : modèle ALLOC	$a_i = \pi_i^i R_{ipv}^{NET}(t) d_{ip}^{-\delta_v}$ où $R_{ipv}^{NET}(t)$ est le revenu net moyen d'une unité de pêche de type v qui pêche en i à l'instant t , π_i^i est la probabilité de trouver l'espèce-cible dans la zone i , d_{ip} est la distance de i au port p , et δ_v quantifie l'inertie des unités de pêche de type v à aller pêcher loin de leur port.
idem : modèle YAREA	allocation proportionnelle : $a_i = CPUE_i^t$

idem : modèle CHART	$a_i = \pi_i^i R_{ip}^{NET}(t) d_{ip}^{-\delta_v} \rho_i^{-1}$ avec les mêmes définitions que ci-dessus, où ρ_i est le risque (perçu par le pêcheur) d'aller pêcher dans la zone i .
Seijo & Defeo 1994 ¹⁷	$a_i = \pi_i^i R_{ip}^{NET}(t) d_{ip}^{-\delta}$ avec les mêmes définitions que ci-dessus. Les différences résident dans l'indiciage des paramètres.
Walters et al. 1993	$a_i = \left(\frac{ec_i}{d_i} \right)^k$, k étant le paramètre de concentration, ec_i le taux de capture attendu ¹⁸ dans cette cellule, et d_i la distance de cette cellule au port.
Walters & Bonfil 1999	$a_i = w_i R_i^{BRUT}$ où R_i^{BRUT} est le revenu brut du lieu de pêche $R_i^{BRUT} = \sum_j pr_j q_{ij} B_{ij}$, avec pr_i le prix (constant) de l'espèce i et, q_{ij} et B_{ij} , la capturabilité et la biomasse de l'espèce i dans la zone j .
Allen & McGlade 1986, 1987	$a_i = \exp(IU_i)$ où I reflète la sensibilité du pêcheur à l'information perçue ¹⁹ et U_i est le profit attendu dans la zone i : $U_i = \alpha_1 \sum_{L'} \varepsilon(L, L') \sum_k \frac{s^{L'} x_i^k y_i^{L'}}{1 + \sigma_k s^k x_i^k \tau} \frac{1}{1 + s^{L'} y_i^{L'}} - \alpha_2 \phi d_{ij} - \alpha_3 \phi d_{ip}$, avec les notations : $\varepsilon(L, L')$ matrice d'échange d'information entre les flottilles L et L' , ϕ coût du carburant par unité de distance, d_{ip} distance de la zone i au port p , d_{ij} distance de la zone i à la zone j , $s^{L'}$ le taux de rencontre des poissons par un pêcheur de la flottille L' , $\frac{1}{\tau}$ le taux de capture maximal, x_i^k l'abondance de l'espèce k dans la zone i , $y_i^{L'}$ le nombre de navires de la flottille L' dans la zone i , et $\sigma_k, \alpha_1, \alpha_2, \alpha_3$ ne sont pas définis ²⁰ .

Tableau III.2. Les principaux modèles mathématiques de dynamique d'allocation spatiale de l'effort à court terme. L'allocation de l'effort à moyen ou long terme n'est en général pas modélisée du fait de la multiplicité des facteurs pouvant entrer en jeu (facteurs d'ordre humain, économique, etc...).

¹⁷ ces auteurs considèrent aussi un modèle d'allocation à l'échelle annuelle, dictant la décision d'entrer ou pas dans la pêche.

¹⁸ ce taux est la moyenne mise à jour chaque année de l'ancienne valeur et du taux de capture actuel.

¹⁹ ce qui permet de différencier les stochastiques (I petit) et les cartésiens (I grand).

²⁰ cette équation est tirée de l'article de 1987 qui comportait de plus des erreurs. Celle de l'article de 1986 est légèrement différente, mais tout aussi parcimonieuse...

III.2.4. Conclusion.

L'allocation de l'effort de pêche peut être vue comme la résultante de deux composantes :

- l'une structurelle, forgée par l'habitude ou la tradition, qui expliquerait les schémas récurrents, consistants avec la définition des métiers et de leur succession au cours de l'année ;
- l'autre opportuniste, par essence conjoncturelle, qui expliquerait l'adaptation de l'effort aux variations des taux de capture en poids ou en valeur nette, et aux coûts d'exploitation.

Ces deux composantes agissent à des échelles distinctes, l'opportunisme se plaçant surtout à mon sens, au niveau de l'opération de pêche ou de la sortie. Changer de métier au cours de l'année constitue en général une adaptation intégrée aux habitudes, dans la mesure où elle est liée aux variations –assez prévisibles– de la distribution spatio-saisonnière des ressources. L'opportunisme traduit une réaction à des fluctuations imprévues, considérées comme aléatoires, de la ressource et du marché, qui permet d'atténuer la variabilité du revenu (Wilson et al. 1991). En l'absence de fluctuations, un comportement spécialiste serait optimal (McKelvey 1983).

La possibilité d'opportunisme dépend énormément de la flexibilité de la pêcherie : le pêcheur peut-il changer d'engin, de lieu de pêche, et/ou d'espèce-cible ? Peut-il faire ces changements en cours de sortie, d'une sortie à l'autre ? Cette possibilité est donc liée à la structure de l'activité de pêche.

Dans l'optique d'une modélisation de pêcherie visant à explorer l'impact de règles de gestion, ce chapitre soulève plusieurs questions :

- comment passer des résultats de typologie à un modèle de dynamique de pêcherie, i.e. quelle démarche adopter pour glisser des analyses descriptives au modèle, quel critère de sélection de modèle choisir ? Cette question est analogue à celle qui s'est posée pour la modélisation de la dynamique des ressources (cf. Chap. I) ;
- quelle représentation adopter pour la dynamique de l'effort ? comment faire coexister une structure observable de l'activité de pêche, mais conduisant à un modèle statique de l'effort de pêche, avec une dynamique intrinsèque qui reflèterait l'adaptation à court terme de l'effort de pêche à une conjoncture fluctuante ? où placer la limite entre ces deux composantes de l'effort de pêche ? en particulier, comment modéliser l'adaptation du pêcheur à une mesure de gestion : à partir de règles de décision, ou par une équation fonctionnelle de la dynamique de l'effort ?

Au cours de cette réflexion, il faut garder à l'esprit les objectifs du modèle. Pour qu'il reste un outil d'exploration, des degrés de liberté doivent être gardés : si toute la dynamique est en boucle fermée, le pouvoir exploratoire se réduit. A l'inverse, si rien n'est modélisé, la combinatoire des scénarii à simuler explose. Reste à trouver un moyen terme satisfaisant. Cette réflexion sera nécessaire dans le développement d'un simulateur de dynamique de pêcherie (§ IV.4). Avant de passer à ce chapitre, je vais brièvement évoquer les conséquences de la répartition spatio-temporelle de l'effort de pêche pour l'évaluation des stocks, i.e. l'estimation de l'abondance des populations exploitées et de la mortalité par pêche qu'elles subissent.

III.3. Les conséquences pour l'évaluation des stocks.

III.3.1. La relation entre effort de pêche et mortalité par pêche.

Les données de capture et d'effort, qu'elles soient scientifiques ou commerciales, constituent la principale source d'information pour évaluer l'état des ressources, i.e. pour estimer l'abondance des populations sous-jacentes. Dans ce but, la détermination de la relation entre capture et abondance est primordiale. Celle-ci peut être obtenue en considérant un modèle statistique « capture-effort » (Seber 1989, chap.8). Ce modèle de base suppose que la capture C résultant d'un effort déployé E est proportionnelle à l'abondance locale de la population, moyennant certaines hypothèses, à savoir :

- la population est fermée, ne subissant d'autre diminution que celles dues à la pêche et à la mortalité naturelle;
- le processus de comptage associé à la pêche est un processus de Poisson, i.e.
 - la probabilité qu'un individu soit capturé par un effort élémentaire dE s'écrit $q dE$, q étant le coefficient de capturabilité ;
 - les échantillonnages successifs, s'il y en a, sont indépendants ;
- le processus de décroissance correspondant à la mortalité naturelle est aussi poissonien et indépendant de la pêche ;
- les individus sont équicapturables et indépendants.

Dans ces conditions, la mortalité par pêche F est par définition un coefficient instantané égal à qE . La relation instantanée entre effort et mortalité par pêche est donc proportionnelle. q est la probabilité qu'un individu présent dans la population soit capturé par une unité d'effort. L'évolution de la population au temps t est donnée par :

$$dN = -(qE + M)Ndt, \text{ où } N \text{ est l'abondance de la population à } t.$$

A un instant t donné, la capture vaut $C(t) = q(t)E(t)N(t)$, et la CPUE correspondante est donc par définition proportionnelle à l'abondance, soit $CPUE(t) = q(t)N(t)$.

En pratique, on s'intéresse à des relations sur un intervalle de temps fini. La probabilité individuelle de mourir soit naturellement, soit de la pêche, pendant un intervalle de temps fini Δt vaut $\exp(-(qE + M)\Delta t)$ si F et M sont constants. Sur un intervalle de temps fini $[0, t]$ et dans les mêmes conditions, l'abondance de la population suit le modèle de décroissance exponentielle :

$$(III.1) \quad N(t) = N(0)\exp(-(F + M)t)$$

De même, si F et M sont constants, la probabilité individuelle de capture par E unités d'effort entre 0 et t est alors $\Pr(\text{capture dans } [0, t] | \text{mourir dans } [0, t]) \times \Pr(\text{mourir dans } [0, t])$, soit :

$$(III.2) \quad \Pr(\text{capture par effort } E \text{ dans } [0, t]) = \frac{F}{F + M} \times (1 - \exp(-(F + M)t))$$

On retrouve ici la classique équation des captures de Baranov.

Mais si F n'est pas constant (pour simplifier, on supposera dorénavant que M l'est), ces relations ne tiennent pas sur $[0, t]$.

En effet, en toute rigueur, les espérances des abondances et des captures sur $[0, t]$ sont :

$$(III.3) \quad \begin{cases} \text{Esp}(N(t)|N(0)) = N(0)\exp(-(\tilde{F}(t) + Mt)), \text{ avec } \tilde{F}(t) = \int_0^t q(\tau)E(\tau)d\tau \\ \text{Esp}(C(t)) = \int_0^t q(\tau)E(\tau)N(\tau)d\tau \end{cases},$$

où l'espérance est notée *Esp* pour éviter la confusion avec l'effort de pêche. Une dérivation analogue avait été faite par Chapman (1961).

L'effort et la mortalité par pêche moyens sur $[0, t]$ sont définis par :

$$(III.4) \quad \begin{cases} \bar{F}(t) = \frac{\tilde{F}(t)}{t} = \frac{1}{t} \int_0^t q(\tau)E(\tau)d\tau \\ \bar{E}(t) = \frac{1}{t} \int_0^t E(\tau)d\tau \end{cases}$$

On en déduit la relation entre effort et mortalité par pêche moyens sur $[0, t]$:

$$(III.5) \quad \bar{F}(t) = \frac{\int_0^t q(\tau)E(\tau)d\tau}{\int_0^t E(\tau)d\tau} \bar{E}(t),$$

qui correspond à **une relation de proportionnalité si et seulement si q est constant dans $[0, t]$** .

On note au passage que cette écriture présuppose un effort exprimé en quantité d'engins ou en nombre de bateaux. Si l'effort est une durée de pêche (cas des arts traînants : chalut, drague, etc...), E doit être exprimé en durée de pêche par intervalle de temps $[0, t]$. En effet, une durée de pêche E **correspondant à un nombre d'engins et de bateaux constants** est équivalente en mortalité par pêche à une intensité de pêche constante E/t appliquée entre 0 et t . Cependant, la capturabilité pouvant varier au cours de l'intervalle, il faut distinguer la période où s'applique l'effort ($[0, E]$ par ex.) du reste de l'intervalle de temps. La mortalité par pêche moyenne sur $[0, t]$ s'exprime alors par :

$$(III.6) \quad \bar{F}(t) = \frac{E}{t} \left(\frac{1}{E} \int_0^E q(\tau)d\tau \right),$$

qui, là encore, correspond à **une relation de proportionnalité si et seulement si q est constant dans $[0, E]$** .

Cependant, on peut écrire :

$$(III.7) \quad \bar{F}(t) = \bar{q}_{[0,E]} \frac{E}{t},$$

où E est le temps de pêche et $\bar{q}_{[0,E]} = \frac{1}{E} \int_0^E q(\tau)d\tau$ est la capturabilité moyenne sur $[0, E]$.

On note que la mortalité par pêche moyenne sur $[0, t]$ est la même quelque soit le moment où la pêche a lieu entre 0 et t (si $\bar{q}_{[0,E]}$ est égal à $\bar{q}_{[0,t]}$). Par contre, les captures sont différentes en raison

de la mortalité naturelle qui s'exerce tout au long de l'intervalle de temps²¹.

La **relation entre CPUE et abondance** peut se dériver de manière similaire. Soit

$\bar{N}(t) = \frac{1}{t} \int_0^t N(\tau) d\tau$, l'abondance moyenne du stock sur l'intervalle $[0, t]$ (cette définition est

couramment utilisée quand E et q sont constants ; d'autres définitions sont possibles, par ex. $(Esp(N(t) + N(0)))/2$ ou $Esp(N(t/2))/2$). La relation instantanée $CPUE(t) = q(t)N(t)$ peut s'intégrer sur $[0, t]$, auquel cas la CPUE moyenne est proportionnelle à l'abondance moyenne, **si et seulement si q est constant**. Mais souvent, l'abondance est estimée d'après une CPUE exprimée comme le rapport de l'effort aux captures (estimateur rapport), ces derniers étant intégrés sur l'intervalle $[0, t]$:

$$(III.8) \quad CPUE_{moyenne}(t) = \frac{Esp(C(t))}{\int_0^t E(\tau) d\tau} = \frac{\int_0^t q(\tau)N(\tau)E(\tau) d\tau}{\int_0^t E(\tau) d\tau}$$

cette CPUE est proportionnelle à $\bar{N}(t)$ **si et seulement si q et E sont constants sur $[0, t]$** .

Dans le cas d'un effort en temps de pêche, il faut à nouveau distinguer la période où s'applique l'effort ($[0, E]$ par ex.) du reste de l'intervalle de temps. La CPUE moyenne s'écrit :

$$(III.9) \quad CPUE_{moyenne}(t) = \frac{Esp(C(t))}{E} = \frac{\int_0^E q(\tau)N(\tau) d\tau}{\int_0^E d\tau} = \frac{1}{E} \int_0^E q(\tau)N(\tau) d\tau,$$

qui est proportionnelle à $\bar{N}(t)$ **si et seulement si q est constante sur $[0, E]$** , l'effort étant supposé correspondre à une **intensité de pêche constante sur le même intervalle**. Dans les deux cas, les mêmes hypothèses sont donc requises pour obtenir la proportionnalité entre CPUE moyenne et abondance moyenne. On note que, contrairement à la relation entre mortalité par pêche et effort de pêche (équation (III.7)), on ne peut écrire une relation de proportionnalité entre CPUE moyenne, abondance moyenne et capturabilité moyenne.

La principale question qui se pose est donc celle de l'intégration au cours du temps des relations entre CPUE et abondance (équations III.7 et III.8). Cette question est rendue encore plus complexe par les hétérogénéités spatiales qui viennent en contradiction avec l'hypothèse initiale d'équicapturabilité des individus. La plupart des modèles d'évaluation en halieutique intègrent les équations de survie et de capture sur un intervalle de temps annuel, en supposant que F et M sont constants et uniformes sur l'aire de distribution du stock. Ceci n'est valide que si ces coefficients peuvent représenter une valeur moyenne annuelle qui ne fausse pas l'évaluation globale²², ce qui équivaut alors à la mortalité par pêche globale effective de Beverton & Holt 1957, p. 148).

III.3.2. Causes d'écart à la proportionnalité et solutions apportées.

Les causes potentielles en sont diverses²³ : comportement de la ressource vis-à-vis de l'engin de pêche (Godo 1990), effets de saturation, de temps de manipulation ou de compétition dus à l'engin (Murphy 1960 ; Rothschild 1977 ; Peterman & Steer 1981 ; Deriso & Parma 1987 ; Prince 1992),

²¹ voir le modèle du § II.4 par exemple, équation II.11.

²² $\bar{F}(t)/t$ par exemple

²³ voir aussi Gulland (1955), Paloheimo & Dickie (1964), ou Rothschild (1977)

variation de l'efficacité de pêche et distributions spatiales hétérogènes et évolutives des populations et de l'effort de pêche. C'est évidemment ce dernier aspect qui nous préoccupe ici et qui se rapporte exclusivement aux captures commerciales.

Du fait que la population est fermée dans le modèle « capture-effort », la capturabilité est inversement proportionnelle à la surface occupée par une abondance donnée (Paloheimo & Dickie 1964, voir aussi § II.3). Les expansions ou contractions de l'aire géographique occupée par un stock sont donc une source de variation temporelle dans la capturabilité. Ce problème a été mis en évidence ou étudié par plusieurs auteurs (Winters & Wheelers 1985; McCall 1990 ; Gordo & Hightower 1991 ; Rose & Leggett 1991 ; Swain & Sinclair 1994 ; Gauthiez 1997 ; Rose & Kulka 1999). Les schémas de dispersion et d'agrégation des poissons à l'échelle de l'année induisent également des changements de capturabilité. La CPUE globale devient alors un piètre indicateur de l'abondance, et à la limite non corrélé avec cette dernière (Clark & Mangel 1979). Ces auteurs illustrent par un modèle théorique les effets potentiellement catastrophiques de l'agrégation des poissons sur la pêcherie si l'évaluation du stock ignore les variations de la capturabilité. Gauthiez (1997, pp. 134-141) explore la relation entre CPUE globale et abondance en fonction de différentes distributions de la ressource et de l'effort par rapport à la ressource.

En effet, l'hétérogénéité spatiale de la ressource n'est pas un problème en soi pour estimer l'abondance moyenne à partir d'une CPUE globale²⁴, c'est sa conjonction avec la distribution de l'effort de pêche qui en résulte. Par analogie avec la théorie de l'échantillonnage, ceci revient à une allocation d'effort dépendant de la variable à mesurer, ce qui est une source de biais si l'on cherche à estimer la moyenne de la variable en question.

Diverses solutions ont été proposées pour en pallier les conséquences sur l'estimation de l'abondance. Bannerot & Austin (1983) suggèrent un indice dépendant de la fréquence observée des CPUE nulles, qui s'est avéré être l'indice le moins biaisé parmi ceux envisagés dans leur étude. Richards & Schnute (1986) présentent un modèle plus général de la CPUE en fonction de l'abondance, et l'appliquent à des données de capture, d'effort et de comptages visuels. Reed & Simons (1996) dérivent un modèle stochastique d'un processus de capture avec contagion censé représenter l'agrégation de la ressource et de l'effort, et estiment l'abondance de la population à partir de deux jeux de données. En référence à la distribution idéale libre, Gillis & Peterman (1998) proposent d'utiliser la proportion de l'effort de pêche alloué à une zone donnée comme indice d'abondance local, dans le cas d'interférence entre unités de pêche. Une autre idée est de décomposer le temps et l'aire de distribution de la population en segments sur lesquels la capturabilité et l'effort de pêche sont constants et uniformes²⁵, puis de faire la moyenne des densités calculées par segment spatio-temporel. Cette approche a donné lieu à la construction d'indices d'abondance basés sur des moyennes pondérées des captures et des efforts (Gulland 1955, p. 30 ; Beverton & Holt 1957, p. 150 ; Quinn II et al. 1982), qui s'affranchissent partiellement ou totalement de ce problème. L'idée de segmenter le temps et l'espace conduit aussi au développement de modèles explicitement spatio-temporels (voir par ex. §II.2). Caddy (1975) et Prince (1992) décrivent la dynamique de populations sédentaires exploitées par des pêcheurs qui recherchent les zones de forte abondance (cf. annexe III). Du fait que l'effort se concentre sur les biomasses élevées, la relation entre CPUE et abondance n'est plus linéaire. En conséquence, dans le modèle de Caddy, le rendement équilibré diminue plus vite en fonction de l'effort que celui prédit par un modèle non spatial. Ceci est d'autant plus vrai que la distribution des animaux est agrégée. Prince montre que pour de fortes abondances, l'écart à la nonlinéarité est surtout dû au temps de manipulation. Aux faibles abondances, la capturabilité apparaît nettement plus dépendante de l'abondance et de l'effort, car le comportement agrégatif de la population est plus marqué. La nonlinéarité entre CPUE et abondance est donc la résultante de l'agrégation dépendant de la densité, et de la concentration des plongeurs sur les agrégats. Avec un modèle spatialement explicite, Maury (1998) trouve également des relations non linéaires entre CPUE et abondance. Encore une fois, c'est

²⁴ elle vient cependant en affecter la variance

²⁵ l'hypothèse d'une répartition au hasard de l'effort est suffisante

la conjonction de l'allocation spatiale de l'effort de pêche et de l'hétérogénéité spatiale de la population qui cause cette non linéarité. Ces relations sont différentes selon la flottille, reflétant les comportements (coopération ou pas) et la pratique de pêche de la flottille (classes d'âge recherchées, rares ou abondantes).

Une évaluation juste de la relation entre CPUE et abondance requiert donc la prise en considération des distributions spatiales de la ressource et de l'exploitation. Pour cette dernière, les données d'effort de pêche fournissent une image assez juste, même si elle peut manquer de précision, de la distribution. En ce qui concerne la ressource, si les captures commerciales présentent l'inconvénient de dépendre de l'effort de pêche pour leur localisation, il est possible de tirer parti d'autres informations pour en estimer la distribution, par ex. des données de capture scientifique ou d'autres variables explicatives. On peut alors en déduire des indices d'abondances globaux moins biaisés.

III.3.3. Construction d'un indice d'abondance global.

On propose ici un indice d'abondance global, obtenu à partir de données scientifiques et commerciales, qui s'affranchit de la dépendance de la distribution spatiale de l'effort par rapport à la ressource. Le principe a déjà été mentionné plus haut dans ce paragraphe : **il s'agit de subdiviser l'aire de distribution de la population en segments sur lesquels l'effort et la capturabilité peuvent être supposés uniformes.** Seuls les aspects spatiaux sont considérés, mais une extension temporelle est envisagée en conclusion. On explore aussi les conséquences de la résolution spatiale des données commerciales sur la qualité de l'indice d'abondance (Parma & Pelletier 2001). A cet effet, le modèle statistique de combinaison d'information du § I.3. est repris pour évaluer la distribution de probabilité a posteriori de l'abondance sur une grille de cellules.

En ce qui concerne la résolution spatiale, 7 cas de figure sont construits en groupant les cellules de la grille initiale selon des blocs carrés de taille croissante :

	Taille du bloc (m.n.)	Distance entre cellules/blocs (min/max)		Nombre de blocs
Grille initiale	4	4		850
4X4	16	8.3	246.6	71
5X5	20	10.2	234.9	50
7X7	28	7.9	226.4	30
10X10	40	23.9	218.7	16
Aires statistiques	-	-	-	4
1 bloc	-	-	-	1

On notera que la moins bonne résolution spatiale, dite « 1 bloc », ne revient pas à ignorer complètement les distributions spatiales : la distribution a priori reste définie sur une grille spatiale, mais elle est intégrée dans la distribution a posteriori. Dans ce cas de figure, l'équation multidimensionnelle (I.17) du § I.3.1. se simplifie en :

$$(III.10) \quad \begin{cases} E(\bar{S} | \mathbf{Z}_g, \bar{Y}) = \frac{v}{\sigma^2 + v} E(\bar{S} | \mathbf{Z}_g) + \frac{\sigma^2}{\sigma^2 + v} \bar{Y} \\ \text{cov}(\bar{S} | \mathbf{Z}_g, \bar{Y}) = \sigma^2 \left(1 - \frac{\sigma^2}{\sigma^2 + v} \right) \end{cases}$$

où σ^2 est la variance a priori du processus moyen sur un seul bloc (i.e. la variance globale du krigeage), et v est la variance des CPUE commerciales. Cette formule équivaut à une moyenne

pondérée par les variances, de l'estimation globale issue du krigeage $E(\bar{S}|\mathbf{Z}_g)$ (et non de la CPUE scientifique moyenne) et de la CPUE commerciale moyenne \bar{Y} . La formule de la variance met en évidence simplement le gain de précision apporté par la prise en compte des données commerciales (analogue du gain de Kalman).

L'indice global est calculé comme la moyenne (spatiale) des abondances par blocs. L'espérance et la variance de cet indice se déduisent des deux premiers moments de la distribution a posteriori de l'abondance (voir équation (I.17) au § I.3.1.) :

$$(III.11) \quad \begin{cases} I = \frac{1}{B} Nb' E(\bar{S}_B | \mathbf{Z}_g, \bar{Y}_b) \\ V(I) = \frac{1}{B} Nb' \text{cov}(\bar{S}_B | \mathbf{Z}_g, \bar{Y}_b) Nb \end{cases}$$

où B est le nombre de blocs, Nb un vecteur de longueur B contenant le nombre de cellules pour chaque bloc²⁶.

Les indices usuels en halieutique sont d'une part la moyenne arithmétique des données scientifiques, et d'autre part la moyenne des données commerciales calculée selon un estimateur rapport (Cochran 1977) :

$$(III.12) \quad I_{com}^{ratio} = \frac{\sum_{logbooks} C_i}{\sum_{logbooks} E_i},$$

La variance de cet estimateur est calculée d'après l'estimateur proposé par Cochran p.33.

Résultats sur les données réelles. Appliquée aux données réelles de flétan du Pacifique considérées à différentes résolutions spatiales, on obtient des indices qui peuvent être comparés aux indices « classiques » (Tableau III.3). Les indices basés sur les seules données scientifiques sont proches en moyenne, mais leurs variances sont sensiblement différentes. Ceci vient du fait que la variance de l'estimateur du krigeage est la variance d'une erreur de prédiction qui suppose que le processus est aléatoire et l'échantillonnage est fixe, tandis que la variance d'échantillonnage est basée sur l'hypothèse d'un processus fixe et d'un échantillon aléatoire. En l'absence de corrélation spatiale ou pour une sélection aléatoire des stations, les deux variances devraient coïncider. Le résultat obtenu s'explique par le fait que la corrélation spatiale est grande comparée à la dimension totale de la grille de prédiction (voir par ex. Petitgas 1999). La CPUE commerciale moyenne est nettement plus élevée que les autres indices comme on pourrait s'y attendre si l'effort se concentre sur les zones de forte abondance. La moyenne pondérée des CPUE globales commerciale et scientifique atténue cette différence (résolution « 1 bloc »), mais cet indice est supérieur d'environ 20% en moyenne aux indices des meilleures résolutions (grille initiale et blocs 4X4). La combinaison des CPUE locales donne un indice plus proche en espérance de l'indice scientifique, logiquement supposé nonbiaisé, mais l'écart entre ces deux indices augmente lorsque la résolution spatiale se dégrade. L'intérêt de combiner les informations est flagrant si l'on examine le gain de variance apporté par la prise en compte des données commerciales, la variance étant divisée par 10 dans le meilleur des cas. La faible variance de I_{com}^{ratio} par rapport aux indices issus des seules données scientifiques s'explique non par la faible variabilité des CPUE, mais par le grand nombre de données (570). On constate également que la variance augmente lorsque la résolution spatiale se dégrade. En effet, dans ce cas,

²⁶ la subdivision en blocs de n cellules pour la même grille (voir figure I.11 du § I.3.2) implique que certains blocs n'ont pas n cellules, notamment au bord de la grille.

la variance d'observation des CPUE commerciales (terme V_b dans l'équation (I.17)) est augmentée d'un terme lié à la variance du processus à l'intérieur de chaque bloc (voir calcul des CPUE par bloc (V^{DISP}) dans annexe VI). Cette augmentation vient diminuer le gain de variance dans la distribution a posteriori (2^{ème} terme de l'équation (I.17)).

	Indice global	Variance
Moyenne des données scientifiques	345.3	530.3
Moyenne des données commerciales (I_{com}^{ratio})	469.5	193.2
Indice global a priori (moyenne des estimations krigées)	345.1	262.3
Indice global a posteriori - grille initiale	337.4	39.6
Indice global a posteriori – blocs de 4x4 cellules	345.5	56.6
Indice global a posteriori – blocs de 5x5 cellules	370.9	63.7
Indice global a posteriori – blocs de 7x7 cellules	375.2	76.5
Indice global a posteriori – blocs de 10x10 cellules	381.1	89.5
Indice global a posteriori – Aires statistiques	402.5	98.
Indice global a posteriori – un seul bloc	408.0	98.7

Tableau III.3. Comparaison des indices globaux.

Ces résultats corroborent l'idée que *la concentration de l'effort sur les abondances fortes constitue un problème pour l'utilisation des CPUE commerciales comme indices d'abondance*. Cependant, les données réelles ne permettent pas de mettre en évidence le biais des différents estimateurs, de plus les résultats sont conditionnels à l'abondance qui prévalait cette année-là. Des simulations ont été réalisées pour s'affranchir de ces limitations et généraliser nos résultats.

Exploration de la qualité des indices à l'aide de simulations. Le protocole des simulations, détaillé en annexe VI, comprend plusieurs volets :

- la simulation de réalisations de l'abondance ;
- la sélection des cellules sur la grille censée représenter l'allocation de l'effort de pêche ;
- le calcul à partir des CPUE individuelles simulées de la CPUE moyenne à la résolution spatiale souhaitée ;
- le calcul des moments de la distribution a posteriori de l'abondance.

La distribution étant gaussienne, elle est entièrement décrite par son espérance et sa matrice de covariance. L'espérance peut être représentée sous forme de carte, ainsi que la diagonale de la matrice de covariance. En résumé, le krigeage fournit la première distribution a posteriori de l'abondance. Cette distribution est utilisée pour générer une réalisation du processus d'abondance. Pour ce qui est de l'effort de pêche, trois comportements sont envisagés : une allocation aléatoire, et des concentrations intermédiaire et forte sur les abondances élevées. Pour chaque comportement, 570 cellules sont tirées suivant les probabilités de sélection calculées (voir annexe VI). La CPUE est la valeur de la réalisation à laquelle on ajoute une erreur d'observation. Pour chaque résolution spatiale, les CPUE moyennes par cellule/bloc sont ensuite calculées, ainsi que la variance d'observation correspondante qui est nécessaire pour l'obtention de la distribution a posteriori.

Le protocole général des simulations est le suivant :

Etape	Paramètres
générer R réalisations du processus d'abondance ;	$R = 100$
pour chaque réalisation r ,	
pour chaque résolution spatiale b ,	$B = 7$
pour chaque type d'allocation d'effort a ,	$A = 3$
générer s jeux de CPUE commerciales différenciées par les cellules/blocs choisis ;	$S = 100$
pour chaque jeu de CPUE s ,	$n = 570$
-calculer la distribution a posteriori de l'abondance ;	
-calculer l'indice global correspondant I_{rba}	

Les tableaux III.4 et III.5 présentent les résultats moyens sur les réalisations du processus d'abondance et les échantillons. Ces moyennes ont été calculées comme suit :

$$(III.13) \quad \begin{cases} \bar{I}_{ba} = \frac{1}{SR} \sum_{s=1}^{100} \sum_{r=1}^{100} I_{rba} \\ V(\bar{I}_{ba}) = \frac{1}{SR} \sum_{s=1}^{100} \sum_{r=1}^{100} V(I_{rba}) \end{cases}$$

où les indices correspondent au tableau du protocole de simulation plus haut.

La comparaison des espérances a posteriori (Tableau III.4) illustre l'influence de l'allocation spatiale de l'effort sur le biais de l'indice d'abondance. Ce biais est toujours positif, c'est à dire qu'on *surestime toujours l'abondance réelle*. Il n'est négligeable que lorsque l'effort est alloué aléatoirement²⁷. Pour des allocations préférentielles, le biais augmente fortement lorsque la résolution spatiale se dégrade, mais même avec une bonne résolution spatiale, un certain biais persiste, de l'ordre de 15%, contre 51% pour la moins bonne résolution spatiale. Ce biais résiduel (qui est plus une erreur qu'un biais) n'est pas dû à la troncature des réalisations aux valeurs positives, mais à la procédure de calcul des erreurs de mesure des CPUE simulées. Bien que l'erreur d'observation de chaque CPUE individuelle ait la même variance $\sigma_{\varepsilon_Y}^2$, et ce indépendamment de la réalisation, la variance de l'erreur d'observation de la CPUE moyenne par cellule ou par bloc est

$$V(\bar{Y}_i) = \frac{V_{rai}^{DISP}(\bar{Y}_i) + \sigma_{\varepsilon_Y}^2}{n_i}, \text{ où } V_{rai}^{DISP}(\bar{Y}_i) \text{ est la variance de dispersion du processus dans le bloc et } n_i$$

est le nombre de CPUE dans le bloc (voir annexe VI). Cette variance se trouve être plus grande lorsque la résolution spatiale se dégrade ($V_{rai}^{DISP}(\bar{Y}_i)$ augmente), et lorsque l'abondance est faible (du fait de l'allocation préférentielle, les CPUE sont moins nombreuses dans le bloc et donc n_i diminue). Les CPUE inférieures à la moyenne du processus se trouvent ainsi affectées d'une plus grande variance, et donc d'un poids moindre dans les mises à jour, ce qui se traduit par un « biais » positif de l'indice a posteriori. Des simulations complètes modifiant le mode de calcul de l'erreur de mesure des CPUE pour s'affranchir de cet inconvénient doivent être réalisées.

²⁷ il devrait être nul, mais la troncature aux valeurs positives des réalisations du processus (annexe VI) fait que la moyenne des CPUE simulées est légèrement supérieure à l'espérance du processus.

	Allocation de l'effort de pêche		
	Aléatoire	Préférence moyenne	Préférence forte
Distribution a priori	344.1	344.1	344.1
Moyenne des CPUE simulées	349.8	465.3	564.9
Résolution spatiale			
Grille initiale	348.6	375.9	400.9
4X4	347.9	389.6	431.1
5X5	347.8	391.7	435.5
7X7	348.3	398.5	449.8
10X10	347.9	404.4	461.8
Aire statistique	348.1	420.3	497.4
1 bloc	348.2	438.4	527.5

Tableau III.4. Indices globaux moyens obtenus par simulations. La moyenne des réalisations est 349 du fait de l'exclusion des valeurs négatives.

En ce qui concerne la variance, le gain de précision apporté par l'intégration des données commerciales est évident (Tableau III.5). L'allocation préférentielle de l'effort contribue à diminuer la variance des CPUE simulées ; en effet, sont sélectionnées des cellules avec des abondances fortes, donc qui « ressemblent plus ». On pourrait s'attendre à ce que ceci résulte en une variance moindre pour l'indice global a posteriori, il n'en est rien, sauf à considérer 1 seul bloc. Dans cette procédure, *on ne retrouve pas le compromis habituel entre biais et variance du fait que les poids des CPUE dans l'estimateur de l'espérance a posteriori sont directement liés aux variances des données*.

La procédure proposée n'est pas équivalente à kriger toutes les données ensemble, du fait que le krigeage ordinaire estime μ en même temps que les abondances locales. Dans notre approche, la distribution de μ n'est pas mise à jour avec les données commerciales, ce qui est peut-être préférable compte tenu de l'allocation préférentielle de l'effort.

	Allocation de l'effort de pêche		
	Aléatoire	Préférence moyenne	Préférence forte
Distribution a priori	262.3	262.3	262.3
Moyenne des CPUE simulées	74.4	61.2	43.8
Résolution spatiale			
Grille initiale	32.2	44.1	82.4
4X4	40.5	45.8	66.7
5X5	41.8	46.3	64.6
	45.8	47.7	58.8
10X10	49.1	49.3	56.6
Aire statistique	57.8	55.4	50.1
1 bloc	67.3	58.1	44.3

Tableau III.5. Variances des indices globaux obtenus par simulations.

III.3.4. Conclusion.

On propose un indice global d'abondance qui combine les données scientifiques et commerciales à un niveau local, selon l'approche bayésienne déjà décrite au § I.3. L'indice est obtenu en moyennant les estimateurs a posteriori de l'abondance locale. ***L'indice et sa variance prennent en compte la corrélation spatiale du processus, et l'erreur d'observation sur les deux types de données.*** La démarche est adaptable à différentes résolutions spatiales des données commerciales, ce qui facilite l'intégration de données collectées à différentes échelles. En pratique, ceci signifie que, si pour une année donnée, certains logbooks comportent la mention assez précise du lieu de pêche et d'autres non, il est possible d'intégrer toutes les informations, dans des mises à jour successives de la distribution a posteriori.

Les simulations montrent que ***l'allocation préférentielle de l'effort est le facteur de biais prépondérant*** et que dans ce cas :

- la CPUE scientifique moyenne est l'indice d'abondance présentant la plus grande variance ;
- la CPUE commerciale moyenne même pondérée par les efforts de pêche est l'indice d'abondance le plus biaisé ;
- les indices d'abondance issus de la procédure bayésienne de combinaison des informations sont à la fois moins biaisés et plus précis.

Cette procédure d'estimation de l'abondance réduit considérablement le biais dû à l'allocation préférentielle de l'effort de pêche, mais ce biais augmente sensiblement à mesure que la résolution spatiale se dégrade. Un biais résiduel non négligeable a été mis en évidence, qui semble dû à la procédure de simulation, mais ne remet pas en question les résultats précédents. Des simulations supplémentaires vont être réalisées pour explorer cette question, notamment en fonction de la corrélation spatiale.

L'interprétation de ces résultats en terme de biais et de variance n'est pas aisée, du fait des différentes variances en jeu (variance d'observation, variance du processus, variance de dispersion), des corrélations spatiales, et des pondérations des données qui sont directement liées aux variances. Ainsi, ne retrouve-t-on pas un compromis entre biais et variance, l'indice proposé étant à la fois moins biaisé et plus précis.

En termes d'estimation de stock, ces résultats attirent deux remarques. Premièrement, la quantification du biais en fonction de la dégradation de la résolution spatiale et de la préférence de l'effort de pêche montre que, ***plus l'effort cible les fortes abondances, plus la CPUE commerciale globale surestime l'abondance.*** Ceci va à l'encontre des idées intuitives appliquées dans les pêcheries multispécifiques pour les évaluations des stocks. En effet, l'indice d'abondance utilisé pour la calibration des VPA (analyses de populations virtuelles) est en général construit à partir de la flottille (ou du métier) qui cible le plus le stock. Si la distribution spatiale de ce stock est uniforme est assez homogène sur la zone de la pêcherie, cela ne pose pas de problème. Par contre, en cas d'hétérogénéité de cette distribution, les simulations montrent que cet indice, s'il reste le plus précis, est ***celui qui surestime le plus l'abondance réelle. Rien ne garantit que ce biais soit constant d'année en année***, étant données les variations d'abondance et d'effort de pêche. L'utilisation de cet indice dans les évaluations de stock est donc risquée. Deuxièmement et en conséquence de ce qui vient d'être indiqué, il apparaît que l'utilisation de procédures spatialement explicites pour l'estimation d'indices d'abondance permettrait d'en améliorer substantiellement la qualité. Toutefois, ceci nécessite des données commerciales précisément géoréférencées, ce qui passe par ex. par le relevé de la position de chaque opération de pêche dans les logbooks.

Chapitre IV.

Le contrôle de l'effort de pêche par des zones marines protégées.

Introduction.

L'Union Internationale pour la Conservation de la Nature et des Ressources Naturelles (IUCN)¹ définit une **Zone Marine Protégée (ZMP)** comme « tout domaine intertidal ou subtidal -avec la couche d'eau qui le recouvre, la flore et la faune associées, et ses caractéristiques historiques et culturelles- qui a été réservé, réglementairement ou par d'autres moyens, pour protéger tout ou partie de l'environnement qu'il délimite » (Résolution 17.38 de l'Assemblée Générale de 1988 dans Kelleher & Kenchington 1992). Dans la littérature, les termes de « réserve marine », « zone marine protégée », voire de « refuge » ou de « sanctuaire »² sont employés de manière assez vague, néanmoins ils sous-entendent le plus souvent une protection totale vis-à-vis de la pêche. A l'inverse, un « parc » peut correspondre à différents degrés de protection. **Dans la suite de ce travail, nous appellerons « réserve marine » une zone de protection totale, et « zone marine protégée » une zone de protection partielle (voire totale).** La protection partielle doit s'entendre dans un sens assez large, qui peut aller de l'interdiction de toute pêche pendant une période donnée, à des restrictions apportées aux modalités de l'exploitation (interdiction de certains engins, d'exploiter certaines espèces, limitation d'effort...) ou dépendant des pêcheries (commerciale, récréative, vivrière...). La protection peut aussi contraindre d'autres activités humaines : aquaculture, agriculture, urbanisme, tourisme, recherche... Le degré et le type de protection dépendent des objectifs de gestion. Si l'objectif prioritaire est la protection de l'écosystème, la protection sera probablement une interdiction permanente de la zone à toute exploitation par l'homme (pêche, mais éventuellement aussi d'autres activités). Si des objectifs de maintien d'une activité humaine liée à cet écosystème, comme la pêche, viennent s'y ajouter, la protection peut prendre la forme d'interdictions partielles, que ce soit vis-à-vis de certaines activités, de certaines époques de l'année, ou de zones plus restreintes, mais interdites en permanence.

Les ZMP, et encore plus les réserves, constituent une **mesure de conservation par excellence**, puisqu'il s'agit de soustraire, même temporairement, une partie de l'écosystème à l'influence de l'homme, dans l'espoir que les populations se régénèrent. L'existence de refuges naturels dans des zones difficiles d'accès a d'ailleurs certainement contribué à maintenir nombre de ressources exploitées, mais ces refuges sont de plus en plus menacés par le perfectionnement des techniques de pêche et l'intensification de l'effort de pêche, comme en témoigne l'exploitation actuelle de ressources très peu accessibles.

¹ Emanation du Programme Environnement de l'ONU

² Dans la littérature anglo-saxonne, il est question de marine protected areas (MPA), parks, reserves, no-take zones, harvest refugia, sanctuaries...

Ce chapitre débute par un exposé des objectifs et des avantages attendus de la mise en place de ZMP, tant au plan de la gestion qu'au plan scientifique (§ IV.1). Il se poursuit par une explication du contexte actuel de la gestion des ressources, et par un tour d'horizon des expériences de gestion par ZMP à travers le monde (§ IV.2). Le § IV.3 est consacré à l'évaluation de l'effet de ZMP à partir de données de terrain (études empiriques) ; après une revue des approches existantes, on propose une méthodologie d'analyse des données qu'on applique à une réserve du lagon de Nouméa. Dans la dernière partie (§ IV.4), on s'intéresse à l'évaluation de l'effet de ZMP à partir de modèles exploratoires de dynamique des pêcheries. Là encore, les modèles existants sont discutés (§ IV.4.1 et IV.4.2), puis on présente au § IV.4.3 un modèle mathématique de la dynamique d'une pêcherie complexe et l'outil de simulation qui lui est associé. Cet outil est destiné à évaluer les conséquences sur la dynamique de cette pêcherie de différents types de mesures de gestion y compris des ZMP.

IV.1. Objectifs et avantages attendus des ZMP

Plusieurs articles généraux sur les ZMP listent les avantages potentiels attachés à l'établissement de ZMP, et surtout de réserves marines (Allison et al. 1998 ; Bohnsack 1996 ; Lauck et al. 1998 ; McClanahan & Kaunda-Arara 1996 ; Medley et al. 1993 ; Roberts 1997 ; Roberts & Polunin 1991, 1993 ; Rowley 1994).

Roberts et al. (1991) présentent un article de synthèse sur l'efficacité des réserves marines pour la gestion des pêcheries de poissons de roche³. D'après ces auteurs, les réserves marines permettraient de :

- protéger la biomasse de géniteurs ;
- constituer une source de biomasse pour les zones environnantes, soit par dispersion des larves et des juvéniles, soit par migration de stades post-recrutés ;
- conserver la structure démographique de la population ;
- conserver une zone d'habitat non perturbé par l'activité humaine
- protéger la diversité génétique intraspécifique ;
- s'assurer contre l'échec de la gestion des pêches en dehors de la ZMP ;

avec l'avantage de besoins réduits en collecte de données⁴, d'un contrôle plus simple⁵ ; et d'une compréhension et d'une acceptation facile par le public.

Une autre liste est proposée par Lauck et al. (1998) :

- protection de la biomasse et de la structure démographique des espèces commerciales ;
- limitation des captures accessoires de juvéniles ;
- protection de la biodiversité océanique ;
- protection des stades essentiels des espèces commerciales ;
- amélioration de la productivité des ressources ;
- création d'un laboratoire naturel pour les recherches marines ;
- protection des pêcheries artisanales et vivrières ;
- contribution à l'éducation du public et encouragement à l'utilisation respectueuse de la mer.

Ces avantages ne constituent pas tous des objectifs, mais se réfèrent entre autres à des objectifs de ***conservation de la biodiversité et des écosystèmes marins***, d'une part, et d'autre part, à des objectifs de ***conservation de la pêche***, voire d'amélioration de la production.

³ traduction de « reef fisheries »

⁴ cet argument est discutable

⁵ en théorie, mais à quel coût ?

IV.1.1. Effets sur la dynamique des populations.

Les effets attendus de la mise en place d'une réserve marine peuvent être résumés comme suit :

effets dans la réserve	annulation de la perturbation par la pêche de la structure spécifique du peuplement <i>(la pêche modifie les relations entre les prédateurs et les proies en prélevant les animaux les plus grands)</i>
	annulation des effets de la pression de sélection opérée par la pêche sur les stocks <i>(en prélevant les animaux les plus grands, la pêche sélectionne les individus qui mûrent plus tôt, à une taille plus petite)</i>
	augmentation de la proportion de grands individus dans chaque population
	augmentation de l'abondance des populations
	augmentation de la reproduction due à une abondance accrue et à la relation entre fécondité et taille individuelles
	augmentation du succès de la reproduction due à la préservation de l'habitat
effets à l'extérieur de la réserve	exportation de jeunes stades par dispersion des oeufs, larves et juvéniles
	exportation de stades plus âgés par dispersion ou migration

Pour résumer, les zones fermées à la pêche devraient servir de réserve de biomasse pour le reste de la population, en un mot être une population-source pour reprendre le terme de Pulliam (1988). La structuration en métapopulation est ainsi étroitement liée à la problématique des ZMP comme on a pu l'illustrer au § II.2 grâce aux articles de Tuck & Possingham (1994) et Supriatna & Possingham (1998). Allison et al. (1998) discutent également des avantages et limitations des réserves en regard des schémas de dispersion et de la structure de métapopulation de l'espèce à protéger (voir Figure I.2, Introduction du Chap. I, pour des exemples de structures). D'emblée, les réserves apparaissent peu utiles pour des espèces dont tous les stades sont soit planctoniques soit pélagiques avec des mouvements à grande distance⁶. A contrario, la protection par instauration d'une réserve peut s'envisager pour toutes les espèces dont au moins un stade est inféodé à un certain milieu : nourricerie, site de ponte, ou site de maturation. Les espèces à faible dispersion formant des sous-populations quasi-isolées, comme les invertébrés à développement direct et à stades juvéniles planctoniques, certaines espèces de poissons vivipares peuvent, selon les auteurs cités, être facilement préservées (au sens de la préservation de quelques sous-populations) via une ou des réserves. Cependant, du fait de l'isolement des sous-populations, celles qui sont préservées ne constitueront pas des sources pour les autres. Pour les espèces à dispersion limitée au voisinage (ormeaux⁷, poissons de roche peu profonds), ces sous-populations peuvent être protégées et contribuer aux zones situées en dehors de la réserve. Lorsqu'une sous-population est une source, la réserve doit impérativement la protéger pour être efficace. Le statut de « source » peut provenir de l'hydrologie ou du climat, qui place une des sous-populations « en amont » des autres. Enfin, le dernier cas est celui de sous-populations partageant un pool larvaire commun, mais avec peu ou pas d'échanges entre elles, par ex. certains sébastes, l'oursin rouge du Pacifique Nord-Est (*Strongylocentrotus purpuratus*), ou encore la langouste de l'Ouest de l'Australie (Walters et al. 1993). Dans ce cas, les aléas climatiques peuvent avoir un impact dramatique sur la dynamique de la population (Botsford et al. 1994) et dominer l'effet « source » d'une sous-population.

⁶ Par ex. les thonidés

⁷ voir l'exemple de Shepherd & Brown (1993) plus loin

Plus généralement, les ZMP devraient protéger les frayères et d'autres zones cruciales pour la population. Mais, le degré de protection requis par chacune des composantes d'une population est largement lié à la dynamique de la ressource. La nature de l'exploitation subie par les populations doit aussi être prise en considération. Les ressources intensément exploitées durant des périodes d'agrégation sont a priori de bons candidats à la protection par une ZMP sur les sites d'agrégation (Rowley 1994).

Il est relativement intuitif d'imaginer les effets d'une ZMP ou d'une réserve sur la dynamique d'une population. Malgré tout, *des effets secondaires* peuvent apparaître à l'intérieur de la réserve, dus par ex. à des effets *dépensatoires*, ou à la modification des *relations interspécifiques* (effets trophiques en cascade, voir par ex. Pinnegar et al. 2000). Il n'est donc nullement garanti que l'écosystème retourne à son état initial, même après une longue protection. De plus, les conséquences de la combinaison des changements induits sur les dynamiques des ressources et de l'exploitation sont difficiles à appréhender, notamment dans les zones situées à l'extérieur de la ZMP. Enfin et surtout, au delà du sens qualitatif des effets, leur ordre de grandeur reste impossible à évaluer. C'est pourquoi, **le recours à des modèles est nécessaire pour arriver à prédire quantitativement les conséquences de l'établissement d'une ZMP**. Ceci sera d'autant plus indispensable pour comparer différentes **configurations spatio-temporelles** de ZMP.

Au-delà du manque de modèles, certains aspects importants de la dynamique spatiale sont encore foncièrement mal connus et devraient être approfondis pour pouvoir établir l'impact d'une ZMP. Rowley (1994) liste les mouvements journaliers, saisonniers et ontogéniques des individus, les habitats requis pour l'établissement des larves et la croissance des juvéniles et le transport larvaire. Les principales lacunes scientifiques recensées par Roberts & Polunin (1991) concernent :

- les taux de migration entre réserves et zones non protégées ;
- la quantité de recrutement fournie par les réserves ;
- les différences de productivité entre réserves et zones non protégées ;
- les modalités du transport larvaire ;
- l'impact de la pêche sur la structure et le fonctionnement des peuplements.

Des interrogations plus techniques sont suscitées par la mise en place des réserves : 1) réserve permanente ou par rotation ; 2) taille et localisation des réserves ; 3) proportion de la région concernée à protéger et nombre de réserves dans la région (dans le cas des ZMP, on peut ajouter la question « quand doit-on restreindre la pêche ? , et « à quelles activités ? »). La deuxième série de questions dépend évidemment des réponses à la première, et requiert une approche à une échelle certainement plus fine. Par exemple, si la ZMP ne contribue pas au recrutement ni aux autres stades, théoriquement, elle ne peut agir que sur la mésexploitation (growth overfishing), des ZMP tournantes peuvent alors être bénéfiques (voir plus loin le cas de l'oursin du Pacifique). De même, si la réserve n'exporte que des stades post-recrutés par émigration, des réserves nombreuses, permanentes et petites maximiseraient le transfert vers les lieux de pêche. Pour Allison et al. (1998) comme pour Botsford et al. (1999), le *faible niveau de connaissance des phénomènes hydrologiques côtiers* est le principal obstacle à la compréhension des schémas de régénération des populations à protéger. En raison de la difficulté des expériences et de la brièveté des séries temporelles d'observations, Allison et al. préconisent le recours à la modélisation : « *modeling can fill critical gaps in our knowledge that cannot be addressed experimentally or with short-term observations* ». Ces auteurs indiquent aussi la nécessité pour évaluer l'impact potentiel de ZMP, de mieux cerner les conséquences des *événements climatiques à grande échelle et de la pollution* sur les écosystèmes côtiers et les populations, ainsi que les effets *démographiques* à moyen terme des différentes stratégies d'exploitation.

IV.1.2. Gestion adaptative et laboratoire naturel.

Les ZMP peuvent être vues comme des sites d'observation des populations où nombre de connaissances pourraient être complétées, et où la réhabilitation des populations peut être étudiée. Ainsi, la comparaison entre zones interdites et zones non contrôlées, a permis de mettre en évidence le rôle des oursins et de leurs prédateurs pour la conservation de la macrofaune algale dans le Nord-Ouest de la Méditerranée (Sala et al. (1998) dans Steneck 1998). D'un point de vue plus large, les ZMP permettent de faire varier localement les taux d'exploitation, ce qui est très informatif sur les populations concernées, exactement au sens de la **gestion adaptative** prônée dans les années 1980 (Walters & Hilborn 1976, 1978). Cet aspect peut contribuer à améliorer la connaissance de la dynamique des populations exploitées, et partant, à diminuer certaines incertitudes pour l'évaluation des stocks. Cette opinion est également défendue par Allison et al. (1998) qui suggèrent d'établir des réserves sur la base de l'information existante, puis d'utiliser ces réserves comme terrain d'expérience pour compléter la connaissance des processus biologiques et écologiques des populations concernées, et dans une troisième étape d'affiner le design de ces réserves en fonction de la connaissance ainsi acquise. On pourrait élargir ce raisonnement à toute ZMP, dans la mesure où l'intérêt de la gestion adaptative est d'obtenir des informations contrastantes en réduisant les taux d'exploitation. Une manipulation de pêche expérimentale a ainsi été mise en place en 1997 et pour dix ans sur la Grande Barrière de Corail (Australie) (Davies & Mapstone 1998 ; Punt et al. 1999). Cette expérience à grande échelle consiste à étudier sur 24 récifs la réponse des populations à des changements de l'effort de pêche et évaluer l'impact de ZMP. Dans le même esprit, Lindeboom (1995) insiste sur l'urgence à développer des zones sans pêche (« no-take zones ») en mer du Nord en présentant des évaluations de la fréquence très élevée du chalutage dans la plupart de cette région, et le fait que virtuellement aucune zone de cette mer n'est épargnée par les engins de pêche traînants. Il voit ces zones comme une nécessité scientifique qui permettrait avant tout de quantifier plus facilement **l'impact de la pêche sur l'écosystème, en dissociant cet effet de ceux de la pollution et du changement climatique**. Elles permettraient notamment de conduire des expérimentations scientifiques pour le suivi de la faune benthique. Dans un plaidoyer similaire, Dayton et al. (2000) déplorent la rareté des zones totalement protégées sans lesquelles les questions relatives au **fonctionnement des écosystèmes et à leur résilience** ne peuvent être étudiées, sachant qu'il n'existe quasiment jamais de description des habitats ou peuplements originels.

IV.1.3. Approche de précaution.

L'approche de précaution ou approche précautionneuse dérive du Principe 15 de la Déclaration de Rio de 1992, défini à la Conférence des Nations Unies sur l'Environnement et le Développement. Ce principe stipule que : « *Là où il y a menace de dommages graves ou irréparables, l'absence d'une pleine certitude scientifique ne devrait pas être un prétexte pour retarder la mise en oeuvre de mesures rationnelles destinées à prévenir la dégradation de l'environnement.* » Transposée à la gestion des pêches, une approche précautionneuse est celle qui, compte tenu des incertitudes sur la dynamique du système, minimise le risque qu'un ensemble de populations disparaissent en tant que ressource (du point de vue de la gestion des pêches) ou en tant que composante du peuplement (du point de vue conservacionniste). Cette approche a été déclinée spécifiquement pour les pêcheries dans le Code de conduite pour une pêche responsable de la FAO (FAO 1995a). Une consultation technique sur l'approche de précaution pour les pêcheries a ensuite été organisée par la FAO pour préciser le Code de conduite et fournir des éléments précis pour la gestion des pêches, la recherche halieutique et la technologie des pêches (FAO 1995b).

Les ZMP sont souvent considérées comme des mesures de gestion précautionneuses, sans plus d'explications. Une raison en est sûrement le fait qu'elles protègent totalement (réserves) ou partiellement (ZMP) l'écosystème, et à qu'a priori, une ZMP ne peut avoir d'effets négatifs en termes de conservation. Ceci est probablement vrai, bien qu'il ne soit pas impossible que des effets

secondaires indésirables surviennent après instauration d'une ZMP (voir § IV.1.1). Une autre explication est que « la mise en place initiale de zones marines protégées ne requiert pas d'évaluation quantitative poussée » (Roberts & Polunin 1993). Dans un contexte où l'information est rare, et donc l'incertitude grande, c'est une mesure de gestion très attrayante et apparemment précautionneuse. Mais, l'argument de Roberts est tout aussi valable pour d'autres mesures de gestion⁸. Compte tenu de la complexité des dynamiques en jeu, il est clair que cette démarche n'est pas souhaitable pour garantir l'efficacité d'une ZMP. Mettre en place une ZMP qui ne soit pas efficace conduirait à une fausse impression de protéger les ressources, et serait *in fine* le meilleur moyen de décrédibiliser durablement l'avis scientifique.

Une réponse possible aux incertitudes qui continueront à entourer notre connaissance de la dynamique des populations consiste en une ***stratégie de dispersion des risques liés à l'exploitation*** qui diminue le risque global (stratégie de «bet-hedging»). Le moyen le plus simple de garantir une ressource contre ce risque serait d'en protéger une partie par une ZMP (Lauck et al. 1998)⁹. Parmi les incertitudes irréductibles sur la dynamique des populations et des peuplements, les fluctuations climatiques (El Niño, changement à long terme), les pollutions accidentelles, les proliférations d'espèces et les épidémies affectant les populations marines sont des processus à échelle régionale qui ne s'arrêtent pas à la frontière d'une ZMP. Les mortalités qu'ils peuvent engendrer sont de nature à annuler l'impact positif de ZMP. De même, la pression de pêche exercée en dehors d'une ZMP détermine la taille requise pour cette dernière. Le design des ZMP doit donc être adapté à la dynamique à moyen et long terme de l'écosystème régional, prendre en compte la probabilité d'événements rares mais très destructeurs pour les populations, et la ZMP doit évoluer en fonction des conditions environnantes. De plus, la mise en place d'une ZMP doit s'accompagner de mesures de protection appropriées en dehors de cette zone. Dans le cas de la pêche, on imagine sans peine que si la pêche n'est absolument pas régulée en dehors de la ZMP, cette dernière peut être inefficace pour la conservation des populations. En même temps que sont établies des ZMP, il est donc nécessaire ***d'envisager des mesures de gestion complémentaires***, afin de garantir l'efficacité de la protection (Allison et al. 1998).

IV.2. Les expériences de gestion par ZMP.

Depuis longtemps, les Zones Marines Protégées ont été utilisées pour des objectifs de conservation des ressources ou des écosystèmes. Dès le XIX^{ème} siècle, il avait été suggéré de fermer à la pêche des zones de la mer du Nord en vue de laisser les stocks se reconstruire, mais les états n'avaient pu se mettre d'accord sur la localisation et la durée des fermetures (Hardy 1959 dans Polunin & Roberts 1996). A travers le monde, il existe de nombreux exemples de gestion par ZMP. Johannes (1978) recense les différentes mesures de gestion traditionnellement employées en Océanie ; on constate que les mesures de gestion spatialisées y occupent une large place¹⁰. Les plus anciennes créations de ZMP ont eu lieu en Australie, Nouvelle-Zélande, aux Seychelles (Jennings 1999) et aux Philippines. Dans les 30 dernières années, de nombreuses réserves ont été établies de par le monde (annexe VI). Ces réserves ont été créées pour leur intérêt scientifique (« le laboratoire naturel »), pour le tourisme (par ex. la plongée), en vue de préserver l'habitat et les écosystèmes (« le patrimoine¹¹ écologique ») ou pour protéger les ressources côtières de la surexploitation. Cependant,

⁸ par ex. augmenter le maillage ou réduire le nombre de bateaux ne peut qu'avoir des effets bénéfiques sur les ressources

⁹ à l'inverse, une mesure de gestion basée sur un niveau d'exploitation unique et optimal constitue l'antithèse d'une stratégie de dispersion des risques

¹⁰ La plupart des mesures de gestion utilisées à ce jour dans les pays développés, l'ont déjà été depuis longtemps par les habitants du Pacifique, dont la survie dépendait de manière cruciale des ressources marines.

¹¹ heritage en anglais

depuis une dizaine d'années, les réserves et les ZMP en général sont de plus en plus préconisées comme instrument de gestion des ressources exploitées par la pêche, bien que les exemples concrets soient encore assez peu nombreux.

IV.2.1. Le contexte international de la protection de la nature.

La multiplication actuelle des Zones Marines Protégées n'est pas le fruit du hasard. Dès 1962, lors de la Première Conférence Mondiale sur les Parcs Nationaux, le besoin de protéger des zones côtières et marines était affirmé. De 1975 à 1983, plusieurs conférences ont répété ce message. Entretemps, le nombre de ZMP était multiplié par 4. En 1986, à travers sa Commission sur les Parcs Nationaux et les Aires Protégées, l'IUCN a défini un programme pour promouvoir l'établissement d'un système mondial de ZMP, dont l'objectif principal est « *de contribuer durablement à la protection, la réhabilitation, l'utilisation raisonnable et la jouissance du patrimoine maritime mondial, grâce à la création d'un système de ZMP, et grâce à la gestion, conforme aux principes de la stratégie de conservation mondiale, des activités qui exploitent ou affectent l'environnement maritime* » (Résolutions 17.38 et 19.46 de l'Assemblée Générale de l'IUCN de 1986). Ces résolutions insistent sur la ***nécessité de gérer l'environnement maritime d'une manière intégrée afin de garantir la pérennité des activités anthropiques qui en dépendent.***

Afin de donner un contenu pratique à ces recommandations, l'IUCN a ensuite commandité la mise au point d'un document précisant les principes et techniques permettant d'atteindre ces objectifs (« Lignes de conduite pour établir des ZMP », Kelleher & Kenchington 1992). l'IUCN y affirme notamment sa volonté politique d'encourager toutes les parties à coopérer en vue de a) mettre en place des stratégies de gestion intégrée de l'environnement maritime, et b) d'impliquer les populations locales, les organisations non gouvernementales et les professionnels concernés dans le développement de ces stratégies. Les critères de sélection des ZMP sont détaillés et il est fortement conseillé de s'inspirer du concept de Réserve de Biosphère¹², et de concevoir des zones assez étendues à usages multiples et avec différents niveaux de protection, plutôt que de nombreuses petites poches géographiques isolées totalement protégées. Ceci implique ***la définition d'un plan de zonage et de gestion*** qui décrit précisément les différentes parties de la ZMP et les mesures de gestion qui y sont appliquées. Ce plan doit donc spécifier les limites de chaque zone, et dans chacune :

- les dates de fermeture pour chaque activité ;
- les tailles et les quantités limites de capture ;
- les équipements ou engins interdits ;
- le nombre de licences ou de permis pour chaque activité ;
- la capacité d'exploitation maximale.

Le recours à une ***combinaison de plusieurs mesures*** est jugé nécessaire dans la plupart des cas. Par ailleurs, il est recommandé de ***contrôler les activités dans les zones adjacentes*** à la ZMP. Les pierres d'achoppement pouvant faire échouer un projet de ZMP sont clairement identifiées dans le document.

Les autorités locales sont donc encouragées à développer des plans de gestion côtière intégrée, et à jouer un rôle moteur en offrant les ressources nécessaires pour mener à bien ce processus.

En résumé, le document de Kelleher & Kenchington (1992) se place dans une perspective de ***gestion et d'exploitation durable et intégrée***, et non dans l'optique réductrice de la protection totale des écosystèmes marins. Il est clair que cette approche requiert l'adhésion du public et beaucoup de temps. A titre d'illustration, le programme de sanctuaires marins aux Etats-Unis a été lancé il y a 22 ans, et il commence seulement à être reconnu.

¹² zone protégée correspondant à des habitats terrestres et/ou côtiers représentatifs et reconnus par le programme « Man and Biosphere » de l'UNESCO pour leur intérêt en vue de la conservation et du développement durable.

Cette démarche montre en tout cas que les ZMP ne sont pas un effet de mode, mais que le succès actuel du concept résulte d'une dynamique enclenchée au plan mondial il y a déjà plus de 20 ans. Elle prouve aussi que la réflexion sur la mise en place de ZMP est assez avancée, et que les promoteurs de cette approche ne sauraient être réduits à des conservationnistes voulant mettre la nature à l'abri de l'homme. Les principes de gestion intégrée et participative, et de développement durable sont des préoccupations centrales de l'IUCN.

IV.2.2. Le contexte scientifique.

Il y a à peine une dizaine d'années, les ZMP étaient rarement mentionnées dans la littérature halieutique. Cependant, en peu de temps, les ZMP en tant qu'instrument de gestion et de conservation des écosystèmes marins ont suscité un engouement considérable. Conover et al. (2000) listent près de 180 publications de rang A depuis 1973, dont 82% ont paru depuis 1993. Se sont tenus sur le sujet plusieurs réunions ou symposiums internationaux, par ex. International Symposium on Marine Harvest Refugia (1991, Dugan & Davis 1993), 2nd Mote Symposium in Fisheries Ecology (1998, Conover et al. 2000), 19th Lowell Wakefield Symposium (1999, Kruse et al. 2001), Conférence Européenne sur les zones marines d'exclusion (2000), Conférence Internationale sur les aspects économiques de la gestion des zones marines protégées (2000). Ont également eu lieu des groupes de travail périodiques comme celui du National Research Council aux Etats-Unis, des ateliers (Yoklavitch 1998) ou des projets de recherche internationaux (Polunin 2000). Désormais, il est quasiment exclu de discuter de gestion des ressources sans parler de ZMP. Après une période où les écologistes essayaient de convaincre les scientifiques (Agardy 1994), des appels sont lancés par les scientifiques en direction des gestionnaires et des professionnels (Murray et al. 1999).

Cette évolution semble s'inscrire dans une nouvelle approche par les scientifiques, de la question de la gestion des ressources, approche qui peut être expliquée par la situation de surexploitation généralisée dont souffrent nombre de pêcheries (voir Chapitre introductif), situation à laquelle s'ajoute le gaspillage des ressources causé par une exploitation non sélective (FAO 1995a). L'effondrement spectaculaire de certains stocks a également contribué à cette prise de conscience. Cette situation de surexploitation est souvent attribuée à l'incapacité des mesures de gestion conventionnelles à endiguer l'augmentation de la capacité de pêche dans les pêcheries à libre accès. De plus, les approches monospécifiques encore utilisées pour l'avis scientifique sont également remises en cause en ce qu'elles ne permettent pas d'évaluer certaines conséquences de la pêche à l'échelle de toutes les populations exploitées. Plus généralement, les effets de la pêche sur l'écosystème tout entier sont devenus un sujet aussi incontournable que les ZMP (voir par ex. le Symposium du SCOR/IOC en 2000¹³). Dans ce contexte, les ZMP sont perçues comme un moyen d'aborder la question de la gestion écosystémique (Sumaila et al. 2000).

Parfois, l'impossibilité de considérer toutes ces questions à la fois est représentée dans les outils d'évaluation, de manière plus ou moins explicite, sous la forme d'incertitude sur la dynamique du système. Dans ce cas, l'avis scientifique exprime l'incertitude qui en résulte. Dans les années 1980, la gestion adaptative (Walters & Hilborn 1976, 1978) avait été proposée comme une solution pour réduire cette incertitude par une manipulation délibérée des taux d'exploitation en vue d'obtenir plus d'information. Récemment, Walters (1997) a reconnu le succès mitigé des tentatives de gestion adaptative essayées jusqu'à présent, tout en maintenant que ce type d'expériences est la seule chance d'aller plus loin dans la connaissance de la dynamique des populations perturbées par la pêche.

Dans ce contexte scientifique quelque peu perturbé, les ZMP répondent à plusieurs préoccupations : elles sont considérées comme un moyen a) de réduire l'efficacité de la pêche (Holland & Braze

¹³ ICES J. mar. Sci. vol. 57

1996), b) de protéger une partie de l'écosystème, y compris les habitats et les espèces non exploitées (Agardy 1994, 2000), et c) d'améliorer la connaissance du système, i.e. les populations et leur réponse à la pêche. Ce sont de plus des stratégies qui garantissent contre d'éventuels événements dommageables pour les ressources (« bet-hedging strategy », § IV.1.3).

IV.2.3. Exemples de ZMP.

Un certain nombre d'exemples ont été trouvés dans la littérature scientifique ; ils ont été classés en fonction du type d'écosystème dans lequel ils s'inscrivent (annexe VI). Sont reportés les objectifs de la ZMP, son histoire, sa taille et les principales mesures de gestion et les contrôles mis en place. La majorité des références concernent les réserves marines dans les régions tropicales, qui ont donné lieu à de nombreuses études depuis une quinzaine d'années. Beaucoup de réserves y ont été mises en place pour protéger des écosystèmes coralliens en état de dégradation avancé en raison de facteurs anthropiques divers dont la surpêche, les apports organiques ou terrigènes dus à l'urbanisation et/ou à l'agriculture.

Les ZMP qui ne comprennent pas de réserve totalement protégée de la pêche (voire de toute activité humaine) sont très nombreuses de par le monde et il serait inutile de les recenser ici. Par exemple, en 1994, il existait 107 ZMP rien qu'en Californie (Bohnsack 1996). Paradoxalement, la littérature sur ce type de ZMP est beaucoup moins foisonnante que celle sur les réserves *stricto sensu*. Dans l'annexe VI, on donne seulement quelques exemples illustratifs et en rapport avec le cadre de ce travail. Certains articles recensent d'autres exemples de ZMP, par ex. pour le Canada (Jamieson & Levings 2001), la zone Caraïbe (Sobel 1993) et la Méditerranée (Badalamenti et al. 2000).

Les tailles des ZMP sont variables, de quelques hectares pour les réserves intégrales à plusieurs milliers de km² pour les parcs marins (Grande Barrière de Corail, Everglades, Florida Keys) ou les ZMP restreignant partiellement la pêche (cantonnements (« box ») à plie, à tcaud norvégien, à merlu, à maquereau, mer de Bering, plateau Scotian). Le terme général de ZMP recouvre donc des réalités contrastées des points de vue de leur effet potentiel sur les peuplements, et des possibilités de contrôle et de gestion.

Certaines réserves ont été établies dès les années 1940 (Philippines, Floride), mais la plupart l'ont été **depuis les années 1970**. La préservation des ressources de la pêche et du tourisme¹⁴ est l'objectif principal des réserves établies dans les pays peu ou pas industrialisés (Philippines, Antilles, Seychelles...), les populations résidentes dépendant étroitement de la pêche vivrière.

Souvent, les niveaux de protection et de contrôle ont largement varié au cours de l'histoire de la ZMP, soit pour des raisons politiques (Sumilon, Philippines), soit parce que la protection initiale s'est révélée insuffisante et a été progressivement durcie au cours du temps (Banyuls, box à maquereau au Royaume-Uni, box à plie en mer du Nord, box à merlu en Espagne, box à églefin en Nouvelle-Ecosse).

Dans nombre de cas étudiés, **l'acceptation par les acteurs locaux d'une ZMP prend plusieurs années** ; les premiers temps, celle-ci n'existe que sur le papier, en attendant un support législatif (Apo, Philippines), un contrôle effectif (Mombasa, Kenya) ou la reconnaissance par les populations résidentes (Mayotte). La mise en place ces dernières années de plans de zonage qui impliquent les acteurs locaux (§ IV.2.1) est de nature à faire disparaître cette période d'existence virtuelle des ZMP, et à améliorer la configuration initiale des ZMP afin qu'elles répondent dès le départ à des objectifs de gestion clairement identifiés. Aux Philippines par ex., la stratégie de développement des parcs et réserves marines associe les communautés locales et les gestionnaires depuis les années 1980.

Les plans de zonage conduisent à des configurations complexes des ZMP, voire des réseaux de réserves (Murray et al. 1999). Ainsi, comme beaucoup de parcs marins, celui d'Apo (Philippines)

¹⁴ espèces emblématiques (tortues, dugongs) et habitats appréciés des plongeurs par ex. récifs coralliens

comprend une réserve d'où toute exploitation est bannie, et une zone où la pêche traditionnelle est autorisée et les techniques de pêche destructrices (voir annexe VI) sont formellement interdites. En Australie, dans l'immense Parc marin de la Grande Barrière de Corail, 6 types de zones existent pour réguler les activités humaines et assurer la conservation des ressources (Davis 1989). La zone nord fermée depuis 1985 comprend une variété d'habitats en vue de constituer un laboratoire naturel (§ IV.1.2). Impliquer les résidents ou les pêcheurs dans la gestion de la ZMP permet, outre une meilleure reconnaissance de la ZMP, *l'accès à des informations supplémentaires*. Dans le cas de la réserve De Hoop (Afrique du Sud), la participation des pêcheurs au programme de marquages-recaptures a permis la collecte d'une énorme quantité de données (Attwood & Bennett 1995).

Les ZMP existantes peuvent être distinguées selon qu'elles participent d'une *démarche de gestion intégrée de l'environnement* et de préservation des ressources et des habitats naturels, au sens de l'IUCN (§ IV.2.1.), ou selon qu'elles ont été instaurées *pour gérer les seules pêches commerciales* au profit exclusif de ces dernières. Dans le premier cas, qui devrait devenir la règle dans les années à venir compte tenu de l'évolution des questions environnementales et de développement durable, les différents usages de l'espace, notamment la pêche, sont pris en compte, conduisant en général à un plan de zonage et de gestion. Le deuxième cas est typique des « mesures techniques » qui ont pu être prises dans les pays industrialisés pour corriger ou atténuer une situation de surexploitation, par ex. les différents cantonnements (boxes) listés en annexe VI (Figure IV.1). Ces cantonnements visent à protéger des stades particulièrement vulnérables des ressources, comme les juvéniles ou les géniteurs. La pêche y est interdite à certaines périodes, seulement pour certains stocks, et/ou pour certains engins de pêche ou types de navire.

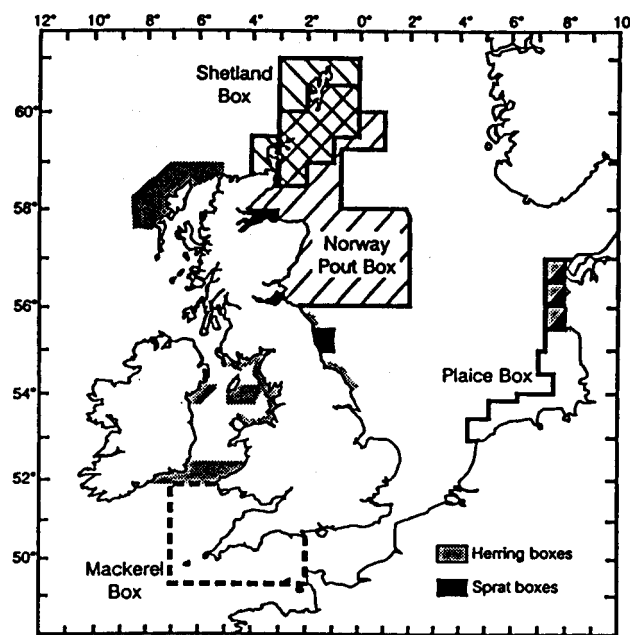


Figure IV.1. Principaux cantonnements en Europe du Nord (d'après Union Européenne 1997¹⁵).

¹⁵ UE, 1997. Laying down certain technical measures for the conservation of fishery resources. Council regulation (EC) n°894/97. Union Européenne, Bruxelles.

Dans un bilan des différentes mesures de gestion utilisées dans les pays de l'OCDE (OCDE 1997), les résultats de 52 pêcheries utilisant les fermetures de zones périodiques ont été examinés (Tableau IV.1), ***correspondant aux cas pour lesquels des données étaient disponibles***. Dans la plupart des cas, les fermetures sont utilisées conjointement avec d'autres mesures de gestion. Le cantonnement à plie de la mer du Nord (Encadré IV.2, § IV.3.1) y est cité comme exemple réussi de fermeture. Le reste du bilan apparaît mitigé ; ainsi pour 30 des 52 pêcheries, les stocks ne se sont pas régénérés et/ou ont continué à fluctuer substantiellement après instauration de fermetures périodiques de zones. La variabilité des facteurs environnementaux, se traduisant par un recrutement et une mortalité naturelle variables en semblent une cause, par ex. pour les petits pélagiques, les crustacés et les mollusques. Le rapport ne précise pas les modalités des fermetures (localisation, taille, période de fermeture), si bien qu'il est difficile d'identifier une cause possible d'inefficacité de la fermeture qui serait un design non approprié aux objectifs de gestion, ou au pire une fermeture symbolique sans effet régulateur sur les taux d'exploitation.

Le cas extrême de la fermeture totale de la pêche a été appliqué dans 7 petites pêcheries pélagiques (hareng et capelan). Les stocks ne se sont pas reconstitués rapidement. La pêche à l'ormeau sur la côte Pacifique du Canada a été fermée en 1990, et le stock ne s'est apparemment pas régénéré depuis.

Dans seulement 12 cas sur 52, la fermeture périodique d'une zone a contribué à accroître ou stabiliser les débarquements en améliorant la conservation des stocks. Pour des espèces à croissance rapide, une fermeture peut aussi améliorer le rendement par recrue en retardant l'ouverture de la saison de pêche, c'est par exemple le cas de la crevette du détroit de Torres.

L'analyse présentée dans le rapport OCDE est nécessairement sommaire car part intégrante d'un bilan plus général sur toutes les mesures de gestion. Ainsi, l'interdiction totale de la pêche ne devrait pas être comptabilisée au même titre que les fermetures partielles, car elle s'applique généralement dans une situation proche de la disparition de la ressource. De manière plus générale, ***il semble que parmi toutes les mesures de gestion, la fermeture de zone est plutôt appliquée lorsque les autres mesures classiques n'ont pas permis de redresser la situation***, si bien que la situation de surexploitation est déjà grave. Ainsi, il est difficile d'affirmer que les effets d'une fermeture sur un stock ne sont pas significatifs, car comme le souligne le rapport, « l'état des stocks aurait pu être nettement plus médiocre sans elle ».

D'autre part, le rapport fait état à plusieurs reprises du manque de données permettant d'évaluer l'impact de la fermeture sur les stocks exploités. Du côté économique, le rapport mentionne l'intérêt des fermetures pour planifier la pêche en fonction du marché et de manière à accroître la qualité des produits. Les coûts de pêche ne semblent pas augmenter après mise en place d'une fermeture de zone. Il évoque aussi la mise en place de fermetures et les pénalités différentes qu'elles peuvent imposer à plusieurs flottilles exploitant une même pêcherie, par ex. petits bateaux versus grands bateaux.

Pays	Type de pêche	Adopté en	Arrêt total	Contrôle des captures	Contrôle de l'effort
Australie	Requin de la zone Sud Crevette de la zone Nord Crevette du détroit de Torres Langouste de la zone Ouest Huître perlière de l'Ouest Barramundi du Territoire du Nord Crabe de vase du Territoire du Nord Coquille Saint-Jacques de Tasmanie	Variable Années 60 1985- 1962- Inconnu Années 60 1985- 1908 (zone) 1924 (saisonnier)		Non Non Non Non Oui Non Oui Oui	Oui Oui Oui Oui Oui Oui Oui Oui
Canada	<i>Pêcheries de l'Atlantique :</i> Saumon Poissons de fond (divers secteurs) Homard – pêche côtière Homard – pêche hauturière Crabe du Golfe du Saint-Laurent	1985- 1970- 1879- 1976-85 1975-		Non Oui Non Oui Non	Oui Oui Oui Oui Oui
Canada	<i>Pêcheries du Pacifique :</i> Saumon Ormeau Panopéa Flétan ¹⁶ Charbonnière commune ¹⁷ Hareng	1927- ?-1979,1990- 1983-88 Années 30-91 1976- Années 30	1990- 1968-71	Non Non Oui Oui Oui Oui '36	Oui Oui Oui Oui Oui Oui
Finlande	Saumon Hareng de la Baltique	Années 1800 1986-87 ¹⁸	Oui	Oui '91 Oui ¹⁹	Oui Oui
Islande	Hareng Capelan Espèces démersales	1969- 1979- Inconnu	1972-75 1882	Oui Oui Oui '76	Oui '75 Oui Oui
Italie	Clams Espèces démersales Petits pélagiques	1982- Avant 1988 Avant 1988		Oui Non Non	Oui Oui Oui
Pays-Bas	Sole et plie Hareng	1989- 1977-80	1977-80	Oui n.d.	Oui n.d.
Nouvelle-Zélande	Langouste de Gisborne Huîtres	1993 1987		Oui (90/91) Oui	Oui Oui
Norvège	Hareng Capelan Morue	1960-79 1960-79 1960-79	Début 70s 1987-90	Oui '80 Oui Oui	Oui Oui Oui

Tableau IV. 1. Pêcheries de pays de l'OCDE soumises à des fermetures par période et par zone (d'après OCDE 1997)^{20,21}

¹⁶ Des TAC ont été fixés pour la pêche au flétan du Pacifique aux Etats-Unis et au Canada dès les années 30, mais ils étaient appliqués indirectement en limitant la durée des campagnes. Les fermetures de zone ont également été utilisées pour protéger les jeunes flétans. La pêche au flétan a été prise en compte dans l'examen ci-après.

¹⁷ La campagne de pêche à la charbonnière commune au Canada était fonction du TAC, mais comme la course au poisson s'est accélérée, on a fini par diviser la campagne en plusieurs petites périodes au lieu d'une seule et unique saison. Toutefois, cette pêche ne sera pas prise en compte dans l'analyse des fermetures par période et par zone, car les incidences observées sont en fait celles du TAC.

¹⁸ Des droits de propriété privée régissaient la pêche au chalut du hareng dans certaines zones de Finlande.

¹⁹ Les TAC sont appliqués à la pêche au hareng de Finlande depuis 1978, mais ils n'ont jamais eu un caractère contraignant.

²⁰ Ne sont pas prises en compte dans le présent tableau ni dans l'analyse ci-après les fermetures par période et par zone qui ne peuvent être appliquées que pour contrôler les captures en cas d'application de TAC, sans tenir compte du moment ni du lieu de capture. Sont également exclues les fermetures liées à des TAC qui ont été répartis par zone.

²¹ Seules sont prises en compte les pêcheries sur lesquelles on dispose de données suffisantes pour effectuer la présente analyse.

Pays	Type de pêche	Adopté en	Arrêt total	Contrôle des captures	Contrôle de l'effort
Espagne	Politique commune de la pêche Pêche côtière	1986- 1960		Oui Non	Oui Oui
Royaume-Uni	Hareng Maquereau	1970 1980	1977-81	Oui Oui	Oui Oui
Etats-Unis	<i>Pêcheries du Pacifique et de la mer de Bering :</i> Saumon d'Alaska Poissons de fond du Pacifique Nord ²² Crabe royal de l'Alaska Crabe des neiges du Pacifique et crabe des neiges de l'Alaska Flétan du Pacifique Saumon de la côte Pacifique Poissons de fond de la côte Pacifique Crevette océanique Dormeur du Pacifique Crustacés d'Hawaï Pélagiques de la côte Ouest	1974- 1972-82 1973- 1973- Années 30-94 Années 70 1930-82 1965- 1903- 1983- 1991-	 1991	Non Oui ²³ Oui Oui Oui Non Oui ²⁴ Non Non Oui Non	Oui Oui Oui Oui Oui Oui Oui Oui Oui Oui
Etats-Unis	<i>Pêcheries de l'Atlantique :</i> Poissons de fond de la côte Est Mactres du moyen Atlantique Cernier de l'Atlantique Sud	1982- 1976-77 1990-92		Non Non Oui	Oui Oui Oui

Tableau IV.1. Pêcheries de pays de l'OCDE soumises à des fermetures par période et par zone (fin).

Début 2001, la Commission Européenne a décidé de fermer de mi-février à mi-avril une zone de la mer du nord à la pêche au cabillaud²⁵ afin de protéger la reproduction du stock. Une mesure similaire est à l'étude pour le merlu dans le Golfe de Gascogne. Ces cantonnements s'inscrivent dans des plans de sauvetage (sic) de ces ressources, dont les biomasses sont extrêmement basses et continuent à décliner. Ces exemples illustrent bien le fait que ***les cantonnements sont utilisés pour la gestion des pêches quand toutes les autres mesures ont échoué***. Dans ces conditions, il n'est guère étonnant que le bilan de ce type de mesure soit mitigé.

Enfin, un exemple original, et plus constructif, de ZMP est donné par les « areas de manejo » chiliens (Encadré IV.1). Destinés principalement à protéger une ressource d'invertébrés benthiques, le loco, la conception de ces ZMP les apparente à la démarche de gestion intégrée prônée par l'IUCN, de par l'implication des pêcheurs locaux dans le processus de gestion.

²² Les fermetures par période et par zone de la pêche aux poissons de fond de l'Alaska ont en général été utilisées pour protéger les espèces autres que de fond.

²³ Les navires étrangers étaient soumis à des plafonds de capture durant cette période, mais les producteurs nationaux ne l'étaient pas.

²⁴ Les captures étrangères étaient contrôlées après 1976, mais les prises nationales sont restées non réglementées jusqu'en 1983, date à laquelle les TAC ont été instaurés.

²⁵ Article 15 du 3760/92

Encadré IV.1. Les areas de manejo au Chili.

Les « areas de manejo y explotacion » concernent les pêcheries artisanales côtières, et principalement les ressources d'invertébrés benthiques comme le loco (*Concholepas concholepas*, Muricidé). Le loco est une ressource de première importance pour le Chili, dont l'exploitation est montée en flèche à partir de 1975 du fait de la demande du marché asiatique. Des signes de surexploitation sont apparus dès 1980, et la pêche a finalement été fermée entre 1989 et 1992 (avec toutefois un braconnage important). A partir de 1993, la pêche a été réouverte et contrôlée essentiellement par des quotas individuels par plongeur. En 1993, 1994, et 1995, la pêche a été autorisée pendant 14, 72 et 77 jours, respectivement, mais la production de 1994 n'a pas atteint celle de 1993, et celle de 1995 atteint à peine 30% de celle de 1994. Les questions socio-économiques comme le chômage et le braconnage ont joué un rôle-clé dans l'évolution des outils de gestion. Les « areas de manejo » ont été institués par la Loi de Pêche et Aquaculture (LPA) du Chili en 1991, qui légalise l'utilisation exclusive de certains lieux de pêche par des communautés de pêcheurs (les « caletas »). Les caletas ont donc des droits de quasi-propriété²⁶ sur leur area de manejo ; elles en élaborent les plans de gestion qui doivent être approuvés par le gouvernement ; la gestion est par conséquent conjointe (co-gestion). Le gouvernement peut fixer des TAC sur certaines ressources qu'il juge pleinement exploitées. La loi réserve aussi une bande côtière de 5 milles aux petits navires. Actuellement, environ 200 caletas sont officiellement reconnues. Castilla & Fernandez (1998) décrivent la Caleta El Quisco, qui a été suivie pendant 8 ans par des scientifiques. A cette occasion, les pêcheurs ont été sensibilisés aux méthodes de collecte des données et d'évaluation des stocks. Cette caleta a décidé en 1991 d'interdire totalement la pêche sur une zone de 54ha, considérée comme leur meilleur lieu de pêche. Il en a résulté une augmentation de l'abondance et de la taille moyenne individuelle pour le loco, une espèce d'oursin, et des fissurelles, chacune de ces espèces étant exploitée auparavant. Cependant, il semble que peu d'études aient encore exploré sérieusement les différents aspects de ces mesures de gestion, à savoir non seulement l'impact sur les ressources, mais aussi et conjointement, l'impact sur l'allocation de l'effort de pêche et sur les stratégies des pêcheurs à court et moyen terme.

IV.3. Evaluation de l'impact de ZMP par des analyses empiriques.

IV.3.1. Synthèse d'études empiriques référencées dans la littérature.

Dans ce paragraphe, on présente une synthèse bibliographique sur les études empiriques destinées à évaluer l'impact de ZMP sur les populations et les peuplements marins. Il existe déjà quelques revues de la littérature. Par ex., Dugan & Davis (1993, Tableau 2) et Rowley (1994, Tableau 1) ont relevé les espèces étudiées et les principaux résultats d'études antérieures à 1991. Crowder et al. (2000) ont également résumé dans leur Tableau 1 les résultats d'une partie des publications présentées ci-dessous. Enfin, le Tableau 1 de Sanchez-Lizaso et al. (2000) contient une brève synthèse des études empiriques concernant des ZMP méditerranéennes. Ma synthèse est plus récente, et se veut à la fois plus complète, avec des exemples issus du monde entier, et plus détaillée, notamment pour ce qui est des protocoles expérimentaux, des méthodes d'analyse et des résultats qui font l'objet de trois tableaux distincts (annexes VII à IX).

La plupart des études empiriques recensées concernent des ZMP établies dans le but de préserver le patrimoine naturel, les populations et l'environnement marins (annexe VI). Beaucoup de ces ZMP sont situées dans des zones tropicales ou de climat doux (Méditerranée, Nouvelle-Zélande,

²⁶ droits non transférables, pour maintenir la structure de la communauté.

Tasmanie, Californie). Une majorité d'études concerne des ZMP qui comprennent une réserve interdite à la pêche. Des *techniques d'observation non destructrices* sont donc en général utilisées, comme les comptages visuels sous-marins, ou des captures suivies de relâchers.

Protocole expérimental (annexe VII) et Méthodologie d'analyse (annexe VIII). Les protocoles expérimentaux utilisés pour analyser l'impact de la ZMP sur les populations marines peuvent être classés selon leurs variables de contrôle spatiales et temporelles (Tableau IV.2).

espace temps	statut : dedans/dehors	statut et (plusieurs sites ou habitats)
une date (après)	Davis 1977 ^(d) Buxton & Smale 1989 Letourneur 1996 Engel & Kvitek 1998	Bell 1983 ; McCormick & Choat 1987 ; Garcia-Rubies & Zabala 1990 ; Francour 1994 ; Harmelin et al. 1995 ; Jennings et al. 1996 ; Rakitin & Kramer 1996, Stoner & Ray 1996 ; Edgar & Barrett 1997 ; Arias-Gonzales 1998 ; Ciriaco et al. 1998 ; Babcock et al. 1999 ; Chapman & Kramer 1999, Epstein et al. 1999 ; Johnson et al. 1999 ; McClanahan et al. 1999 ; Wallace 1999 ; Chiappone & Sealey 2000, Chiappone et al. 2000 ; Kelly et al. 2000, Paddock & Estes 2000
avant/ après	articles de Alcala et/ou Russ ²⁷ ; Armstrong et al. 1993 ; McClanahan & Kaunda-Arara 1996 ; Wantiez et al. 1997	
plusieurs dates	Cole et al. 1990 ; Yamasaki et Kuwahara 1990 ; Bennett & Attwood 91 ; Dufour et al. 1995 ; McClanahan & Kaunda-Arara 1996 ^(d)	Castilla & Bustamante 1989 Edgar & Barrett 1999

Tableau IV.2. Facteurs spatiaux et temporels utilisés pour analyser l'impact de ZMP dans les exemples recensés. **statut** : dedans ou en dehors de la réserve. **avant** et **après** s'entendent par rapport à l'instauration de la ZMP. ^(d) étude descriptive.

Il apparaît que *peu d'études ont collecté des données avant l'instauration des ZMP*. Pour pallier à cet inconvénient, nombre d'entre elles évaluent l'« effet réserve »²⁸ en comparant la réserve à d'autres sites non protégés (annexe VIII). De ce fait, l'effet réserve se trouve confondu avec la variabilité spatiale, voire spatio-temporelle des variables observées. Certaines études justifient cette démarche en comparant les assemblages spécifiques selon les sites et les habitats (Garcia-Rubies & Zabala 1990 ; Bennett & Attwood 1991 ; Edgar & Barrett 1997 ; Russ & Alcala 1998a ; Paddock & Estes 2000), ce qui permet le cas échéant d'écarter de l'analyse des sites ou des habitats dont les peuplements diffèrent visiblement (Edgar & Barrett 1997, 2000). Cette comparaison est réalisée par des analyses multivariées exploratoires portant sur les dissimilarités entre échantillons prélevés à différents sites et habitats. Lorsque le protocole le permet, les effets du site et du statut sont analysés conjointement dans une ANOVA (Letourneur 1996 ; Rakitin & Kramer 1996, Chapman & Kramer 1999). D'autres études analysent les effets de la réserve en prenant en compte des *variables auxiliaires* comme la saison, l'habitat, la profondeur ou la nature du substrat (Bell 1983 ; McCormick & Choat 1987 ; Castilla & Bustamante 1989 ; Garcia-Rubies & Zabala 1990 ; Francour 1994 ; Stoner & Ray 1996 ; Babcock et al. 1999 ; Edgar & Barrett 1997, 1999 ; Johnson et al. 1999). Lorsque le plan d'expérience est approprié, ces analyses se basent sur des ANOVA à

²⁷ essentiellement un seul jeu de données

²⁸ on parlera de réserve plutôt que de ZMP dans la suite de ce §, puisque la plupart des études s'intéressent à des réserves où la pêche est interdite.

plusieurs facteurs (Bell 1983 ; McCormick & Choat 1987 ; Garcia-Rubies & Zabala 1990 ; Stoner & Ray 1996 ; Edgar & Barrett 1997 ; Babcock et al. 1999). Malheureusement, l'absence de contrôle expérimental sur ces variables auxiliaires empêche parfois une analyse rigoureuse de leurs effets (Francour 1994 ; Johnson et al. 1999), conduisant à des résultats essentiellement descriptifs. Dans d'autres exemples, les effets du site et de l'habitat ou du statut sont testés un par un (Bennett & Attwood 1991 ; Epstein et al. 1999 ; Wallace 1999 ; Chiappone et al. 2000), ce qui est peu satisfaisant du point de vue statistique.

Quelques études considèrent des séries temporelles de données (« plusieurs dates » dans Tableau IV.2), mais qui ont toutes commencé après l'instauration de la réserve. Dans ce cas, l'effet de la réserve peut être évalué, mais de manière relative par rapport au début de la série en modélisant l'abondance dans la réserve en fonction de son ancienneté, par ex. par régression (Russ & Alcala 1996a,b) ou par ANOVA (Bennett & Attwood 1991 ; Kelly et al. 2000). Cependant, *en l'absence de « point zéro »*, il est impossible de distinguer un effet de dégradation à l'extérieur de la réserve, d'un effet positif à l'intérieur de la réserve.

En toute rigueur, tester l'effet réserve requiert la collecte d'observations *avant et après mise en place de la réserve, dans la réserve et au dehors*, avec de plus des *réplicats* pour chaque unité expérimentale²⁹. Dans les études recensées, les réplicats consistent en des stations ou transects répétés dans un site et un habitat donnés. Les résultats font souvent état d'une grande variabilité entre ces réplicats, de nature à diminuer la puissance des tests statistiques, ce qui explique peut-être *la fréquence des différences non significatives* entre réserve et zone non protégée.

L'inadéquation d'un certain nombre de protocoles vis-à-vis de l'objectif affiché d'évaluation de l'effet réserve relève du problème de pseudo-réplication, qui a été fréquent dans la littérature en écologie expérimentale (Hurlbert 1984).

Différences entre réserve et zone non protégée (annexes VIII et IX). Les articles recensés cherchent principalement à mettre en évidence des différences de richesse spécifique, d'abondance et de taille moyenne des poissons et invertébrés marins entre les réserves et les sites non protégés. Les analyses sont réalisées à plusieurs niveaux : assemblage spécifique, famille taxonomique, et espèce. Le niveau trophique de l'espèce est surtout envisagé pour les espèces susceptibles d'être exploitées en dehors de la réserve (Bennett & Atwood 1991 ; Letourneur 1996 ; Edgar & Barrett 1997, 1999 ; Johnson et al. 1999), comme les « grands prédateurs » des récifs coralliens (Russ & Alcala 1996a,b), les Serranidés (Chiappone & Sealey 2000 ; Chiappone et al. 2000), le lambi (Stoner & Ray 1996), ou les sars (Harmelin et al. 1995). Les espèces ciblées par la pêche sont a priori de bons indicateurs de l'effet de protection fourni par la réserve (Harmelin et al. 1995 ; Russ & Alcala 1996a,b). Harmelin et al. (1995) distinguent deux genres potentiellement indicateurs de l'effet réserve, l'un vis-à-vis de la chasse sous-marine, l'autre pour la pêche à la ligne. Par ailleurs, les traits démographiques des *grandes* espèces (longévité grande, croissance lente, taux de recrutement faible) en font de bons indicateurs de la pression de pêche à moyen terme (Russ & Alcala 1996a).

Les principaux résultats des études recensées sont en accord avec les effets attendus de la mise en place d'une réserve sur les populations marines : densité, biomasse et taille moyenne accrues à l'intérieur de la réserve et influence positive de l'âge de la réserve sur ces variables. Les différences sont en général plus marquées au niveau global (ensemble des espèces) et pour les espèces exploitées en dehors de la réserve. Au niveau de l'espèce, les résultats ne vont pas toujours dans le sens attendu ; ceci peut s'expliquer de plusieurs façons :

- une faible puissance de l'analyse imputable au plan d'expérience ou au manque de contraste dans les données (Alcala 1988 (mais réserve récente) ; McClanahan et al. 1999 ; Paddock & Estes 2000),

²⁹ aussi appelé protocole Before After Control Impact (BACI) dans la littérature écologique

-la non prise en compte de variables explicatives indépendantes de la réserve (Cole et al. 1990 ; Rakitin & Kramer 1996). Cependant, Chapman & Kramer (1999) montrent qu'une fois l'effet habitat contrôlé, les différences entre réserve et non réserve ne sont plus significatives pour presque toutes les espèces. Garcia-Chartron & Perez-Ruzafa (1999) et Garcia-Chartron et al. (2000) étudient les conséquences des hétérogénéités naturelles de l'environnement pour l'évaluation de l'effet réserve ;

-des effets secondaires, certaines espèces prolifèrent quand la pêche prélève leurs compétiteurs (Letourneur 1996 ; Russ & Alcala 1998b ; Babcock et al. 1999, McClanahan et al. 1999), ou changent de comportement en fonction de la densité (Garcia-Rubies & Zabala 1990). Sanchez-Lizaso et al. (2000) ont passé en revue les processus dépendants de la densité susceptibles d'entrer en jeu dans des réserves.

Il est également possible que l'espèce ne soit pas affectée par le statut de la zone (Russ & Alcala 1998b).

Il est à noter qu'en cas de réouverture de la réserve à la pêche, la biomasse se trouve rapidement consommée : 5 à 10 ans de protection peuvent être annulés en 1 an de pêche (Russ & Alcala 1996a,b).

En ce qui concerne la *structure des peuplements*, les résultats sont en général moins marqués pour la richesse spécifique, et encore moins pour d'autres indices de diversité. Cependant, la richesse spécifique est souvent plus élevée dans la réserve. La structure des peuplements diffère en général entre les réserves et les zones non protégées en raison de l'accroissement de l'abondance et du nombre d'espèces exploitées dans la réserve (Letourneur 1996, Wantiez et al. 1997 ; Russ & Alcala 1998a) ou de cascades trophiques. Ainsi, Babcock et al (1999) montrent la régénération d'une forêt de kelp et la forte réduction de l'abondance des oursins dans la réserve de Leigh. La surface couverte par les « déserts à oursins » dans la réserve est faible par comparaison aux zones adjacentes. McClanahan et al. (1999) ont également mis en évidence la diminution d'abondance des oursins (mais l'augmentation de leur diversité) dans une réserve et l'ont reliée à une prédation accrue. Il faut toutefois noter que la structure des peuplements apparaît étroitement liée au site et à l'habitat (Edgar & Barrett 1997 ; Paddock & Estes 2000).

Effets à l'extérieur de la réserve. La grande majorité des analyses et des résultats concernent les effets sur les populations à l'intérieur de la réserve (annexe VIII). Quelques articles étudient les variations d'abondance dans les zones adjacentes afin d'identifier la contribution de la réserve. McClanahan & Kaunda-Arara (1996), Russ & Alcala (1996a,b) et Rakitin & Kramer (1996) trouvent que la densité en dehors de la réserve diminue avec la distance à la réserve. Plusieurs auteurs montrent que la densité à l'extérieur de la réserve augmente suite à l'instauration de la réserve (Castilla & Bustamante 1989 ; Russ & Alcala 1996a,b, 1998b ; Wantiez et al. 1997), mais cette augmentation est parfois temporaire (McClanahan & Kaunda-Arara 1996). Les effets à l'extérieur de la réserve résultant de migration et de dispersion d'individus provenant de la réserve (« spillover »), cette question est le plus souvent abordée par l'étude des mouvements des populations à partir de *marquages et de recaptures* (Davis 1977 ; Gitschlag 1986 ; Davis & Dodrill 1989 ; Yamasaki & Kuwahara 1990 ; Attwood & Bennett 1994 ; Holland et al. 1996 ; Chapman & Kramer 2000).

Trois études montrent un comportement quasiment résident des espèces marquées, avec la plupart des recaptures au site de relâcher, à savoir Davis 1977 (langouste), Holland et al. 1996 (carangue bleue), et Chapman & Kramer (2000) (35 espèces de poissons coralliens). A l'inverse, le recrutement d'individus dans les pêcheries avoisinantes est démontré par Davis & Dodrill 1989 (langouste³⁰), Gitschlag 1986 (crevette) et Yamasaki & Kuwahara 1990 (crabe). Les résultats de Attwood & Bennett (1994) sont intermédiaires, puisque ces auteurs mettent en évidence deux

³⁰ marquages et recaptures à une échelle plus grande que Davis 1977

comportements pour la même population (polymorphisme génétique probablement, i.e. non simplement lié à la préférence pour l'habitat) l'un nomade, l'autre résident (essentiel de la population). Si l'hypothèse de polymorphisme génétique est correcte, la pêche va sélectionner le comportement résident. De plus, l'espèce montre une préférence marquée pour l'habitat correspondant à la réserve. La réserve est exportatrice d'individus par émigration avec un taux estimé compris entre 0.18 et 0.40. Il faut noter qu'un effet d'exportation vient diminuer les différences entre l'intérieur et l'extérieur de la réserve en termes de biomasse et d'abondance.

Conclusion .

En 1993, Dugan & Davis déclaraient que, en dépit des bénéfices potentiels évidents des ZMP, il existe peu de preuves réelles de l'efficacité de ces mesures pour la gestion des pêches. Si beaucoup de travaux ont été publiés depuis, les résultats sont finalement peu originaux. Les études empiriques tentent de mettre en évidence **les différences d'abondance et de taille moyenne** entre l'intérieur et l'extérieur de la réserve, sur l'ensemble du peuplement ou espèce par espèce. Les répercussions à l'extérieur de la réserve dans les zones environnantes restent pour l'essentiel à évaluer.

Les méthodes statistiques utilisées, parfois vacillantes, voire absentes dans les références les plus anciennes, sont devenues relativement plus rigoureuses, bien que restant basiques (ANOVA et régressions linéaires). La difficulté de mettre en évidence l'impact d'une réserve est souvent liée à **l'inadéquation du plan d'expérience** et donc des données collectées à cet effet. L'habitat est rarement pris en compte dans l'évaluation de l'effet de la réserve. Dans nombre de cas, il manque un **point zéro**, ou des contrastes avant et après l'établissement de la réserve, ou à l'extérieur/à l'intérieur de la réserve (voir Tableau IV.2). Cette situation n'est cependant pas rare lorsqu'on veut tester des effets en milieu naturel (Stewart-Oaten et al. 1992).

Un point commun à toutes les études recensées réside dans leur approche essentiellement **univariée**. Les analyses et les tests sont réalisées espèce par espèce, ou groupe d'espèce par groupe d'espèce, mais ne portent pas de diagnostic sur l'ensemble du peuplement, peut-être parce qu'elles s'intéressent principalement à la réhabilitation des espèces exploitées et non à celle de l'écosystème ou du peuplement. Dans ce cas, comment diagnostiquer l'efficacité d'une réserve en cas d'effet négatif sur certaines espèces et positifs sur d'autres ? La notion **d'indicateur synthétique de l'état d'un peuplement** doit être introduite à ce point. A cet égard, la richesse spécifique ou d'un indice de diversité est un pis-aller, puisqu'elle regroupe l'information sur toutes les espèces, et offre une image dégradée de l'état du peuplement, par rapport à l'ensemble de l'information initiale.

On présente au § IV.3. une étude réalisée sur les réserves du lagon de Nouméa où l'on essaie d'apporter des éléments de réponse à cette question.

En ce qui concerne les ZMP « partielles », l'impact est rarement évalué à partir d'études empiriques (voir cependant Encadré IV.2). Ceci tient probablement au fait que les mesures de gestion des pêches ne sont pas évaluées de cette manière, mais plutôt à partir de modèles dynamiques. Dans la mesure où l'on s'intéresse de plus en plus à **l'effet de la pêche sur les peuplements**, il est clair qu'**une évolution est souhaitable, sinon nécessaire** en la matière. Finalement, les ZMP, et surtout les réserves sont les premières mesures de gestion des pêcheries pour lesquelles il existe un grand nombre d'études d'impact.

Notons que l'effet d'une ZMP partielle est nécessairement moins marqué qu'un effet réserve, les activités n'étant pas totalement interdites. Le manque de contraste étant déjà un problème fréquent pour l'étude de l'effet réserve, il le sera a fortiori dans le cas d'une limitation partielle de l'exploitation. Des **séries de données plus longues et des protocoles plus rigoureux** seront donc nécessaires.

Une autre difficulté provient de la dynamique de l'activité **en réponse à la mise en place de la ZMP**. L'allocation de l'effort de pêche va nécessairement être modifiée et se reporter dans d'autres

zones et/ou à d'autres périodes. Cette question se pose aussi pour le report des activités à l'extérieur d'une réserve. Pour être en mesure d'évaluer l'impact d'une ZMP sur la pêche et les espèces exploitées, une approche par modélisation de la dynamique des populations et des activités est donc plus appropriée que les études empiriques. De plus, elle est indispensable pour définir le plan de zonage et de gestion de la ZMP qui garantira son efficacité. Des exemples de modèles sont présentés au § IV.4, et on propose un outil de simulation répondant pour partie aux lacunes des modèles existants.

Encadré IV.2. Etudes empiriques des ZMP partielles. Le cantonnement à plie.

En mer du Nord, un cantonnement à plie a été instauré dès 1989 sur les nourriceries de plie, afin de réduire la mortalité et les rejets de juvéniles³¹ (annexe VI). Cependant, les captures et le stock de géniteurs ont diminué entre 1989 et 1994 (Anonyme 1999b), et l'augmentation de recrutement a été moindre que prévue. Les évaluations de stock montrent en effet un niveau moyen de recrutement plus faible entre 1990 et 1993 que dans les années 1980 (Pastoors et al. 2000). Une première explication est que la fermeture n'est pas totale, et que dans les premières années, la pression de pêche a été particulièrement intense au quatrième trimestre, en raison du report d'effort. Mais par ailleurs, le taux de croissance estimé des juvéniles a baissé à la fin des années 1980 (Pastoors et al. 2000). L'hypothèse est avancée d'une diminution du taux de croissance et d'une augmentation de la mortalité naturelle à la fin des années 80, qui auraient contré les effets positifs de la ZMP. Des simulations montrent que cette hypothèse est cohérente avec les observations (Pastoors et al. 2000). Par contre, les captures et la biomasse de géniteurs des stocks de sole au large des Pays-Bas ont notablement augmenté entre 1989 et 1995 (Anonyme 1999b). La zone fermée constitue une nourricerie pour d'autres espèces (turbot, cabillaud, barbue, limande commune). Elle supporte une faune benthique très riche et pourrait donc bénéficier à tout l'écosystème, mais les données actuelles ne permettent pas de mettre ces effets en évidence, bien que des changements dans la composition de l'épibenthos aient été observés (Anonyme 1999b). L'insuffisance des données disponibles pour évaluer l'effet de la ZMP a aussi été évoquée par Armstrong et al. (1993) dans le cas de la mer de Bering, et par Bishop & Brodie (1997) pour les fermetures de la pêche à l'églefin au Canada. Il est en effet impossible avec ces données de dissocier l'effet de la ZMP de ceux des autres facteurs de variation d'abondance des ressources et des captures.

IV.3.2. Une application à la réserve Aboré du lagon de Nouméa

Au contraire des études qui ont pu être relevées dans la littérature, l'analyse présentée dans ce paragraphe prend en considération **les dimensions environnementale, spatiale et multispécifique des effets d'une réserve**. Elle fait l'objet d'une publication révisée (Ferraris et al. 2003), les principaux points en sont résumés ci-dessous³².

Le lagon sud-ouest de Nouméa constitue un vaste système corallien dans lequel plusieurs réserves marines ont été instaurées dès le début des années 80. Ces réserves sont destinées à protéger l'écosystème corallien des activités de plaisance (pêche et navigation) nuisibles aux habitats et aux ressources exploitées. Parmi ces réserves, le récif Aboré a fait l'objet d'un suivi scientifique avant et après la mise en place de la réserve. Cette zone de plus de 15000 ha a été protégée en totalité de 1990 à 1993. De 1993 à 1995, 2/3 de la superficie ont été réouverts à la pêche. L'évaluation de

³¹ le taux de rejet est de l'ordre de 78 à 85% pour les chaluts à perche utilisant un maillage de 80 mm (Anonyme 1999b).

³² les données sont mises à disposition par le laboratoire LERVEM de l'Université de la Nlle Calédonie.

l'efficacité des réserves du lagon est une demande institutionnelle de la Province sud de Nouvelle-Calédonie.

Les données. Deux missions d'observation ont été réalisées en 1993 juste avant l'ouverture à la pêche, et en 1995 juste avant la fermeture définitive de la zone. Le protocole expérimental repose sur une division du récif en 6 zones de tailles identiques et une stratification de chaque zone en 3 biotopes : platier, tombant et fond lagonaire (Figure IV.2). Deux stations sont échantillonnées par zone et par biotope, soit 69 stations au total sur les deux années (Figure IV.3):

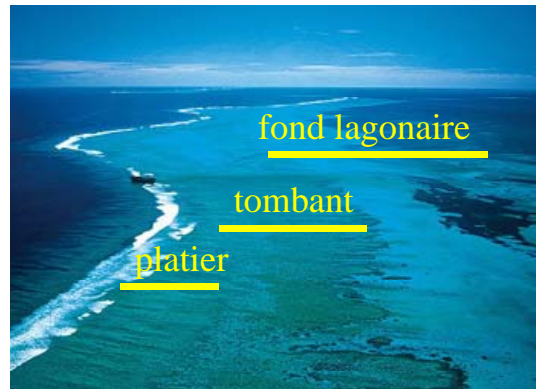


Figure IV.2. Zonation du platier en biotopes.

Les observations sont des comptages visuels en plongée sur des transects linéaires de 50 m. Les variables estimées à chaque station et pour chaque espèce sont la densité en nombre d'individus/m², la biomasse en kg et la taille moyenne en cm. 374 espèces ont pu être observées durant ces plongées. Des variables environnementales ont également été mesurées le long des transects, à savoir la profondeur moyenne, la composition du substrat et la présence d'organismes vivants tels que des algues ou du corail.

On dispose par ailleurs de données sur le régime alimentaire et sur le comportement, rassemblées au niveau régional (Kulbicki, non publié). Ces données décrivent la composition du régime alimentaire, la mobilité et les traits démographiques de 1393 espèces de poissons de Nouvelle-Calédonie.

Méthodologie d'analyse. La démarche est structurée en deux étapes. La première étape, exploratoire, est nécessaire à la définition des habitats, i.e. à la post-stratification des unités d'observation et à la construction de variables synthétiques décrivant le peuplement (Figure IV.4).

La deuxième étape, inférentielle, permet d'évaluer l'effet de la réserve grâce aux variables et aux unités définies à l'étape précédente.

Définition des habitats. Dans chaque zone-biotope, la position des stations est déterminée par choix raisonné. Les stations de 1993 ne coïncident pas avec celles de 1995. De plus, les stations de 1993 ne sont pas localisées avec précision, du fait du système de positionnement. Ainsi, elles ne peuvent pas être considérées comme des mesures répétées. Afin de procéder à une évaluation de l'impact de la réserve, il est donc nécessaire de regrouper les stations qui représentent des *habitats similaires* pour les peuplements de poisson. La stratification en biotopes peut constituer un critère de groupement. Il convient cependant de vérifier que a) d'une zone à l'autre, les stations d'un même biotope se ressemblent; et b) les stations d'un biotope se ressemblent plus que les stations de biotopes distincts, compte tenu de la variabilité intra-biotope. Des groupes de stations sont contruits sur la base des variables indépendantes que constituent les variables environnementales collectées à chaque transect. Une ACP sur le tableau constitué des données environnementales observées aux 69 stations, suivie d'une classification ascendante hiérarchique (CAH) sur les axes factoriels conduit à une typologie en 6 classes bien marquées. Ces classes sont considérées dans la suite comme une première approximation des habitats du récif.

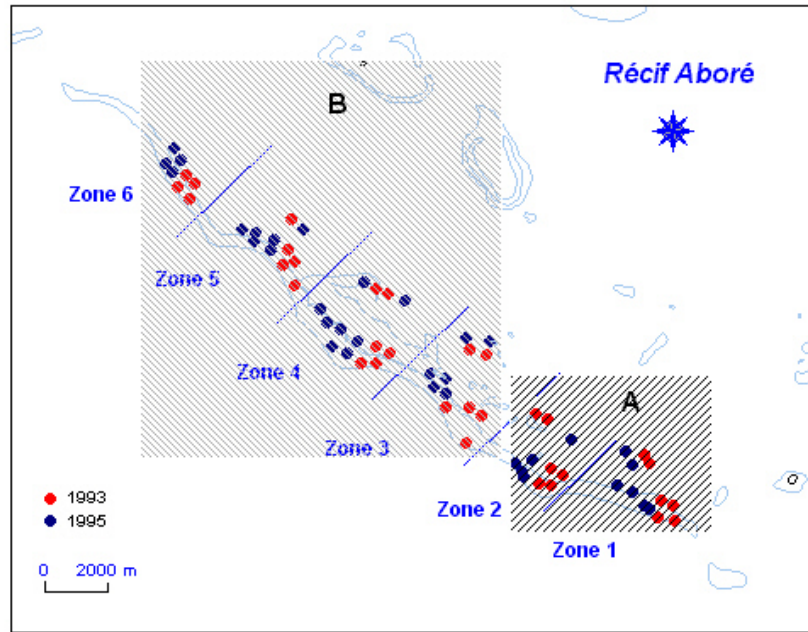


Figure IV.3. Protocole expérimental des observations visuelles sur le Récif Aboré. La zone A est restée en réserve depuis 1990, la zone B a été ouverte de 1993 à 1996. 12 stations ont été réalisées dans la zone A les deux années. Dans la zone B, 21 et 24 stations ont été réalisées en 1993 et 1995, respectivement.

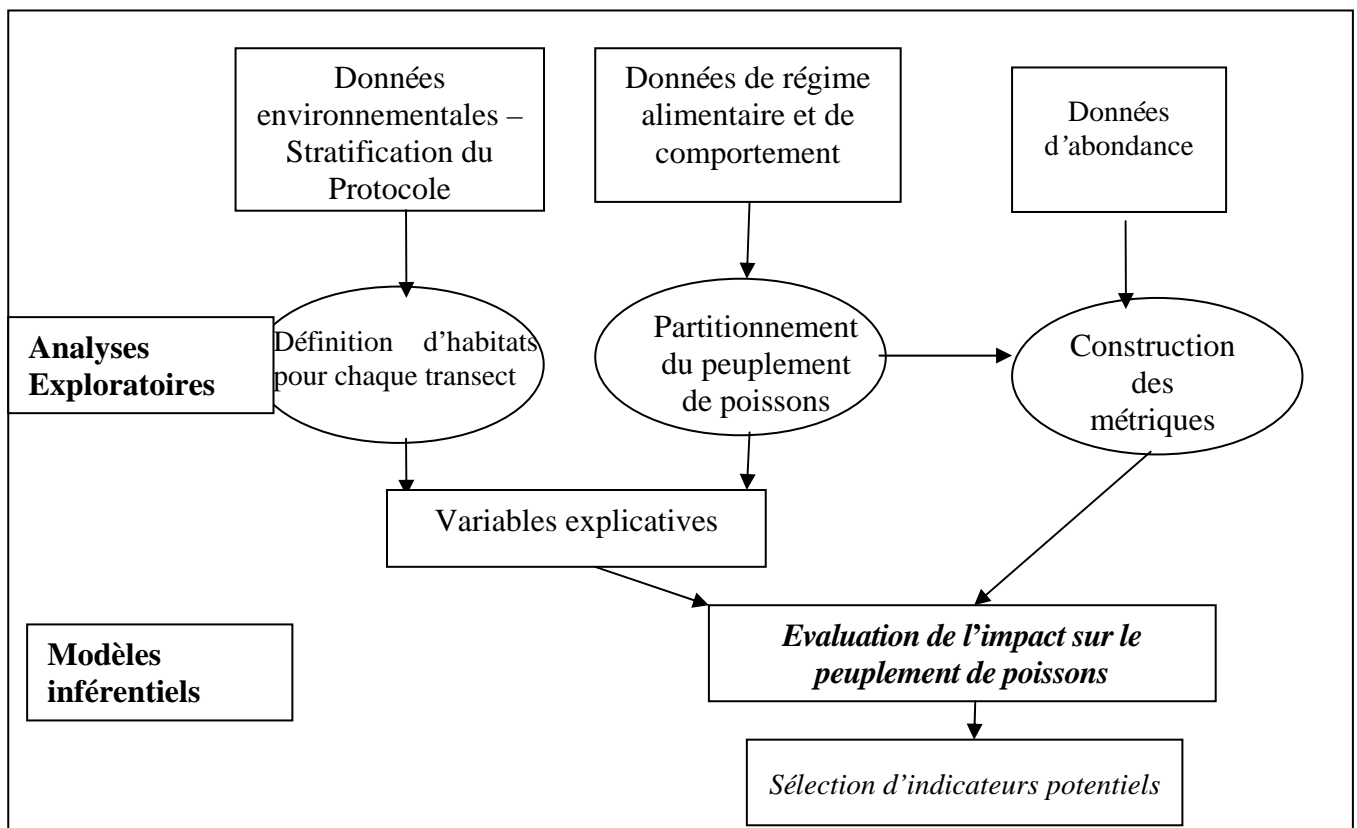


Figure IV.4. Schéma d'analyse des données.

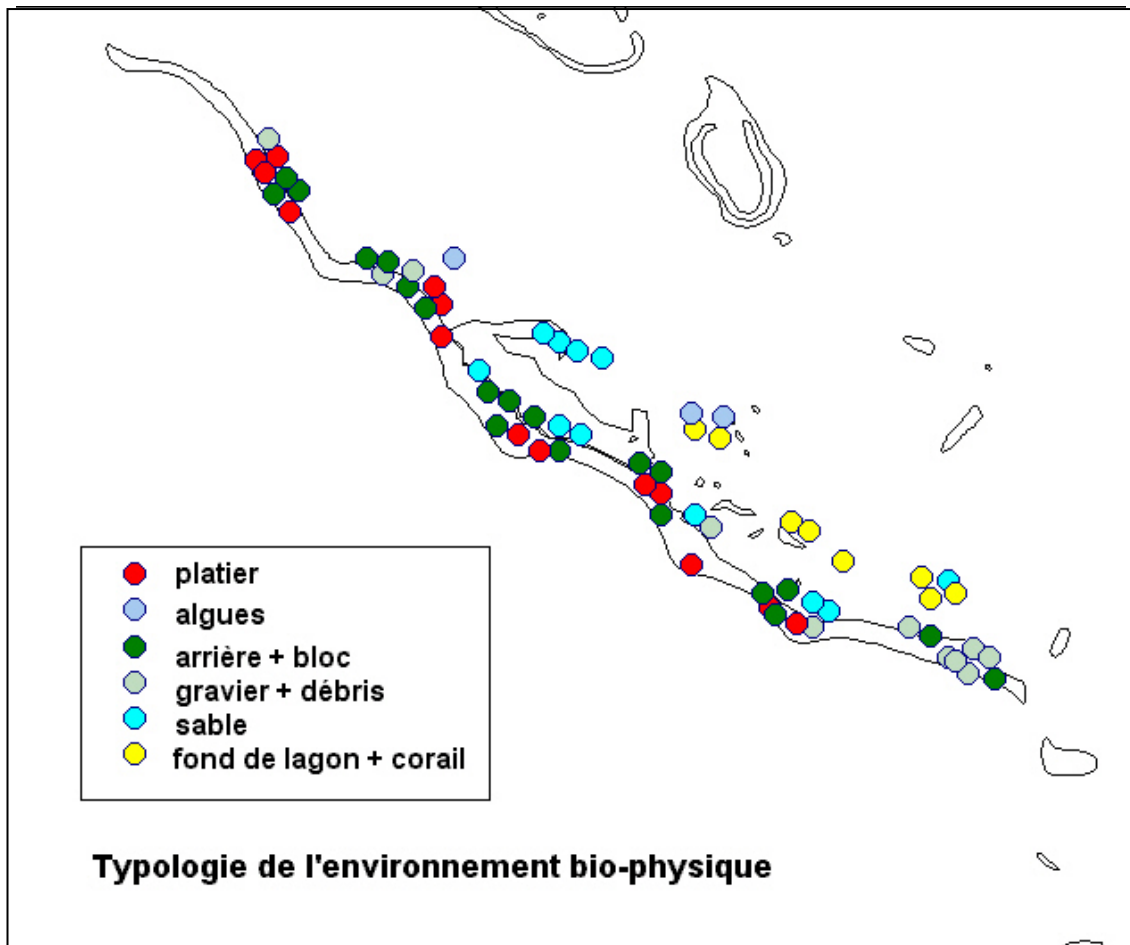


Figure IV.5. Post-stratification des stations en fonction de la nature du substrat et des organismes recouvants.

Construction de variables synthétiques du peuplement. Un nombre très élevé d'espèces (374) a été observé, chaque espèce étant relevée à très peu de stations et avec une densité très faible. Cette *hyperdiversité*, typique des écosystèmes coralliens, pose des problèmes pour l'analyse de l'effet des réserves. Les espèces sont donc regroupées afin de travailler sur des densités ou des nombres d'espèces par groupe. Plusieurs critères de regroupement ont été considérés : a) la mobilité (4 niveaux); b) le régime alimentaire; et c) la famille taxonomique.

Les deux premiers critères ont été choisis sur la base des caractéristiques des espèces susceptibles d'être impactées lors l'instauration d'une réserve³³. Ainsi, les espèces sont plus ou moins affectées en fonction de leur mobilité, et selon leur position dans la chaîne trophique³⁴. Le groupement par régime alimentaire a été obtenu par une Analyse Factorielle des Correspondances (AFC) sur les profils alimentaires, suivie d'une CAH sur tous les axes factoriels. On obtient une classification en 7 classes qui représentent les principaux groupes trophiques du peuplement de poissons (Figure IV.6.).

³³ voir § IV.1.1 ; effets attendus des ZMP sur la dynamique des populations

³⁴ les prédateurs de haut niveau sont en général les cibles privilégiées des pêcheurs.

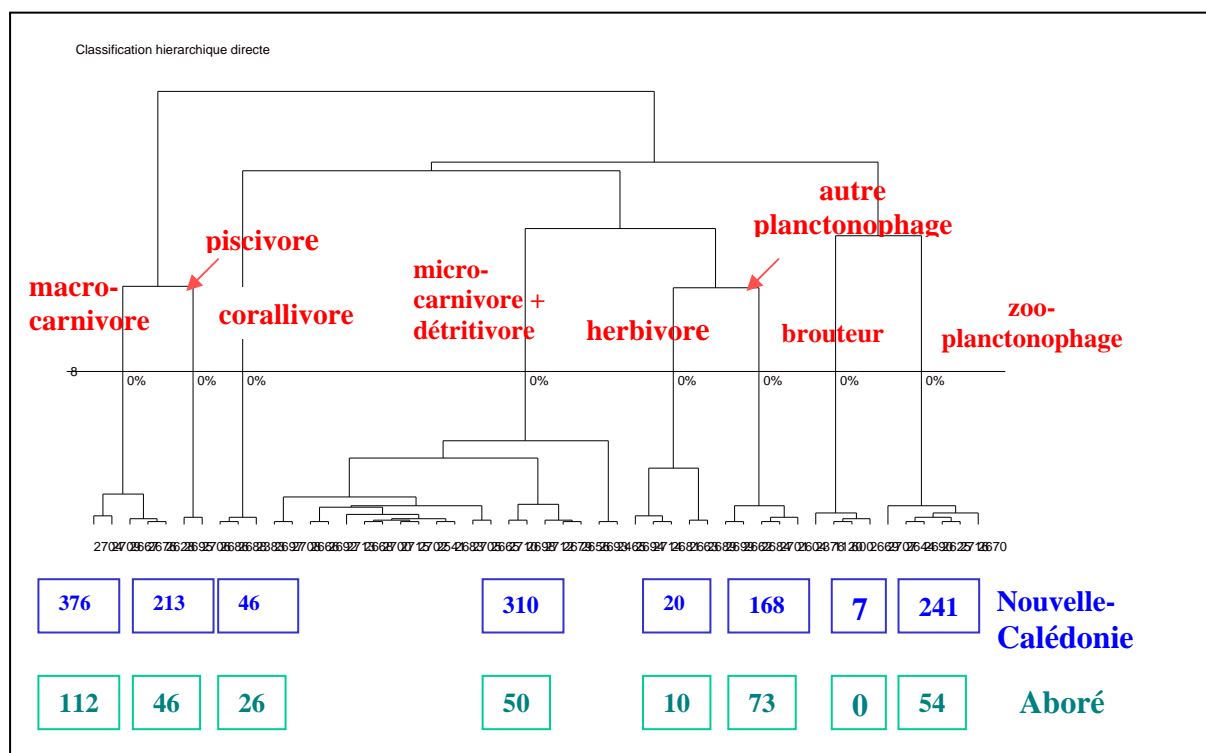


Figure IV.6 Résultats de la classification sur les régimes alimentaires. L'analyse sur les espèces rencontrées à Aboré (en vert) donne des résultats similaires (en termes d'importance relatives des classes) à celle effectuée sur l'ensemble des espèces de Nouvelle-Calédonie (en bleu).

Evaluation de l'impact de la réserve. Une fois les groupes de stations et les groupes d'espèces constitués, l'impact de la réserve est évalué grâce à un modèle inférentiel sur les densités observées. La distribution des densités conduit à adopter une transformation en log. Le critère de mobilité ne donne pas un ajustement correct. Par contre, le modèle linéaire à 4 facteurs *habitat*groupe trophique*zone réserve*année* donne des résultats satisfaisants. A partir du modèle complet, le modèle *log(densité)~groupe trophique*habitat+zone réserve*année* est sélectionné (Tableau IV.3).

Source	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	F	Pr >F
Modèle	48	981.7	20.45	27.44	0.0001
Erreur	424	316.0	0.75		
R ²	0.76				
Source	ddl	Somme des Carrés de type III	Carré moyen	F	Pr >F
zone réserve	1	9.23	9.23	12.38	0.0005
année	1	28.31	28.31	37.98	0.0001
habitat	5	11.90	2.38	3.19	0.0077
groupe trophique		593.45	98.91	132.7	0.0001
année*zone réserve		4.24	4.24	5.68	0.0176
zone réserve*habitat		6.69	1.67	2.24	0.0635
habitat*groupe trophique		66.90	2.23	2.99	0.0001

Tableau IV.3. Table d'analyse de la variance du modèle sélectionné à partir du modèle à 4 facteurs *log(densité)~habitat*groupe trophique*zone réserve*année*.

L'effet de la pêche sur le peuplement est démontré de part l'interaction significative entre les facteurs zone réserve et année.

Les moyennes ajustées :

année + zone réserve + zone réserve:année			
A93	B93	A95	B95
0.2274	0.3482	-0.1258	-0.4498

montrent que l'abondance des espèces rencontrées a globalement baissé entre 1993 et 1995, mais que cette baisse est plus importante dans la zone qui a été ouverte à la pêche. Cette zone présentait une abondance supérieure à la zone A en 1993.

Conclusion

Cette approche permet de mettre en évidence un effet sur l'ensemble du peuplement de l'ouverture à la pêche dans une partie de la réserve, bien que des changements annuels soient également identifiés grâce aux données obtenues dans la zone qui est restée en réserve. La prise en compte de l'habitat permet de s'affranchir de l'absence de réelle réplication au niveau des stations. On note que la démarche est transposable à une situation inverse où une réserve est mise en place dans une zone exploitée.

L'analyse a été poursuivie en étudiant d'autres variables (taille moyenne, biomasse et diversité spécifique) qui pourraient indiquer une perturbation du peuplement due à la pêche. D'autres critères de groupement des espèces ont également été considérés, basés entre autres sur la taxonomie, la taille adulte, la stratégie démographique. Ces analyses ont fait l'objet d'un stage de DEA (Marion AMAND), d'une communication (Amand et al. 2003a), d'un article soumis (Amand et al. 2003b) et d'un autre article en préparation (Pelletier et al. *in prep.*). On analysera aussi un deuxième jeu de données portant uniquement sur les espèces exploitées, collecté sur le récif Aboré à la même époque que celui qui vient d'être présenté. Enfin, le récif Aboré ayant été définitivement fermé à la pêche en 1995, il apparaît nécessaire d'étudier l'évolution du peuplement depuis cette date. A cet effet, une expérience similaire à celles de 1993 et 1995 a été réalisée en août 2001, et les données en seront analysées dans le cadre de la thèse de Marion AMAND.

Contrairement aux études qui ont pu être recensées au § IV.3.1, l'effet de la réserve est évalué sur l'ensemble de l'assemblage spécifique. En ce sens, cette approche multivariée conduit vers la **définition d'indicateurs synthétiques** de l'impact de réserves sur les peuplements marins, mais la réflexion demande à être poursuivie.

IV.4. Evaluation de l'impact de ZMP par des modèles dynamiques.

Les études empiriques à partir de plans d'expérience contrôlés mettent en évidence l'existence éventuelle d'un effet de la ZMP, et en fournissent une estimation. Elles identifient aussi les variables les plus sensibles à la présence d'une ZMP, en termes d'espèces, d'attributs démographiques (longueur, maturité etc...), et d'indices de niveau de population (densité, biomasse, richesse spécifique, etc...) pour conduire vers le concept d'*indicateur de l'état des ressources et des écosystèmes*. Cependant, leurs résultats peuvent difficilement être extrapolés à d'autres situations que celle qui prévalait au moment de l'expérience. Ainsi, les questions de « design » des ZMP ne peuvent être étudiées à partir d'études empiriques³⁴. De plus, ces approches ne permettent pas d'analyser les causes et les mécanismes qui conduisent à un éventuel effet ZMP. Ce type de question est plus facilement abordé à l'aide de modèles exploratoires de dynamique des populations. Ces modèles présentent aussi l'avantage de pouvoir évaluer l'impact d'une ZMP, même en l'absence de données antérieures à sa mise en place (Attwood & Bennett 1995).

Depuis une dizaine d'années, un certain nombre de modèles ont été développés dans le but d'évaluer l'efficacité d'une ZMP en termes de conservation ou de réhabilitation de la population, et/ou d'augmentation des captures et des revenus de la pêche. Ils peuvent être assez facilement classés en fonction de la complexité du modèle. Sauf mention contraire, ces modèles s'intéressent à des réserves permanentes, i.e. des zones totalement interdites à la pêche tout au long de l'année.

Dans un premier temps, on présente les modèles qui décrivent une seule population à la fois, afin de bien analyser comment une réserve modifie la dynamique d'une population³⁵. Les modèles existants de pêcheries complexes, plurispécifiques sont ensuite décrits. Enfin, on détaille un modèle original, générique de la dynamique d'une pêcherie complexe, et l'outil de simulation développé autour de ce modèle.

Ce paragraphe fait l'objet d'un article sous presse (Mahévas & Pelletier 2003) et d'un autre en préparation (Pelletier & Mahévas 2003)

IV.4.1. Modèles monospécifiques.

Dans un premier type de modèle, la dynamique de la population n'est pas explicitement spatiale et la présence d'une réserve est simplement décrite par un paramètre comme une fraction de biomasse inaccessible (Lauck et al. 1998 ; Dahlgren & Sobel 2000), ou la proportion de la zone de pêche mise en réserve (Hastings & Botsford 1999 ; Parrish 1999 ; Mangel 1998, 2000a, 2000b ; Pezzey et al. 2000)³⁶. La population est décrite par un modèle de dynamique de biomasse, par ex. un modèle logistique (Lauck et al. 1998 ; Mangel 1998, 2000b ; Pezzey et al. 2000), ou un modèle stock-recrutement de Ricker (Parrish 1999). La population est supposée se redistribuer instantanément sur toute la zone : elle est homogène en permanence.

Dans ces exemples, les auteurs s'intéressent principalement à l'impact de la taille de la réserve sur des points de référence biologiques comme la production maximale à l'équilibre (MSY) ou le pourcentage de la biomasse par rapport à la biomasse vierge³⁷. Logiquement en l'absence d'autres mesures de gestion, la taille de réserve requise pour équilibrer la dynamique est élevée, de 20% à 50% de la région (Parrish 1999 ; Dahlgren & Sobel 2000). Mangel (1998) démontre que l'équilibre de la population³⁸ est atteint pour une infinité de combinaisons du taux d'exploitation et de la taille relative de la réserve, ce qui permet de jouer sur les deux paramètres pour contrôler la population. En prenant en compte le caractère aléatoire de l'exploitation, la taille optimale de la réserve pour un

³⁴ sauf dans une approche de type gestion adaptative, mais à quel coût !

³⁵ voir aussi Guénette et al. 1998 qui compare certains modèles

³⁶ voir aussi Horwood et al. (1998) qui décomposent la mortalité par pêche en mortalité dans la ZMP et à l'extérieur de la ZMP.

³⁷ voir par ex. Mace (1994)

³⁸ et donc la MSY

risque³⁹ donné peut être calculée en fonction du niveau critique, de la variabilité de l'exploitation et de l'horizon de temps considéré (Mangel 2000b). Dans ce cadre stochastique, des réserves de 20 à 30% de la région sont nécessaires pour garantir la persistance de la population ; les captures qui en résultent sont supérieures à celles du cas sans réserves. Lauck et al. (1998) montrent que le risque d'effondrement de la population est bien plus élevé quand la proportion de biomasse protégée diminue. Mangel (2000a) élargit la problématique à celle de l'écosystème ; dans son modèle, la destruction partielle des habitats de reproduction équivaut à une mortalité accrue sur les géniteurs, d'où l'intérêt, pour la population mais aussi pour les captures, de protéger ces habitats. De plus, les variations des captures et de l'abondance étant retardées par rapport à celles de l'habitat, ces variables ne semblent pas de bons indicateurs de la santé de l'écosystème en termes de qualité des habitats.

Cependant, l'intérêt de ces modèles est limité du fait de leurs simplifications abusives concernant la structure et la dynamique de la population, et notamment les processus de migration et les structurations spatiales considérés comme essentiels dans l'évaluation de l'effet de ZMP.

Ainsi, un certain nombre de modèles spatialement explicites se placent dans le cadre de *la théorie des métapopulations* (cf. § I.1) pour évaluer l'impact de réserves sur la dynamique de populations exploitées. Grâce à un modèle de dynamique de patch⁴⁰ avec dispersion aléatoire entre les patches, Man et al. (1995) montrent que l'établissement d'une réserve permet de maximiser à la fois le stock et les captures, dès lors que le taux d'extinction dû à la pêche est assez élevé. De plus, la population peut être plus intensément exploitée dans le cas d'une réserve. La proportion optimale de patches en réserves ne peut dépasser 0.5. Bien qu'original, ce formalisme semble trop réducteur pour évaluer l'impact d'une réserve sur une pêcherie. Le modèle de Crowder et al. (2000) décrit la dynamique de l'abondance dans des patches-sources et des patches-puits entre lesquels des propagules se dispersent de manière directionnelle ou non orientée. D'après les simulations, une bonne évaluation de la dynamique source-puits apparaît indispensable pour un placement correct des réserves, un mauvais placement (notamment dans des habitats peu productifs -patches-puits-) pouvant même se traduire par des effets négatifs sur la population sous certaines conditions. Ce résultat est cohérent avec ceux de Possingham & Roughgarden (1990), Tuck & Possingham (1994), et Supriatna & Possingham (1998) déjà évoqués au § II.2. Un placement correct des réserves est d'autant plus crucial que les populations sont surexploitées, les habitats de qualité médiocre et les réserves de taille restreinte. Dans le cas plus précis mais toujours théorique d'une métapopulation avec un pool larvaire commun et une phase adulte sédentaire répartie dans de nombreuses sous-populations indépendantes⁴¹, maximiser la rente économique conduit à exploiter une seule sous-population et à garder les autres comme stock reproducteur (Brown & Roughgarden 1997).

Indépendamment de la théorie des métapopulations⁴², Burkey (1989) montre que le *risque d'extinction* d'une population est beaucoup plus grand si la zone refuge est constituée de plusieurs petites réserves, plutôt qu'une seule grande. Néanmoins, si la population peut circuler entre les réserves par des migrations, cet effet est très atténué. La *fragmentation des habitats* augmente considérablement la probabilité d'extinction d'une population en raison de la stochasticité démographique et environnementale.

Les modèles précédents sont intéressants car spatialement explicites, mais ils ne reflètent pas les *processus démographiques* qui affectent les populations, et la structuration qui leur est associée. Un troisième ensemble de modèles pallie cet inconvénient. Il s'agit de modèles plus classiques en halieutique, dont l'archétype est celui de Beverton et Holt (1957) (voir § II.2) : la population

³⁹ classiquement, le risque est la probabilité que la population tombe en deçà d'un niveau critique au cours de la période considérée.

⁴⁰ ce type de modèle décrit la dynamique de la proportion de patches occupés, i.e. contenant au moins un poisson (modèle présence/absence). Il ne considère donc pas l'abondance de la population (voir § II.1). La mortalité naturelle est (entre autres) négligée et le recrutement est implicitement instantané après la migration.

⁴¹ et en compétition pour l'espace, invertébrés sessiles par exemple

⁴² qui lie complètement le design des ZMP à la structuration « fonctionnelle » en sources et puits

structurée en âge se répartit entre deux compartiments liés par des transferts d'individus *post-recrutés*. En supposant une exploitation et un recrutement constants, le modèle devient un modèle de *rendement par recrue équilibré* qui permet d'évaluer les effets sur la production et la biomasse à long terme, de différentes répartitions de l'effort de pêche (Beverton et Holt 1957 ; Pelletier et Magal 1996). Notamment, l'effet de la fermeture permanente d'un patch à la pêche est étudié en fonction de la mortalité par pêche globale, de la taille de la réserve, et des taux de mouvement entre compartiments. (Polacheck 1990 ; Die & Watson 1992 ; DeMartini 1993). D'après les simulations, l'instauration d'une réserve se traduit par des gains de rendement par recrue et des biomasses de géniteurs plus grandes *si la mortalité par pêche est élevée* (Polacheck 1990 ; DeMartini 1993). Le gain de rendement, consécutif au report de l'effort de pêche dans le compartiment exploitable, est toutefois modéré, et dépend de la taille du refuge et de la mobilité de la population : des taux de mouvement élevés⁴³ requièrent une réserve plus grande pour parvenir à un même gain. Ces bénéfices limités étaient aussi prévus par Beverton & Holt (1957)⁴⁴. Dans certaines conditions, le rendement par recrue peut diminuer sous l'effet de la réserve (Die & Watson 1992), mais le rendement en valeur est amélioré. A l'inverse du rendement par recrue, la biomasse de géniteurs augmente sensiblement, même pour des réserves de petite taille (Polacheck 1990 ; DeMartini 1993). Parmi les modèles à l'équilibre, le modèle de Horwood et al. (1998) est le seul⁴⁵ à envisager des ZMP qui ne soient pas des réserves, comme l'interdiction du chalutage dans les frayères au moment de la reproduction. Cependant, l'application à la sole du Canal de Bristol est réalisée à partir d'un modèle non spatialisé, avec de grosses simplifications pour l'évaluation de la mortalité par pêche. Sous ce modèle, l'effet positif de cette ZMP sur le rendement par recrue apparaît limité⁴⁶. Pelletier & Magal (1996) trouvent d'ailleurs qu'il est préférable de protéger les immatures dans les nourriceries que les géniteurs au moment de la reproduction.

Outre l'hypothèse d'équilibre, deux hypothèses sous-tendent tous ces modèles : a) le mouvement est de type dispersion diffusive non orientée, et b) la distribution spatiale initiale est homogène. Ceci n'est pas réaliste pour les populations qui effectuent régulièrement des migrations orientées (comme celles liées à la reproduction par ex). De plus, la notion de diffusion implique que le taux de mouvement dépend à la fois de la *taille de la réserve et de l'abondance de la population* dans chaque compartiment. Du fait des hypothèses de distribution uniforme et de mouvements indépendants de l'âge, le modèle ne permet pas d'aborder la question de la localisation d'une réserve, voire de sa taille. Par ailleurs, un pas de temps annuel exclut l'exploration de ZMP saisonnières (à l'exception de Pelletier & Magal 1996). De par l'hypothèse d'équilibre, ces modèles s'intéressent à la surpêche de la croissance, i.e. à la possibilité de modifier le diagramme d'exploitation⁴⁷ et la mortalité par pêche globale par instauration d'une réserve, ce qui peut se traduire par une abondance plus grande à l'intérieur et en dehors de la réserve, et une taille moyenne supérieure dans la réserve. En aucun cas, ces modèles ne peuvent évaluer les effets sur la reproduction et l'exportation par dispersion larvaire. Ils sont donc susceptibles de sous-estimer l'impact d'une réserve.

Dans un autre groupe de modèles, *l'impact de la réserve sur la reproduction* est évalué grâce à l'introduction dans le modèle d'une *relation stock-recrutement* (Walters et al. 1993 ; Attwood & Bennett 1995 ; Holland & Brazee 1996 ; Sladek Nowlis & Roberts 1999 ; Guénette & Pitcher 1999 ; Lundberg & Jonzen 1999 ; Guénette et al. 2000 ; Mangel 2000c ; Martell et al. 2000 ; St Mary et al. 2000), généralement une relation de type Beverton-Holt. Lorsqu'ils incluent de plus une *structure en âge ou en longueur*, ces modèles prennent en compte l'*augmentation de la fécondité*

⁴³ Le taux de mouvement est en relation directe avec la longueur de la frontière entre les deux compartiments (mouvement de type diffusif). Polacheck suppose dans ses calculs un refuge carré situé à l'intérieur de l'autre compartiment.

⁴⁵ ces auteurs considéraient d'ailleurs un taux de mouvement très élevé. Dans ces conditions, il n'est pas surprenant qu'une réserve ait peu d'effet sur la dynamique de la population.

⁴⁶ à l'exception d'un des modèles de Pelletier & Magal (1996) qui a déjà été discuté au § II.3.

⁴⁷ ce résultat n'est guère étonnant, car la zone fermée ne correspond pas à une réelle concentration de l'effort.

⁴⁷ profil de la mortalité par pêche selon les groupes d'âge.

individuelle due à une taille moyenne plus élevée. Ces deux seuls points conduisent à un **impact plus positif des réserves** avec une production équilibrée (MSY) accrue et une population plus robuste à la surexploitation du fait du « réservoir » de géniteurs et de recrutement dans la zone fermée (Guénette & Pitcher 1999). De même, Attwood & Bennett (1995) montrent que l'instauration d'une réserve ne peut augmenter la production d'une espèce à recrutement constant, mais qu'en cas de relation stock-recrutement, les productions peuvent être augmentées dans des proportions allant jusqu'à 75%. La qualité de l'habitat⁴⁸ dans la réserve influence positivement les captures en dehors de celle-ci, mais quand la sélection de l'habitat dépend de la densité, la réserve doit être plus grande pour être efficace (Lundberg & Jonzen 1999). Ces modèles sont tous déterministes, à l'exception de celui de Mangel (2000c). En introduisant de la variabilité environnementale, cet auteur illustre l'inévitable compromis moyenne-variance pour les captures : à mesure que la réserve augmente, les captures diminuent, mais sont moins variables. Ce compromis est résumé dans la relation entre la borne inférieure de l'intervalle de confiance de la capture, et la taille de la réserve : la courbe correspondante présente un maximum pour une taille relative de 40%.

En ce qui concerne la nature des mouvements, la **dispersion larvaire** apparaît à elle seule susceptible de soutenir les productions dans les zones adjacentes à la réserve (Sladek Nowlis & Roberts 1997), en fermant toutefois plus de 40% de la zone à la pêche (dans l'article cité). Par rapport à une gestion par taille minimale de capture, la gestion par réserve entraîne des réductions de capture similaires à court terme, mais produit des **niveaux de capture plus stables et plus élevés en moyenne**. Pour une ressource sédentaire comme l'oursin, et de plus sujette à un effet Allee au niveau de la reproduction, l'établissement d'une réserve est nécessaire pour prévenir l'effondrement de la population et garantir des captures élevées (Botsford et al. 1993 ; Quinn et al. 1993 ; Botsford et al. 1994). L'exploitation du stock d'oursin du Nord de la Californie a en effet fortement augmenté dans les années 1990⁴⁹, et les captures déclinent, bien que la pêche est contrôlée par le biais de taille minimale et de fermeture totale pendant 1 à 2 mois de l'année. Contrôler l'effort par des fermetures périodiques par rotation de certaines zones permet en théorie de laisser des densités locales suffisantes à tout moment de l'année. Une exploitation par pulses donne de meilleurs rendements qu'un taux d'exploitation constant dans cet exemple, avec une période optimale de 5 ans (Botsford et al. 1993). Une localisation judicieuse des réserves permet aussi de tirer bénéfice des zones de meilleure productivité. Cependant, une évaluation correcte de ces effets sur la dynamique du stock dépend de l'allocation spatiale de l'effort de pêche, du comportement agrégatif de la ressource, et du couplage des sous-populations par la dispersion larvaire, tous processus relativement mal connus dans ce cas.

Mis à part les espèces strictement sédentaires, la plupart des populations possèdent des **stades post-recrutés mobiles**. Ces mouvements sont décrits soit sous forme de dispersion non orientée, soit sous forme de migration. Attwood & Bennett (1995) comparent les effets de réserves sur des espèces de différentes mobilités. Le galjoen étant très mobile, seule la taille de la réserve importe, et non l'espacement : 1/8 et 50% de la zone en réserve augmentent la production de 20% et 50% respectivement. Le blacktail bougeant essentiellement par dispersion larvaire, plusieurs petites réserves (de moins de 5% de la zone pour chacune) régulièrement espacées sont préférables. **La taille de la réserve est donc étroitement liée à la mobilité des espèces** : trop grande, les espèces résidentes ne vont pas exporter de larves ; trop petite, les espèces mobiles vont transiter trop vite. Maury (1998) examine la variation du rendement par recrue d'une population théorique en fonction de ses mouvements : diffusion et/ou migration saisonnière, et de la taille de la réserve, mais cette approche ne prend pas en compte les processus liés à la reproduction.

La plupart des modèles cités précédemment considèrent des **mouvements dispersifs uniformes sur l'ensemble de la région** ; de ce fait, **l'impact de réserves est seulement évalué en fonction de leur taille et de leur espacement, et non de leur emplacement**. Des réserves nombreuses, espacées en fonction de la distance de dispersion moyenne sont en général appropriées pour les populations

⁴⁸ mesurée par ex. par son influence sur le succès de la reproduction.

⁴⁹ principale pêcherie commerciale de Californie en revenu et en tonnage.

sédentaires comme l'oursin ou le blacktail. De plus, la saisonnalité des mouvements et de la dynamique en général n'est pas prise en compte. Walters et al. (1993), Pelletier & Magal (1996), Guénette et al. (2000) et Martell et al. (2000)⁵⁰ simulent les schémas migratoires et la répartition spatiale et temporelle de l'effort de pêche. Cette approche est plus réaliste et elle permet de comparer une gamme plus large de scénarii de gestion. Dans le cas de la morue de Terre-Neuve, Guénette et al. (2000) comparent des fermetures hivernales de la pêche au chalut, des réserves situées à divers endroits (corridors de migration, talus continental, etc...), et certaines combinaisons de ces mesures. Il apparaît que le stock n'aurait pu être protégé de l'effondrement avec des réserves seulement, mais qu'une réduction d'effort aurait été nécessaire. Les fermetures saisonnières ne sont pas non plus suffisantes à elles seules. Dans le cas de la langouste d'Australie, Walters et al. (1993) testent des modifications de la taille minimale de capture, de la zone de régulation, du nombre de casiers autorisés dans chaque zone, et de la proportion d'effort maximal par quinzaine, autorisée dans chaque zone. Les résultats montrent qu'il est difficile, quelle que soit la mesure de gestion considérée, de limiter l'exploitation des immatures sans une perte sur les captures, et ce en raison de la haute valeur commerciale des petites langoustes. D'un autre côté, les adultes sont protégés par une accessibilité moindre à la pêche et une moindre valeur commerciale. Martell et al. (2000) comparent également plusieurs mesures de gestion pour la pêcherie de fausse morue du Détroit de Georgia (Colombie Britannique). Selon leurs résultats, passer 10% de la zone en réserve est la stratégie la moins risquée⁵¹ en termes de taux d'exploitation, mais une réduction de 50% de l'effort de pêche fournirait une production maximale (avec un risque doublé). Augmenter la taille minimale de capture conduit à une production équivalente à la réserve, mais avec un risque triplé. Un compromis est donc à trouver entre risque et revenu.

Du fait qu'ils explicitent les distributions spatiales, voire saisonnières, des populations et de l'effort de pêche, ces modèles permettent d'explorer divers scénarii de gestion et de se poser la question de la localisation optimale des réserves, en plus de celle de leur taille. Une autre raison de s'intéresser à l'emplacement de la réserve apparaît lorsqu'on étudie l'influence de l'hydrodynamisme sur la dispersion larvaire. Dans le cas de la langouste des Bahamas, Stockhausen et al. (2000) ont développé un modèle complexe composé de trois sous-modèles couplés : phase pélagique, phase benthique et reproduction. Le sous-modèle pélagique est un modèle de diffusion-advection-réaction forcé par les courants advectifs et la turbulence. Avec ce modèle, l'impact d'une réserve dépend de manière complexe de sa localisation, de sa taille et de l'hydrodynamisme. De nombreuses configurations de réserve améliorent à la fois le niveau des captures et la production larvaire. Ces résultats illustrent le danger de vouloir définir une règle simple pour définir une réserve, comme par ex. un pourcentage de la région.

Malgré la diversité de tous ces modèles, quelques enseignements généraux peuvent en être tirés. D'abord, ***une réserve augmentera la production d'une population si la mortalité par pêche est déjà élevée***. Effectivement, il s'agit d'une mesure de réduction de la mortalité par pêche, alors que la plupart des autres mesures de gestion peuvent être déclinées soit comme des augmentations, soit comme des diminutions de la mortalité par pêche⁵². Deuxièmement, ***l'impact d'une réserve dépend de manière critique des mouvements de la population à tous les stades***, une trop faible ou une trop grande mobilité atténuent les effets positifs de la réserve sur les zones adjacentes, les effets dans la réserve sont bien évidemment plus marqués en cas de faible mobilité. Même avec une population mobile, ***une réserve accroît la résilience de la population -a fortiori*** si cette réserve comprend une zone de reproduction-, car la biomasse de géniteurs y est toujours plus élevée. Les réserves sont donc plus efficaces pour des situations de surpêche du recrutement, que dans des cas de surpêche de la croissance⁵³. Enfin, les réserves doivent être irréaliment grandes pour assurer la viabilité de la

⁵⁰ Walters et al. (1993), Guénette et al. (2000) et Martell et al. (2000) sont des variantes du programme FISHMOD de Walters.

⁵¹ en termes de taux d'exploitation. Le risque est ici de maintenir un taux d'exploitation élevé une année de faible recrutement.

⁵² on n'imaginerait pas augmenter le maillage ou réduire l'effort en cas de sous-exploitation...

⁵³ sauf en cas de forte surexploitation de la croissance, voir Pelletier & Magal (1996).

ressource, si elles constituent la seule mesure de gestion. En règle générale, *il est donc nécessaire de les considérer en association avec d'autres mesures de régulation de l'effort*.

Les modèles cités dans ce paragraphe sont des modèles mathématiques utilisés dans des simulations à but exploratoire. Les ZMP envisagées sont uniquement des réserves permanentes⁵⁴. L'activité de pêche y est décrite par la quantité d'effort global sur la région, et pour les modèles les plus élaborés comme FISHMOD⁵⁵, par sa répartition spatiale et temporelle. L'effort initialement alloué à la réserve est supposé se reporter sur le reste de la zone.

IV.4.2. Les modèles existants de la dynamique d'une pêcherie complexe.

Avant de s'intéresser à l'évaluation de l'impact d'une ZMP, on dresse un rapide tour d'horizon des modèles de pêcherie complexe.

Les modèles existants ressortissent à deux approches de modélisation : les modèles basés sur des entités, issus de l'intelligence artificielle, et les modèles basés sur des variables d'état décrivant les populations et l'activité de pêche (voir chap. II pour la comparaison des formalismes). Le développement des premiers a été motivé par le besoin de prendre en compte des interactions complexes entre entités de bases (par ex. les poissons, les pêcheurs). Ainsi qu'il a été mentionné au § II.2., l'objectif de ces modèles est de faire émerger des macro-phénomènes à partir des interactions entre ces comportements individuels. Bousquet (1995) a ainsi modélisé la dynamique de l'exploitation pour la pêcherie du delta central du Niger, et Le Fur (1995) celle de la pêcherie artisanale sénégalaise. Dans ces modèles, le pêcheur et les autres acteurs de la pêcherie (mareyeurs, vendeurs de poisson, etc..) constituent les agents, et il s'agit d'étudier la dynamique globale de l'exploitation qui résulte des interactions entre ces agents humains. On peut faire le parallèle avec les objectifs éthologiques des modèles IBM de dynamique de populations halieutiques (voir des exemples au § II.2). Pour des raisons déjà évoquées en conclusion du § II.2, ce type de modèle ne me semble pas le plus approprié quand il s'agit de quantifier la dynamique de ressources ou de captures résultant de divers scénarii d'exploitation et de gestion. Les modèles mathématiques sont plus adaptés à ces objectifs.

La mise en équation de dynamiques complexes dépendant de plusieurs variables est assez lourde, ce qui interdit généralement toute étude analytique. Ainsi, même si le modèle repose sur des équations mathématiques, évaluer la dynamique et quantifier les résultats requiert de procéder à des simulations. Les modèles de pêcheries complexes déjà développés sont donc pour la plupart des outils de simulation. Murawski (1984), Pikitch (1987), Mesnil & Shepherd (1990) et Ulrich et al. (1999) ont développé des modèles pour évaluer les conséquences à long terme d'une situation initiale où les métiers et l'effort par métier sont fixés. Les modèles de Murawski & Finn (1986) et de Marchal & Horwood (1996) permettent de trouver la répartition optimale de l'effort de pêche entre plusieurs métiers, ou le maillage, qui garantissent une exploitation durable des populations. Laloë & Samba (1991) et Laurec et al. (1991) (modèle SIMUCEL) ont respectivement modélisé la pêcherie artisanale du Sénégal et la pêcherie semi-industrielle française de mer Celtique dans le but d'évaluer les conséquences des interactions techniques sur la dynamique des ressources et de l'exploitation. Au contraire des modèles mentionnés juste avant, ces deux modèles ne sont pas à l'équilibre de par la dynamique de l'allocation de l'effort de pêche entre les métiers⁵⁶.

Dans les références qui viennent d'être citées, la dimension spatiale est soit ignorée, soit implicitement prise en compte via le calcul de mortalités par pêche par métier, cette notion se rapportant *de facto* à certaines zones particulières (voir définition d'un métier au § III.1). Une telle représentation n'est pas suffisamment « riche » pour mettre en regard les deux dynamiques spatialisées des populations et de la pêche, et considérer des variables de contrôle spatialisées. Dans

⁵⁴ sauf Guénette et al. (2000) qui considèrent une fermeture hivernale et Horwood et al. (1998).

⁵⁵ références de Walters, Guénette, etc...

⁵⁶ voir § III.2 pour la description des modèles d'allocation d'effort de pêche dans ces deux exemples.

l'optique plus générale de la gestion durable de l'environnement, « la modélisation spatialement explicite des systèmes écologiques et économiques est essentielle si l'un des buts de la modélisation est de développer une description relativement réaliste de la dynamique passée et des prévisions de l'impact de politiques de gestion alternatives sur le comportement futur du système » (Maxwell & Costanza 1997).

Cependant, les modèles de pêcheries complexes explicitement spatialisés sont peu nombreux. Les modèles cités ci-après sont décrits en annexe III. Le modèle de Allen & McGlade (1986) de la pêcherie démersale de Nouvelle-Ecosse, basé sur des relations prédateur-proie, est surtout un outil heuristique théorique, qui ne s'appuie pas vraiment sur des données réelles. Par contre, il modélise le comportement du pêcheur, ce qui permet d'avoir une réelle dynamique de l'allocation spatiale de l'effort (voir § III.2). Sparre & Willman (1993) ont développé BEAM4, un simulateur bioéconomique de pêcherie complexe initialement cadré pour les pêcheries séquentielles de crevettes. Cet outil permet de tester plusieurs mesures de gestion, y compris des mesures économiques comme des taxes et des droits d'entrée. Le modèle des coûts est relativement détaillé, par contre les prix sont constants. Plusieurs flottilles peuvent être définies avec des sélectivités différentes. L'allocation de l'effort par flottille et par mois est définie par l'utilisateur au départ de la simulation. Le modèle calcule donc une projection à l'équilibre à partir de la situation initiale. Les flottilles se distinguent par leur répartition spatio-temporelle de l'effort et par leur sélectivité. Ainsi, tester une mesure de gestion portant sur un engin se traduit par la modification directe de la sélectivité de la flottille correspondante.

Walters & Bonfil (1999) ont proposé un *modèle spatial plurispécifique, mais décrivant un seul type d'activité de pêche*, en vue de l'évaluation de la pêcherie démersale de Colombie Britannique. Cette pêcherie comprend un nombre limité de zones de pêche caractérisées par leur composition spécifique. Le modèle ne considère pas de saisons et son pas de temps est annuel. La dynamique de la population est rendue spatiale par le fait que les sous-populations dans les différentes zones de pêche se mélangent en fonction du taux de dispersion de l'espèce et de la distance entre ces zones. Mais le modèle ne considère pas de migrations orientées. La dynamique de l'effort suit un modèle de gravité qui redistribue l'effort d'une manière analogue à une distribution idéale libre (cf. § III.2). Dans la mesure du possible, les données d'entrée et paramètres du modèle sont obtenus par des données de logbook ou des données scientifiques. Le modèle permet de tester 4 scénarii de gestion : a) limitation globale de l'effort de pêche ; b) fermeture permanente de certaines zones de pêche ; c) TAC par espèce et par zone de pêche avec rejet de l'espèce quand le TAC est atteint ; d) TAC par espèce et par zone de pêche avec fermeture de la zone pour le reste de l'année quand le TAC est atteint. Ces mesures de gestion sont mises en oeuvre par modification directe de certains paramètres du modèle comme l'attractivité d'une zone (0 pour fermer la zone), le prix d'une espèce (0 si le TAC est atteint). La mise en place d'une mesure de gestion se traduit par une modification de l'allocation spatiale de l'effort du fait du modèle de gravité. Les résultats du modèle suggèrent qu'une gestion par quotas individuels assortis de réserves pour protéger les stocks sensibles serait appropriée, compte tenu de l'incertitude sur l'abondance des stocks.

Le modèle de Holland (2000) couple un *modèle spatial structuré en âge* des principales espèces démersales exploitées sur le Banc Georges (Canada) avec un *modèle empirique de la dynamique des flottilles* qui détermine l'allocation spatiale et temporelle de l'effort de pêche. Les populations se déplacent par dispersion et par migration saisonnière. Les coefficients de transfert sont choisis de manière à refléter les schémas migratoires existants. Le recrutement est uniforme sur toute la région. Dans le modèle des flottilles, le choix du lieu de pêche dépend du profit attendu⁵⁷ et le coût des temps de route est comptabilisé. Les activités de pêche se différencient uniquement par leur lieu de pêche. Les résultats montrent que des réserves correctement positionnées maintiennent et parfois augmentent les revenus globaux de la pêcherie en cas de surexploitation initiale, mais que certaines flottilles peuvent y perdre.

⁵⁷ estimé comme le taux de rente moyen des navires dans cette zone dans le passé.

De fait, *les performances des réserves dépendent beaucoup de la réponse du pêcheur* (en termes de report d'effort dans l'espace et dans le temps)⁵⁸.

Une approche radicalement différente des aspects multispécifiques est proposée par Pitcher et al. (2000) pour *étudier la restauration des écosystèmes marins* à Hong Kong après mise en place de réserves et de récifs artificiels. Après avoir déduit une structure trophique du système en utilisant le modèle ECOPATH (Christensen & Pauly 1992), des simulations quasi-spatiales de la dynamique du système ont été obtenues par modification du modèle ECOSIM (Watson & Walters 1998). Les simulations montrent qu'en absence de réserve, le système devient dominé par les pélagiques, les ressources démersales s'épuisant. A l'inverse, en présence de réserve et de récifs artificiels, la composition spécifique de l'écosystème et des captures redevient un complexe démersal, même sous une hypothèse de mobilité assez forte des espèces. La mise en réserve de 20% de la région est nécessaire pour inverser la tendance à la dégradation du système. Cette approche est prometteuse, même si en l'état actuel des connaissances, le modèle repose sur un grand nombre d'hypothèses non vérifiables. Par contre, le modèle ne décrit l'effort de pêche que sommairement.

Au final, on constate que les outils développés pour les pêcheries complexes ne permettent que très partiellement de répondre aux questions centrales en ce qui concerne l'impact des ZMP sur ce type de pêcherie, à savoir :

- la localisation et la taille adéquates pour une ZMP ;
- l'efficacité de ZMP saisonnières ;
- les mesures de gestion à adjoindre aux ZMP pour une exploitation durable des ressources ;
- l'effet d'une ZMP sur les captures et les populations dans une pêcherie complexe, et notamment la possibilité de contrôle des interactions techniques néfastes par ce moyen ;
- l'effet de la réaction du pêcheur en termes de report d'effort sur l'efficacité d'une ZMP.

Ces questions peuvent être abordées grâce au modèle et à l'outil de simulation qui lui est associé, et qui est présenté dans le paragraphe suivant.

IV.4.3. Un modèle générique de la dynamique d'une pêcherie complexe.

Compte tenu des modèles existants, de leurs avantages et de leurs limitations, un modèle de dynamique de pêcherie complexe, approprié en premier lieu à des ressources démerso-benthiques, a été construit (Pelletier et al. 2001). Ce paragraphe fait l'objet d'un article sous presse (Mahévas & Pelletier 2003) et d'un autre en préparation (Pelletier & Mahévas 2003).

Aspects spatio-temporels. Dans les modèles cités au § IV.4.2, la région de la pêcherie est divisée en zones qui sont à la fois des zones de présence des populations, des lieux de pêche et des zones de gestion. Dans le cas des pêcheries multispécifiques, cette simplification ne permet pas de décrire correctement les interactions techniques qui résultent du recouvrement souvent partiel des zones relatives à plusieurs ressources et plusieurs activités de pêche. Dans notre modèle, *les dynamiques des populations et de l'exploitation sont décrites séparément, et leur interaction résulte de la présence simultanée dans un endroit à un pas de temps donné, d'une population et d'une activité de pêche*. Les mesures de gestion viennent se superposer à ces dynamiques. Le modèle se décompose donc en trois sous-modèles : les populations, l'exploitation et les mesures de gestion. Cette modularité apporte de plus une certaine genericité au modèle qui ne se trouve pas inféodé à l'organisation spatiale particulière d'une population.

Comme il a été montré aux chapitres I et III, la *saisonnalité des distributions des populations et de l'exploitation* est un point essentiel de la dynamique, qui structure chaque année la distribution spatiale des ressources, et la succession des activités de pêche. Les interactions les plus visibles entre ces activités ne sont généralement pas permanentes, mais correspondent à certaines périodes

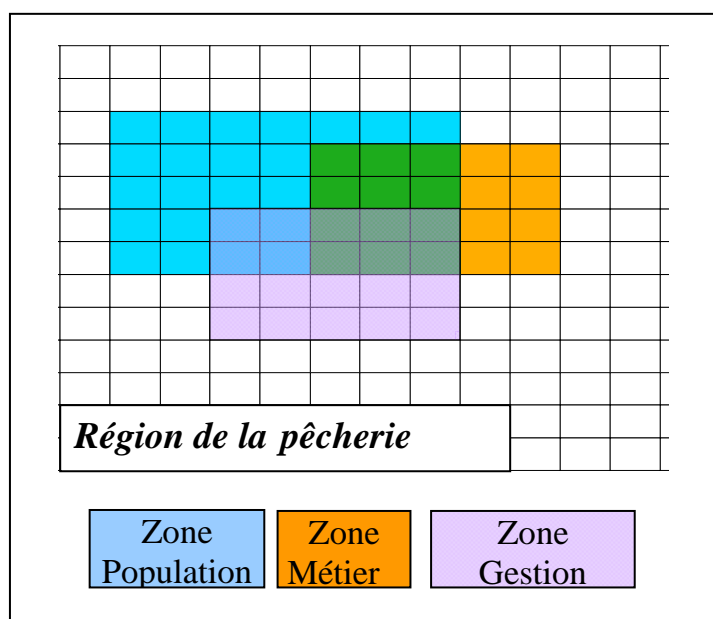
⁵⁸ voir aussi Watson & Restrepo (1995) et Die (1998)

critiques des cycles de vie, par ex. le recrutement ou la période de reproduction. Un modèle de pêche complexe se doit donc de prendre en compte les aspects saisonniers. Chaque population est caractérisée par des saisons qui lui sont propres et rythment les différents événements du cycle de vie au long de l'année. De même, chaque activité de pêche est pratiquée à des périodes spécifiques de l'année. Ainsi, on peut explorer l'effet de mesures de gestion qui entrent en vigueur à certains moments de l'année seulement. Le pas de temps du modèle est *mensuel* afin de décrire les aspects saisonniers. Chaque saison est un groupe de mois consécutifs.

La pêche se inscrit dans une région géographique divisée en une grille de mailles de même taille (Figure IV.7). *Cette taille est spécifiée en fonction, d'une part des caractéristiques des populations et de l'exploitation, et d'autre part de la précision des connaissances sur cette pêche.* A l'extrême, la région peut ne comporter qu'une seule maille. Cette souplesse permet non seulement de s'adapter à différentes pêcheries, mais aussi de comparer des modèles de résolutions spatiales différentes pour une même pêche, et de déterminer le cas échéant la résolution minimale nécessaire pour bien en appréhender la dynamique. Des zones sont définies pour chaque population et chaque activité de pêche (métier). Une zone est constituée par un ensemble de mailles de la région.

Le modèle ne considère pas les hétérogénéités spatio-temporelles à une échelle plus fine que les zones et les saisons. Que ce soit pour les populations ou pour l'effort de pêche, *les variables et les paramètres sont uniformes et constants dans une zone donnée à une saison donnée.*

Figure IV.7. Représentation spatiale de la pêche.



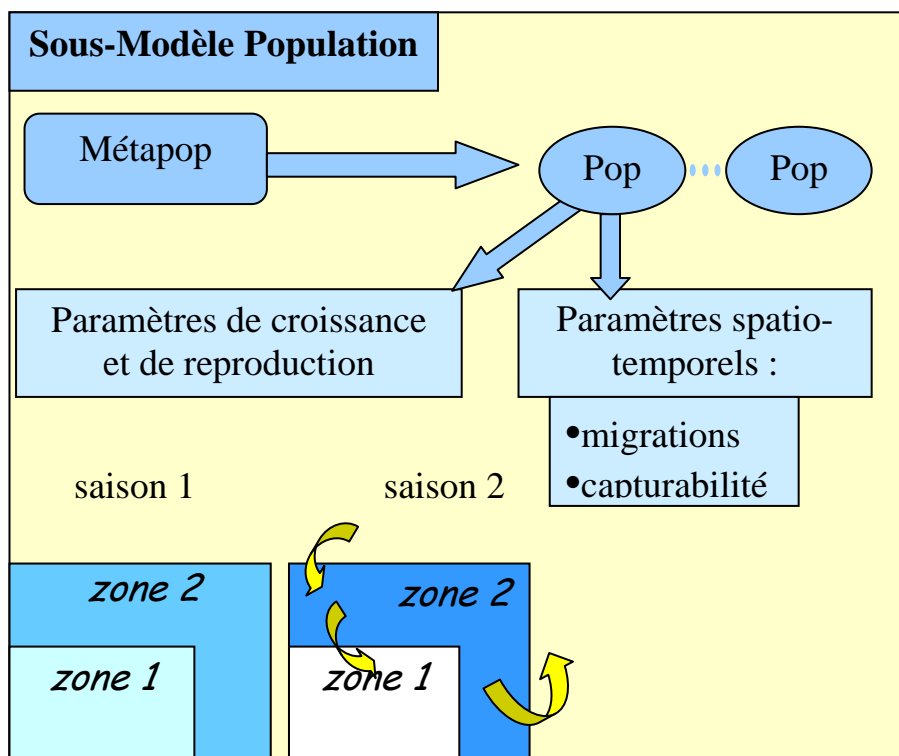
Dynamique des populations. Le modèle ignore les relations interspécifiques et les dynamiques de chaque population sont indépendantes de ce point de vue. Pour autoriser l'existence de plusieurs populations de la même espèce dans la région (par ex. dans le cas d'invertébrés benthiques), des métapopulations sont définies (Figure IV.8). Dans la version actuelle, une métapopulation comprend un ensemble de populations de la même espèce vivant dans la région (Figure IV.9). A ce stade, ces populations ne sont donc pas couplées par la dispersion larvaire comme dans la définition d'une métapopulation⁵⁹. Cette notion permet de considérer des populations avec des caractéristiques distinctes, par ex. plusieurs gisements coquilliers différant par leur croissance. Chaque métapopulation est structurée en classes, soit par âge, soit par stade (sexe, longueur, ou autre critère de groupement).

Pour chaque population sont spécifiés des paramètres biologiques globaux et des paramètres spatio-saisonniers (Figures IV.8 et IV.9). Les paramètres globaux sont ceux d'un modèle structuré

⁵⁹ cette contrainte devrait être levée dans la prochaine version.

classique. La maturité est supposée tranchée. La dépendance entre le stock parental et sa descendance est dictée par une relation stock-recrutement ou par des coefficients individuels de fécondité spécifiques aux classes de la population. Les paramètres spatio-saisonniers comprennent la définition des zones et des saisons spécifiques de la population (*zone_pop* et *saison_pop* sur la Figure IV.9). Les saisons sont rythmées par les principaux événements du cycle de vie : reproduction, migration, recrutement...A chaque *saison_pop* correspond une distribution spatiale particulière des classes entre les *zones_pop*. Les migrations d'une zone à l'autre ont lieu en début de saison ; elles sont spécifiques à chaque classe et sont supposée se produire instantanément en proportion des coefficients de migration⁶⁰. Le modèle prévoit également des émigrations en dehors de la région sous forme de coefficient, et des immigrations en sens inverse, sous forme de nombre d'individus.

Figure IV.8. Structure du sous-modèle de dynamique de population.



⁶⁰ ces coefficients sont indépendants de la taille des zones, a contrario de certains modèles vus au § IV.4.1

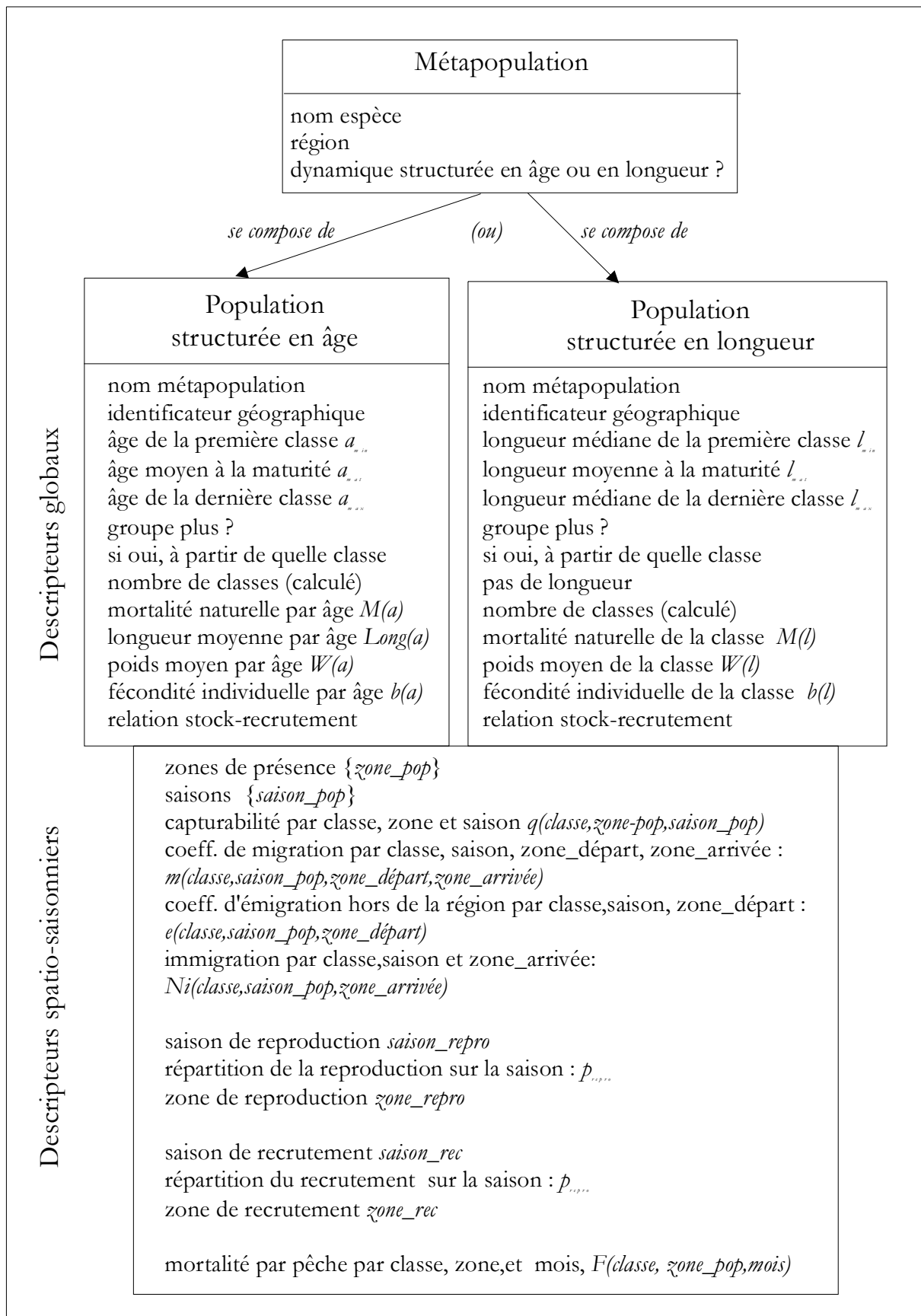


Figure IV.9. Objets du sous-modèle de dynamique des populations et paramètres associés.

La saison du recrutement et celle de la reproduction sont des saisons particulières. La reproduction se produit au début de chaque pas de temps de sa saison, après d'éventuelles migrations. Le recrutement correspond à l'arrivée des juvéniles sur les zones de nourriceries⁶¹. Le recrutement est traité dans le modèle comme une migration de toute la classe 0 vers la zone de nourricerie. La répartition de la reproduction et du recrutement durant leurs saisons respectives est paramétrée par des proportions pour chaque mois de la saison (Figure IV.9). En dehors des migrations, les hétérogénéités spatiales sont également modélisées par des **coefficients de capturabilité spécifiques à chaque zone_pop**. Dans notre modèle, la capturabilité dans une zone à une saison donnée est définie comme la probabilité qu'un individu **présent sur la zone pendant cette saison** soit capturé par une unité d'effort standardisée appliquée par un engin non sélectif⁶². Il s'agit de la définition classique de Seber (1989). La capturabilité varie sous l'effet de deux facteurs a) les **variations saisonnières du comportement**, certaines classes pouvant être temporairement inaccessibles ; b) les **concentrations saisonnières** dans des zones plus restreintes, par ex. au moment de la reproduction.

Soit $q(a, z, s)$ la capturabilité de la classe a dans la *zone_pop* z à la *saison_pop* s . Afin de satisfaire des conditions de cohérence d'une classe à l'autre, d'une zone à l'autre et d'une saison à l'autre (Encadré IV.3), $q(a, z, s)$ est définie par :

$$(IV.1) \quad q(a, z, s) = \bar{q}(a, s) \frac{S_{balayée}}{NbMailles(z)},$$

où $NbMailles(z)$ est le nombre de mailles de la zone z et $S_{balayée}$ est la surface (ou plus exactement le volume) balayée ou couverte par l'engin.

La capturabilité des juvéniles est nulle de la naissance jusqu'au recrutement.

Finalement, l'évolution de l'abondance de la population à chaque pas de temps est dictée par la chronologie des événements pouvant éventuellement se produire en fonction de la *saison_pop* à laquelle le mois appartient (Figure IV.10). Les taux de survie à la mortalité naturelle et à la mortalité par pêche suivent un modèle classique de décroissance exponentielle. Les abondances sont définies en début de pas de temps avant tout processus.

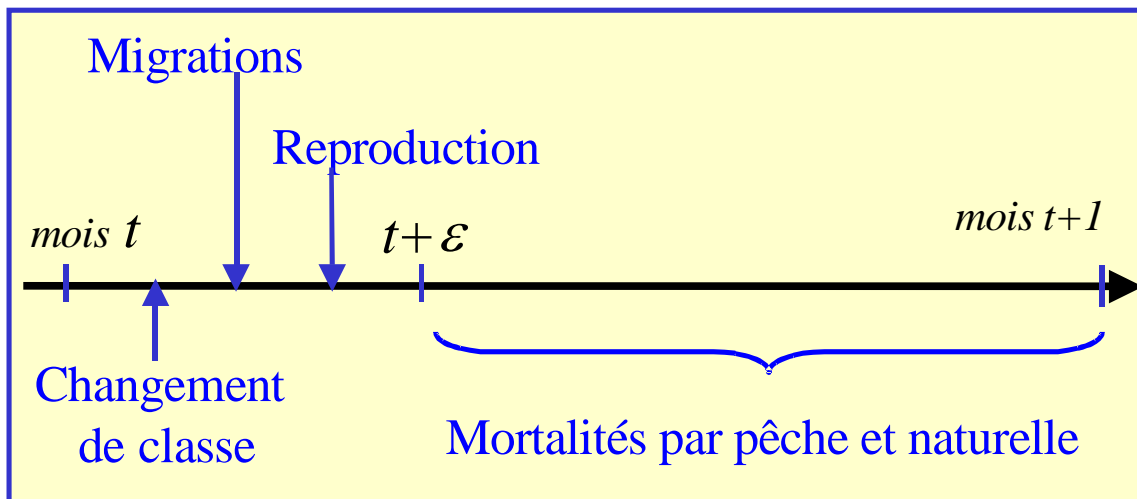


Figure IV.10. Chronologie des événements dans le modèle de dynamique de population.

⁶¹ cette arrivée est « apparente » : il y a recrutement quand on peut observer, de quelque manière que ce soit, des juvéniles sur ces zones.

⁶² ceci pour séparer les effets de la sélectivité.

Encadré IV.3. Calcul de la capturabilité par *zone_pop* et par *saison_pop*

Pour reproduire des effets de concentration cohérents entre populations, entre classes, entre zones et entre saisons, la capturabilité $q(a, z, s)$ de la classe a dans la *zone_pop* z à la *saison_pop* s , doit satisfaire trois conditions :

1. Pendant une saison donnée, si une classe est présente dans plusieurs *zones_pop*, la capturabilité est plus faible dans la *zone_pop* la plus grande. On pourrait supposer que la capturabilité est la même en considérant que ces *zones_pop* n'en forment qu'une, mais ceci est gênant si les *zones_pop* sont éloignées l'une de l'autre. Au changement de saison, les migrations se produisent d'ailleurs entre *zone_pop* et non d'un ensemble de *zones_pop* à l'autre, permettant l'existence de chemins migratoires distincts pour une même classe. Sous l'hypothèse d'égale capturabilité dans toutes les mailles d'une *zone_pop* à une saison donnée, on en déduit que :

$$q(a, z_i, s) = q(a, z_j, s) \frac{NbMailles(z_i)}{NbMailles(z_j)},$$

où z_i et z_j sont deux *zones_pop* de la classe a à la *saison_pop* s , et $NbMailles(z)$ est le nombre de mailles de la zone z .

Cette formulation traduit **l'effet de concentration ou de dilution de la capturabilité**. En effet, l'effort peut s'exprimer en termes de surface (ou au volume plus exactement) balayée ou couverte par l'engin. Cette surface, notée $S_{balayée}$ est constante par unité d'effort. Par contre la probabilité qu'un poisson présent dans la zone se trouve (et non pas « soit capturé ») dans la surface balayée par cette unité d'effort allouée au hasard dans la zone, est la proportion (raisonnablement supposée inférieure à 1) de la surface de la zone couverte par cette unité d'effort :

$$p(z) = \frac{S_{balayée}}{NbMailles(z_j)}.$$

On note que $p(z)$ est indépendant de la population, de la classe et de la saison. On en déduit ainsi le rapport entre $q(a, z_i, s)$ et $q(a, z_j, s)$.

2. Pendant une saison donnée, si deux classes sont présentes dans une même *zone_pop*, leur capturabilité est la même, aux effets de la classe et de la saison près, à savoir :

$$\frac{q(a_i, z, s)}{\bar{q}(a_i, s)} = \frac{q(a_j, z, s)}{\bar{q}(a_j, s)},$$

où $\bar{q}(a, s)$ est la capturabilité de la classe a à la *saison_pop* s (voir plus bas).

Cette condition est également valable pour deux classes de populations *distinctes* se trouvant dans la même zone.

3. Dans une zone donnée pour une classe donnée, la capturabilité d'une saison à l'autre ne varie, par définition, que par les effets saisonniers :

$$\frac{q(a, z, s_i)}{\bar{q}(a, s_i)} = \frac{q(a, z, s_j)}{\bar{q}(a, s_j)}$$

Les conditions 2 et 3 sont assurées par la condition 1 qui revient à séparer les effets saisonniers et spatiaux dans la capturabilité $q(a, z, s)$, soit :

$$q(a, z, s) = \bar{q}(a, s)p(z)$$

où $p(z)$ défini plus haut est indépendant de la population, de la classe et de la saison et $\bar{q}(a, s)$ est la probabilité qu'un individu présent dans la surface balayée par l'engin soit effectivement capturé. Cette probabilité tient compte des variations saisonnières de comportement et d'accessibilité de la classe de la population.

En termes de probabilités, cette séparabilité s'écrit donc :

$$q(a, z, s) = \Pr(a \text{ soit capturé à } s \mid a \text{ dans } z) = \Pr(a \text{ soit capturé à } s \mid a \text{ est dans } S_{balayée}) \Pr(S_{balayée} \mid z)$$

La surface balayée par une unité d'effort de l'engin est un paramètre d'échelle, dont on rediscutera lors de la description de l'activité de pêche.

L'écriture de la dynamique d'une population quelconque est une généralisation du formalisme développé en Annexe IV pour le modèle de lieu noir, à ceci près que le pas de temps est ici mensuel. Pour expliciter l'évolution de la population pop entre t et $t+1$, on définit le vecteur d'abondance N_t par :

$$(IV.2) \quad {}^t N_t = (N_t(z_1), \dots, N_t(z_j), \dots, N_t(z_n))$$

où $N_t(z_j)$ est le vecteur ligne $(N_t(0, z_j), \dots, N_t(a, z_j), \dots, N_t(a_{\max}, z_j))$ et n est le nombre de $zones_pop$ de pop .

Dans le cadre de ce mémoire, seules les équations correspondant à une population structurée en âge sont développées. On définit la matrice de changement d'âge :

$$(IV.3) \quad CA = \begin{bmatrix} 0 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 1 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & 1 & \ddots & \dots & 0 \\ \vdots & \ddots & \ddots & 0 & 0 \\ 0 & \dots & 0 & 1 & 1 \end{bmatrix}$$

Le dernier terme de la matrice est 1 du fait de l'hypothèse d'un groupe plus.

La matrice de migration et d'émigration à la $season_pop$ est définie par :

$$(IV.4) \quad D_{mig}(season_pop) = \begin{bmatrix} D_{11} & \dots & D_{i1} & \dots & D_{n1} \\ \vdots & \ddots & \vdots & \ddots & \vdots \\ D_{1j} & \dots & D_{ij} & \dots & D_{nj} \\ \vdots & \ddots & \vdots & \ddots & \vdots \\ D_{1n} & \dots & D_{in} & \dots & D_{nn} \end{bmatrix},$$

où le bloc D_{ij} est une matrice diagonale de dimension $a_{\max}+1$ d'élément d'ordre a :

$$D_{ij}(a) = \begin{cases} m_{ij}(a) & \text{si } i \neq j \\ 1 - \sum_{i \neq j} m_{ij}(a) - e_i(a) & \text{si } i = j, \end{cases}$$

où $e_i(a)$ est le coefficient d'émigration de la classe d'âge a en dehors de la $i^{\text{ème}}$ $zone_pop$ et $m_{ij}(a)$ est le coefficient de migration de la $i^{\text{ème}}$ $zone_pop$ vers la $j^{\text{ème}}$ $zone_pop$ au début de la $season_pop$ concernée.

Au contraire des migrations et de l'émigration, l'immigration depuis l'extérieur de la région se traduit par l'arrivée éventuelle dans une $zone_pop$ z d'une quantité fixe d'individus $(NI_{immig}(0, z), \dots, NI_{immig}(a, z), \dots, NI_{immig}(a_{\max}, z))$.

La reproduction est une fonction soit linéaire, soit non linéaire de la biomasse parentale. Bien qu'on puisse dans le premier cas produire une écriture matricielle de la reproduction, on explicitera plutôt la manière d'obtenir le vecteur des naissances R_t . Celui-ci s'écrit ${}^t R_t = (0, \dots, 0, R_t(z_j), \dots, 0)$ si la reproduction a lieu dans la zone j , et ${}^t R_t(z_j) = (R_t(0, z_j), 0, \dots, 0)$. Dans la mesure où la reproduction intervient après les migrations, $R_t(0, z_j)$ est obtenu par :

$$(IV.5) \quad R_t(0, z_j) = \begin{cases} \sum_{a \geq a_{mat}} b_a N_t'(a, z_j) & \text{si la relation est linéaire} \\ SR(N_t'(a, z_j), w(a), a \geq a_{mat}) & \text{sinon} \end{cases},$$

où SR est une relation quelconque entre le stock parental et le recrutement, $w(a)$ est le poids individuel⁶³ à l'âge a , et N_t' est l'abondance après migrations.

Enfin, la matrice de survie est une matrice diagonale par blocs :

$$Diag(S_t) = (S_{t1}, \dots, S_{tj}, \dots, S_{tm}),$$

où S_{tj} est elle-même diagonale de dimension $a_{max}+1$ et contient les coefficients de survie entre t et $t+1$ de la zone z_j pour chaque classe d'âge :

$$(IV.6) \quad s_{tj}(a) = \exp\left(-\left(F_{pop}(a, z_j, t) + \frac{M(a)}{12}\right)\right),$$

où $F_{pop}(a, z_j, t)$ est le coefficient instantané de mortalité par pêche de la classe a dans la *zone_pop* z_j entre t et $t+1$, et $M(a)$ est le coefficient instantané de mortalité naturelle en an^{-1} de la classe d'âge a .

M est supposé indépendant de la zone, mais cette hypothèse peut facilement être relaxée⁶⁴.

$F_{pop}(a, z_j, t)$ est obtenu à partir du sous-modèle d'exploitation (voir calculs plus loin).

Finalement, l'évolution générale de l'abondance entre t et $t+1$ peut s'écrire une fois prise en compte la chronologie des processus (Figure IV.10) :

$$(IV.7) \quad N_{t+1} = S_t N_{t+\varepsilon}, \quad \text{où } N_{t+\varepsilon} = R_t + D_{mig} CA N_t + NI_{immig},$$

Cette relation se simplifie selon que t est un début d'année, de saison de migration ou de reproduction, ou ni l'une ni l'autre.

Les taux de capture dans la zone z_j entre t et $t+1$ s'obtiennent avec l'équation des captures classiques :

$$(IV.8) \quad f_t(a, z_j) = \frac{F_{pop}(a, z_j, t)}{F_{pop}(a, z_j, t) + \frac{M(a)}{12}} \exp\left(-\left(F_{pop}(a, z_j, t) + \frac{M(a)}{12}\right)\right), \quad a = 0, \dots, a_{max},$$

Compte tenu de la chronologie des événements, les captures sont réalisées après les migrations, la reproduction et le changement d'âge, donc elles s'appliquent à $N_{t+\varepsilon}$:

Par conséquent, les captures d'âge a dans la zone z_j entre t et $t+1$ s'expriment par :

$$(IV.9) \quad C_t(a, z_j) = f(a, z_j)_t (N_t(a, z_j) - N_{t+\varepsilon}(a, z_j)), \quad a = 0, \dots, a_{max},$$

⁶³ ces relations s'expriment effectivement souvent en fonction de la biomasse parentale et non de l'abondance.

⁶⁴ Pour tous les paramètres biologiques, on peut aisément envisager d'introduire l'influence de l'habitat en les faisant dépendre de la *zone_pop*. Cette extension serait intéressante, compte tenu de l'importance de cette variable pour l'établissement des ZMP (voir § IV.2 et IV.4.1)

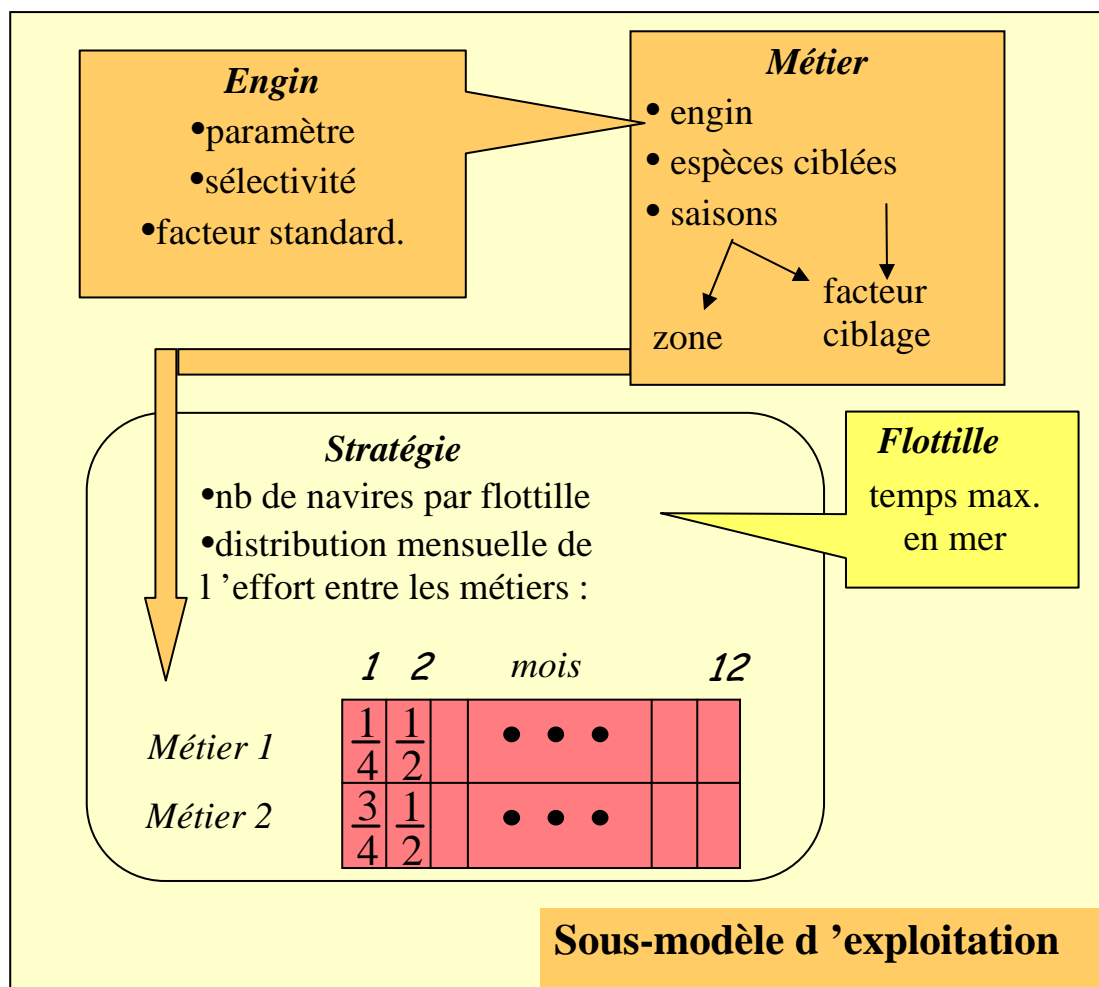
Structure et dynamique de l'exploitation.

Dans les pêcheries complexes, les pêcheurs pratiquent différentes activités de pêche en fonction des variations saisonnières d'abondance des espèces (voir § III.1). Dans le modèle, les unités de pêche sont structurées en groupes partageant les mêmes activités de pêche au cours de l'année : *les stratégies*. Les unités de pêche ne sont pas individualisées, et donc les puissances de pêche ne sont pas prises en compte. Les pêcheurs sont supposés travailler à pleine capacité en permanence.

Le modèle ne décrit pas l'exploitation pour chaque opération de pêche, mais *à l'échelle du mois*. Le passage de l'opération de pêche au pas de temps mensuel repose sur la spécification d'un nombre maximal d'opérations par jour, de la durée des marées, et du temps de route mensuel. Pour prendre en compte l'existence d'unités de pêche de gabarits et de rayons d'actions différents, la notion de *flottille* est introduite. Ainsi, en cas de mesure de gestion affectant une activité de pêche, les unités de pêche reportent leur effort en fonction de la flottille à laquelle elles appartiennent. Dans le modèle, une flottille regroupe des unités de pêche effectuant des marées de même durée, ce qui détermine l'effort mensuel maximal par flottille (Figure IV.11). Chaque stratégie peut comprendre des unités de pêche de plusieurs flottilles. Dans chaque stratégie, une proportion des unités de pêche peut changer de flottille. En effet, des unités de pêche assez grandes peuvent parfois exploiter des zones rapprochées alors qu'elles ont la possibilité de faire des marées plus longues. On peut imaginer une mesure de gestion qui exclue ces unités de pêche.

A l'échelle de l'opération de pêche, l'activité de pêche est un métier défini de la même manière que dans le § III.1, à savoir par un engin et la valeur de son paramètre contrôlable, la ou les espèces-cibles, et les lieux de pêche à différentes époques de l'année. A un métier donné correspondent plusieurs saisons (*saisons_métier*) caractérisées par la répartition de l'effort du métier entre des zones (*zones_métier*) (Figure IV.11). Un temps de route spécifique est associé à chaque *zone_métier*.

Figure IV.11. Structure du sous-modèle d'exploitation.



Pour chaque espèce capturée par un métier, on définit un **facteur de ciblage** qui quantifie le fait que l'espèce est plus ou moins fortement ciblée par le métier, ce facteur dépend de la *saison_métier*, par contre il ne dépend pas de la classe de la population pour ne pas trop compliquer le modèle.

Chaque **engin de pêche** est caractérisé par un **paramètre contrôlable**⁶⁵ (numérique ou qualitatif) qui peut prendre une gamme de valeurs, et un modèle de **sélectivité** pour chaque espèce capturable. La sélectivité dépend du paramètre contrôlable de l'engin. Dans le cas des engins à maillage, le facteur de sélectivité permet de calculer directement les paramètres de sélectivité en fonction du maillage. Pour être à même de considérer plusieurs engins, un **facteur de standardisation** est attaché à chaque engin, ainsi que l'unité de mesure de l'effort. Dans la formulation du modèle, le facteur de standardisation est confondu avec la surface balayée par une unité d'effort de l'engin (voir Encadré IV.3).

Calcul de l'effort et de la mortalité par pêche.

Effort par métier et par mois. A chaque pas de temps, l'effort pour chaque métier est d'abord calculé en termes de jours de pêche par unité de pêche. Soit $ListeZoneMétier(met)$, l'ensemble des *zones_métiers* fréquentées par le métier *met* à *t*. Pour simplifier les calculs, un temps de route moyen $\bar{T}_{route}(met, t)$ est calculé sur l'ensemble des *zones_métiers* de *met*. L'effort du métier en jours de pêche par unité de pêche d'une flottille donné s'exprime par :

$$(IV.10) \quad E_{jours}^{UP}(met, flo, t) = Temps_{max}^{UP}(flo) - NbSorties(flo) \bar{T}_{route}(met, t),$$

où $Temps_{max}^{UP}(flo)$ et $NbSorties(flo)$ sont respectivement le temps maximal en mer en jours par mois et le nombre de marées par mois, d'une unité de pêche de la flottille.

L'effort de pêche en unités standard par unité de pêche est :

$$(IV.11) \quad E_{std}^{UP}(met, flo, t) = \phi_{std}(eng) NbOpe(met) E_{jours}^{UP}(met, flo, t),$$

où $\phi_{std}(eng)$ et $NbOpe(met)$ sont respectivement le facteur de standardisation de l'engin *eng* utilisé par le métier *met*, et le nombre d'opérations de pêche maximal par jour du métier *met*.

L'effort total du métier est distribué entre les stratégies et les flottilles en fonction de la proportion d'unités de pêche qui pratiquent le métier à *t*, et du nombre d'unités de pêche :

$$(IV.12) \quad E(met, str, flo, t) = NbUP(str, flo) PropStr(str, met, t) E_{std}^{UP}(met, flo, t),$$

où $NbUP(str, flo)$ et $PropStr(str, met, t)$ sont respectivement le nombre d'unités de pêche de la flottille *flo* dans la stratégie *str*, et la proportion d'utilisation du métier *met* dans la stratégie *str* à *t*.

Effort par métier, par mois et par zone_métier. La répartition de l'effort par *zone_métier* est la même pour toutes les stratégies et les flottilles, on calcule donc l'effort du métier pour le mois *t* :

$$E(met, t) = \sum_{str, flo} E(met, str, flo, t),$$

Sous l'hypothèse que l'effort du métier est distribué uniformément entre toutes les mailles des *zones_métiers* qu'il fréquente à *t*, l'effort pour chacune de ces *zones_métiers* est :

$$(IV.13) \quad E(met, zone_met, t) = \frac{E(met, t)}{\sum_{z \in Z} NbMailles(z)} NbMailles(zone_met),$$

où *Z* est l'ensemble des *zones_métiers* de *met* à *t*.

⁶⁵ par des mesures de gestion.

Calcul de la mortalité par pêche. Pour chaque $zone_pop$ de la population pop , on calcule l'effort du métier, pondéré par le facteur de ciblage :

$$(IV.14) \quad E_{pop}(met, zone_pop, t) = \sigma(met, pop, t) \frac{E(met, t)}{\sum_{z \in Z} NbMailles(z)} NbMailles(zone_pop \cap zone_met),$$

où $\sigma(met, pop, t)$ est le facteur de ciblage du métier vis-à-vis de la population pop à t .

La mortalité par pêche s'obtient après prise en compte de la sélectivité et de la capturabilité :

$$(IV.15) \quad F_{pop}(met, a, zone_pop, t) = Sel_{pop}(a, eng) q_{pop}(a, s, zone_pop) E_{pop}(met, zone_pop, t),$$

où eng est l'engin du métier met et s est la $saison_pop$ de la population pop correspondant à t .

La mortalité par pêche utilisée pour calculer l'évolution de l'abondance de la population pop entre t et $t+1$ est :

$$(IV.16) \quad F_{pop}(a, zone_pop, t) = \sum_{met} F_{pop}(met, a, zone_pop, t),$$

la somme étant prise sur l'ensemble des métiers pratiquées à t .

Les captures par métier se déduisent des captures totales (équ. IV.9) et de l'équation (IV.16) par :

$$(IV.17) \quad C_{pop}(met, a, zone_pop, t) = C_{pop}(a, zone_pop, t) \frac{F_{pop}(met, a, zone_pop, t)}{F_{pop}(a, zone_pop, t)}$$

où $C_{pop}(a, zone_pop, t) = C_t(a, z_j)$ dans l'équ. IV.9.

Mesures de gestion et adaptation de l'effort de pêche à ces mesures. Dans tous les modèles existants, les mesures de gestion sont mises en oeuvre par modification *ad hoc* des paramètres concernés. **La plupart des modèles ne permettent pas de considérer des combinaisons de mesures de gestion, ni des réactions des pêcheurs après mise en place de ces mesures.** Dans ce modèle, chaque mesure de gestion constitue une entité générique caractérisée par :

- les populations visées ;
- les métiers visés ;
- la zone d'application $zone_gestion$;
- la période d'application dans l'année ;
- les années d'application.

Ainsi, toute mesure peut être locale ou globale, temporaire ou permanente.

A chaque mesure de gestion est associée un ensemble de réactions d'adaptation de l'effort de pêche, sous forme d'une **règle de décision** (Tableaux IV.4 et IV.5), qui est probablement la formulation la plus naturelle pour exprimer un comportement. La mise en place de la règle de gestion se traduit par ces réactions. En dehors des périodes où la mesure est en vigueur, l'effort de pêche reprend sa structure initiale. Ceci suppose donc une adaptation assez rapide (au mois près) des pêcheurs, ce qui est raisonnable pour des mesures comme les ZMP. Pour les autres mesures, leur paramétrisation doit être cohérente, par ex. un système de licences ne se met pas en place pour une seule année.

Le couplage des mesures de gestion et des réactions crée **une dynamique de l'effort de pêche**. Rien n'interdit non plus de faire dépendre la réaction de valeurs des variables du système, par ex. les captures passées. Cependant, au contraire des modèles d'allocation d'effort du § III.3, cette dynamique ne s'appuie pas sur une équation de l'effort en fonction des autres variables du système. Notre formulation est de nature à enrichir l'analyse car elle permet d'explorer toute une gamme de réactions. Elle est nécessaire dans la mesure où a) un large éventail de mesures de gestion est

considéré⁶⁶, et b) l'activité de pêche est réellement complexe, autorisant des reports d'effort entre métier, entre flottilles et entre stratégies.

Si l'espèce n'est une capture principale	Ne rien changer et rejeter les captures	
L'espèce est une cible principale	Si plus d'un métier est pratiqué ce mois dans la stratégie, choisir :	réallouer E_{met} uniformément entre les métiers utilisant le même engin ce mois dans la stratégie
		réallouer E_{met} uniformément entre les métiers pratiqués ce mois dans la stratégie
	Sinon choisir :	réallouer E_{met} uniformément entre les métiers utilisant le même engin ce mois dans les autres stratégies
		réallouer E_{met} uniformément entre les métiers pratiqués ce mois dans les autres stratégies

Tableau IV.4. Exemple de règle de décision pour réallouer l'effort de pêche E_{met} d'un métier dans le cas d'un Total Autorisé de Captures (TAC) global sur une espèce. Les métiers visés sont ceux qui capturent l'espèce. Les choix s'effectuent dans l'ordre de priorité indiqué.

Si la <i>zone_gestion</i> ne comprend pas toute la <i>zone_métier</i>	Réallouer l'effort de pêche sur le reste de la <i>zone_métier</i>	
Sinon	Si plus d'un métier est pratiqué ce mois dans une zone qui n'est pas totalement incluse dans la <i>zone_gestion</i> , choisir une des réactions	parmi ces métiers, réallouer E_{met} uniformément entre ceux qui utilisent le même engin et appartiennent à la même stratégie
		parmi ces métiers, réallouer E_{met} uniformément entre les autres métiers de la même stratégie
		parmi ces métiers, réallouer E_{met} uniformément entre ceux qui utilisent le même engin et appartiennent à une autre stratégie
		parmi ces métiers, réallouer l'effort de pêche uniformément entre les métiers des autres stratégies
	Sinon, si la <i>zone_gestion</i> n'est pas la région,	modifier la <i>zone_métier</i> du métier
	sinon	réallouer l'effort en dehors de la région
		ne pas aller pêcher

Tableau IV.5. Exemple de règle de décision pour réallouer l'effort de pêche E_{met} d'un métier dans le cas d'une ZMP. Les métiers visés sont ceux dont la *zone_métier* est au moins partiellement recouverte par la ZMP. Les choix s'effectuent dans l'ordre de priorité indiqué.

IV.4.4. Développement de l'outil de simulation : un projet pluridisciplinaire avec des informaticiens.

Développer une simulation de dynamique de pêcherie complexe qui prenne en compte les aspects spatiaux et saisonniers requiert une approche de programmation rigoureuse, si l'on veut éviter d'aboutir à un code confus et trop compliqué. J'ai préféré mener ce développement en **collaboration avec des informaticiens professionnels**. Cette démarche permet de bien expliciter le produit attendu, c'est à dire le simulateur : la description d'une pêcherie complexe et des objets qui la composent, les relations entre ces objets, mais aussi les interfaces avec l'utilisateur. Ce travail avec

⁶⁶ et pas seulement des ZMP où le modèle de gravité (§ III.3) reproduit de manière adéquate la concentration attendue de l'effort de pêche autour de la zone fermée

les informaticiens prend plus de temps qu'un projet purement halieutique, mais il conduit sans aucun doute à un *outil de simulation plus achevé* car amélioré itérativement au fur et à mesure des discussions. Par ailleurs, il a conduit à rajouter au cahier des charges des propriétés puissantes en tant qu'outil informatique. Sans être aussi extrême que Maxwell & Costanza (1997) (« the process of creating a model may be more valuable than the finished product »), il faut insister sur l'énorme profit qui est retiré de ces discussions avec des non halieutes.

Le modèle décrit plus haut a donc été implanté au sein d'un outil de simulation basé sur un cahier des charges précis :

Un outil générique. Le simulateur doit pouvoir s'appliquer au plus grand nombre de pêcheries possible, toutes proportions gardées, en effet développer un simulateur de pêche complexe requiert beaucoup de temps et de réflexion, et le résultat doit pouvoir être valorisé par des halieutes non modélisateurs pour explorer la dynamique des pêcheries qui les intéressent en particulier ;

- pouvoir tester ces mesures sur plusieurs types de pêcheries avec des caractéristiques variées donne une *portée plus large* aux résultats, et notamment sur la pertinence des ZMP pour les pêcheries complexes en général ;
- faire utiliser l'outil par plusieurs utilisateurs et dans des cas d'application divers permet de *mettre en évidence les points faibles de l'outil* et donc le faire progresser plus vite ;
- au delà de l'aspect recherche, on envisage l'utilisation de ce simulateur comme *outil d'aide à la décision*, ce qui implique entre autres sa généralité.

Un outil flexible. Le simulateur est essentiellement un *outil d'intégration de la connaissance* sur une pêche. Celle-ci change constamment et comporte des lacunes. Il est donc nécessaire de pouvoir faire évoluer non seulement les paramètres du modèle, mais aussi sa structure et certaines équations du système⁶⁷, en fonction de la mise à jour des connaissances et des hypothèses qui sont faites sur les points incertains de la dynamique. Un plan expérimental de simulations comporte toujours un certain nombre de combinaisons d'hypothèses et les simulations répétitives doivent être facilitées. Ces modifications doivent être faites sans recompilation du simulateur, par ex. via un interpréteur d'équations ou un langage de Script. Cette facilité a été ajoutée dans la version 1.2 en cours de validation.

La capacité à traiter beaucoup de données est indispensable pour stocker les informations relatives à plusieurs pêcheries, sachant que la description d'une pêche requiert déjà un certain nombre de données. Les données doivent pouvoir être saisies et modifiées facilement. Les résultats des simulations doivent aussi être stockés et accessibles à tout moment.

L'interface utilisateur doit accommoder les besoins de visualisation graphique des résultats, et doit être abordable par des utilisateurs qui ne soient ni des modélisateurs, ni même des scientifiques.

Elaboration du cahier des charges⁶⁸. La première étape du projet a permis aux informaticiens et aux modélisateurs de prendre connaissance des exigences et contraintes réciproques et de définir une *sémantique de communication*. En pratique, elle a consisté à finaliser et à mettre en forme le cahier des charges initial. Celui-ci comprend une description du *domaine*, c'est à dire la dynamique d'une pêche complexe, et explicite le *produit* attendu, les objectifs de l'utilisateur et les contraintes (voir paragraphe précédent). Le cahier des charges est basé sur le formalisme des cas d'utilisation (Jacobson et al. 1992). Un cas d'utilisation est une manière codifiée de décrire une tâche dont l'exécution sera exigée de l'outil à développer (Tableaux IV.6 et IV.7). La liste exhaustive des cas d'utilisation équivaut à un cahier des charges (Pelletier & Mahévas 1999). Les cas d'utilisation sont emboîtés les uns dans les autres en fonction de leur complexité (Tableau IV.8).

⁶⁷ par ex. la nature de la relation stock-recrutement, la sélectivité, les réactions aux mesures de gestion...

⁶⁸ Dans la suite de ce paragraphe, les termes employés dans un sens qui leur est spécifique par les informaticiens sont en italiques.

Attributs	Définition
Acteur	Un <i>rôle</i> d'objets (ou des objets) extérieurs au <i>système</i> ⁶⁹ , qui interagissent avec lui en tant que partie d'une unité cohérente (le cas d'utilisation), par ex. l'utilisateur qui démarre l'exécution du cas d'utilisation, ou un logiciel interfacé avec le produit et exécuté au cours de ce cas d'utilisation.
Précondition	Le contexte qui doit être atteint par le <i>système</i> avant l'exécution du cas d'utilisation, c'est à dire les valeurs des variables et paramètres, et tout ce qui a besoin d'être exécuté avant le cas d'utilisation.
Description	L'ensemble des interactions entre un acteur du cas d'utilisation et le <i>système</i> pendant l'exécution du cas d'utilisation.
Postcondition	Le contexte qui doit être atteint par le <i>système</i> à la fin de l'exécution du cas d'utilisation.
Exception	La manière de procéder quand la tâche ne peut être réalisée conformément à la description en raison de circonstances particulières rencontrées au cours de l'exécution du cas d'utilisation, et la spécification de ces circonstances
Invariant	L'ensemble des entités qui ne sont pas affectées par l'exécution du cas d'utilisation.

Tableau IV.6. Attributs d'un cas d'utilisation simple.

Attributs	DécrireRégion
Acteur	Modélisateur
Précondition	Pas de simulation en cours
Description	<p>Il y a une seule région dans une pêcherie. Ce cas d'utilisation sert à saisir les attributs d'une région, à savoir :</p> <ul style="list-style-type: none"> • le nom ; • une carte incluant les traits de côte et les isobathes. Cette carte n'est pas obligatoire pour les simulations, mais elle aide l'utilisateur. Les données sont lues dans un fichier comprenant longitude, latitude, et profondeur. • une grille régulière définie par ses limites en latitude et longitude, ainsi que le pas d'espace. Ces limites ne coïncident pas nécessairement avec celles de la carte. Chaque maille est identifiée par la longitude et la latitude de son centre et éventuellement un nom. Ce nom peut être soit déduit automatiquement de la position de la maille, soit lu dans un fichier externe avec deux formats possibles : soit une liste de couples (position,nom), soit une liste de noms rangés du nord au sud et de l'ouest à l'est. • des sous-divisions supplémentaires comme des secteurs et/ou des soussecteurs. Ce sont des ensembles de mailles ayant une signification pour la pêcherie. Ils sont soit sélectionnés directement sur la carte avec la souris, soit lus dans un fichier contenant, pour chaque sous-secteur, son nom et la liste de mailles qui le composent, puis pour chaque secteur, son nom et la liste des sous-secteurs qui le composent. <p>La carte est dessinée lorsque les données sont entrées.</p>
Postcondition	Tous les éléments nécessaires à la construction d'une carte sont entrés. Les caractéristiques de la région sont stockées de manière permanente dans la base de données. All the elements necessary to draw the map of the region are available.
Exception	En cas d'erreur de saisie, la correction doit être possible.
Invariant	Sans

Tableau IV.7. Description du cas d'utilisation DécrireRégion.

⁶⁹ le système représente le produit à développer.

Cas d'utilisation composite	Cas d'utilisation simples
DécrirePêcherie DécrireRégion DécrirePopulations DécrireBiologie DécrireMigrations DécrireActivitéPêche DécrireFlottes DécrireEngins DécrireMétiers DécrireStratégies DéfinirGestion DécrireRéactionPêcheur	ParamétrerSimulation ExécuterSimulation ArrêtSimulation DessineRégion VisualiseRésultats

Tableau IV.8. Exemples de cas d'utilisation du simulateur.

Modélisation statique. Une fois le document des cas d'utilisation complété, les informaticiens l'ont *analysé* pour élaborer le *modèle statique*⁷⁰ correspondant. Dans un formalisme *objet*, ce modèle statique se traduit par un diagramme de classes qui décrit les différentes entités du système, les classes d'objets, et les relations qui les unissent. Ce modèle est statique au sens où la chronologie des événements se produisant à l'exécution n'apparaît pas. Il est essentiel pour la structuration de la base de données, Le diagramme de classes a été écrit en langage UML (Unified Modeling Language (UML) (Object Management Group 1997) qui est maintenant une notation standard en développement de systèmes objets (Figure IV.12).

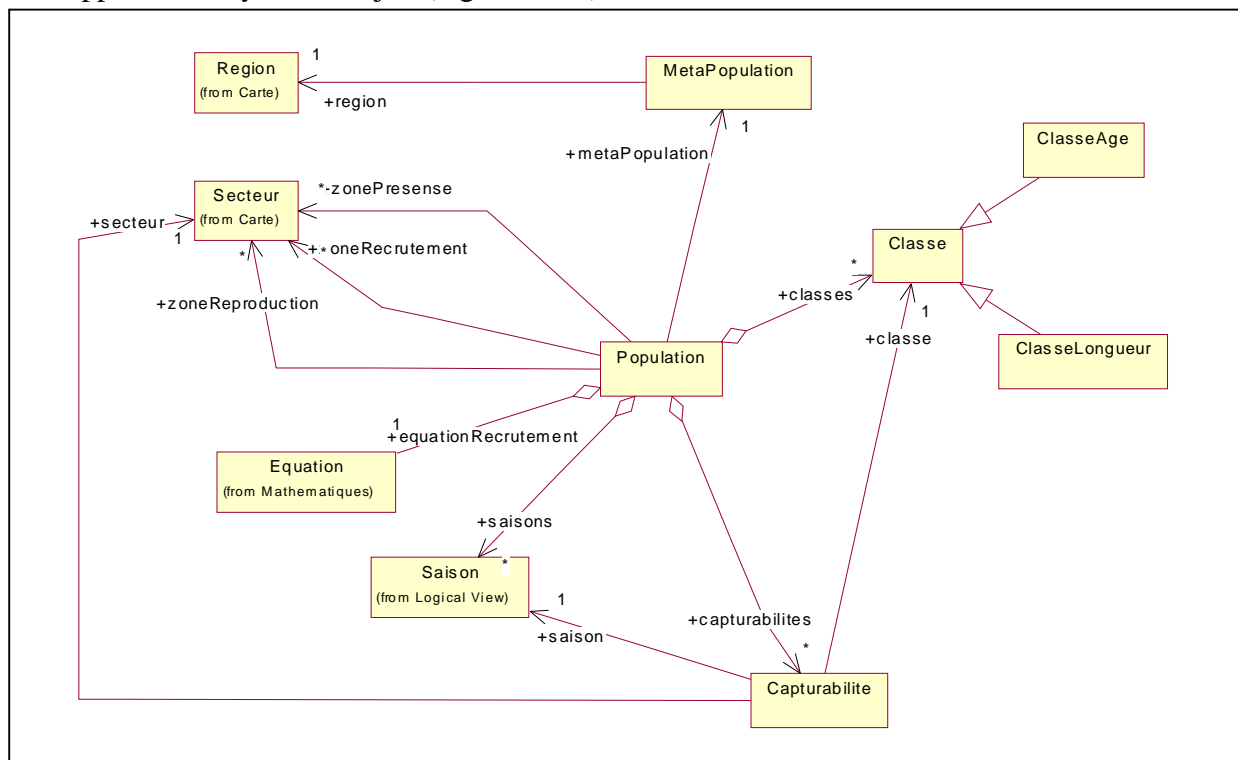


Figure IV.12. Diagramme de classe du paquet Population.

La finalisation du cahier des charges et l'analyse informatique ont demandé un certain nombre d'itérations et de réunions du groupe : informaticiens, modélisateurs et étudiants en informatique. Il faut reconnaître que cette étape a permis de clarifier certains aspects de la structure du modèle. A cet égard, les discussions avec les informaticiens ont permis de renforcer la cohérence du modèle.

⁷⁰ aussi appelé modèle des objets dans la méthode OMT (Object Modeling Techniques)

Dans un premier temps, un simulateur sans mesure de gestion a été étudié (Cerisier et al. 1999), puis les mesures de gestion ont été prises en compte (Balaban et al. 2000).

Conception et architecture logicielle d'un prototype. A partir de la première version du modèle d'analyse (printemps 99), les informaticiens ont conçu un prototype relativement simple, puisque les populations ne peuvent être structurées qu'en âge, et que les mesures de gestion ne sont pas considérées. La dynamique de la pêcherie (populations et activités de pêche) est exprimée grâce à des équations matricielles (Mahévas & Pelletier 1999 ; Pelletier & Mahévas 1999). Poussin (1999) a développé le prototype en Java (J.D.K. version 1.2). Le développement en Java permet de disposer des avantages des langages à objets, à savoir une *approche conceptuelle proche de notre manière de penser*, la possibilité d'un *contrôle strict sur l'intégrité des données* et de *réutilisation de composants logiciels*, et une *maintenance facilitée*. Java possède également des avantages qui lui sont spécifiques : a) c'est un langage multiplateforme qui ne nécessite pas de recompilation pour être porté d'un système d'exploitation à un autre ; b) le compilateur est assez strict et les objets alloués en mémoire sont retirés quand ils ne servent plus, afin de libérer la mémoire correspondante ; et c) une bibliothèque de classes intéressante pour des objets de base comme pour des éléments de haut niveau, par ex. interface graphique. Le principal inconvénient de Java est une certaine lenteur d'exécution par rapport à des langages comme C et C++.

Méat (1999) a programmé les interfaces homme-machine, et notamment les boîtes de dialogue relatives aux régions, aux populations et à l'activité de pêche. Cependant, l'interface des boîtes de dialogue avec la base de données n'étant pas finie, les données doivent être lues depuis un fichier texte, à travers un *parseur*⁷¹. Le prototype s'articule en quatre sous-systèmes : le simulateur stricto sensu, la base de données, l'interface graphique, et l'éditeur/interpréteur d'équations. Ce dernier supporte les fonctions mathématiques courantes et permet de modifier et de rentrer des modèles, par ex. pour les relations stock-recrutement, la sélectivité, etc... Compte tenu du coût des produits existants sur le marché et de l'inadéquation des logiciels gratuits, une petite base de données objet a été créée. Elle s'appuie sur une norme définie par le consortium ODMG, ce qui permet par la suite de changer de base de données en ayant très peu de code à modifier. Un éditeur de requête de type OQL (Object Query Language) a été développé pour exploiter la base. Enfin, le logiciel peut être exécuté en anglais ou en français.

Le prototype a été testé et validé sur l'exemple de la pêcherie de lieu noir de l'Ouest de l'Ecosse (voir § II.4) en reproduisant les résultats numériques obtenus avec le modèle précédent (codé dans le langage Splus). Au plan informatique, les limitations de cette version sont de plusieurs ordres. D'abord, les techniques de persistance, i.e. de conservation des données, sont simplifiées puisque l'ensemble des données est monté en mémoire lors de chaque simulation. Cette technique, envisageable pour un nombre réduit de données, ne suffira pas pour accueillir les données de plusieurs pêcheries réelles. Ensuite, le prototype n'offre pas la flexibilité souhaitée en ce qui concerne la création d'une pêcherie ou la modification d'un de ses composants, et les interfaces homme-machine restent embryonnaires. Enfin, l'exploitation distante via Internet n'est pas fonctionnelle. La mise en place de ces fonctionnalités fait l'objet de la version 1.0 du simulateur.

Architecture logicielle d'une version 1.0. L'architecture 4 tiers retenue repose sur les spécifications J2EE de Sun Microsystems et exploite une base de données relationnelle, un serveur d'EJB, un serveur Web et un navigateur Internet comme client (Figure IV.13). On se reportera à Poussin et al. (2000) pour plus de détails.

Les EJB (Entreprise Java Beans) sont des spécifications de Sun Microsystems, basées sur le concept d'Entity Bean. Ces entités sont des composants capables de faire le lien entre une *classe du modèle* et les *champs des tables* qui lui correspondent dans la base ; *elles peuvent être partagées par plusieurs clients en même temps*. Cette technique permet finalement de simuler une base de

⁷¹ analyseur de syntaxe qui permet de s'assurer qu'un fichier de données est conforme à un format préalablement défini. Il permet aussi d'extraire les données du fichier.

données objet à partir d'une base de données relationnelles (via le protocole Java DataBase Connectivity, JDBC) et facilite la distribution d'une application sur le réseau (via le protocole Remote Method Invocation, RMI) (Figure IV.13).

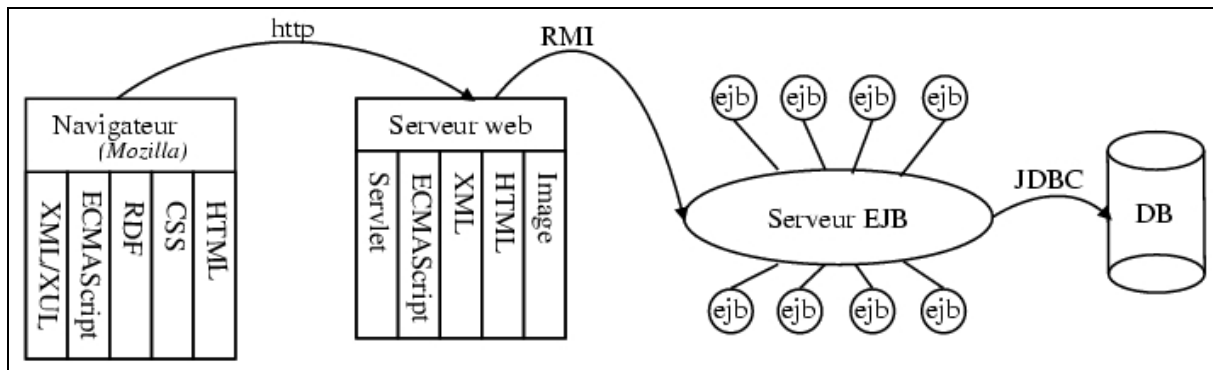


Figure IV.13. Architecture générique utilisée pour l'implantation du simulateur. DB signifie base de données.

Les Entity Beans sont complétés par des Session Beans qui permettent de faire des traitements sur les données transmises par les Entity Beans, mais n'ont pas accès à la base et ne sont accessibles que par un seul client, garantissant ainsi la sécurité des traitements. En cas de demande d'un service par plusieurs clients, le serveur instancie un nouveau composant Session bean. Ainsi, le serveur d'EJB gère les connections et les transactions avec la base de données et le client accède de façon transparente aux objets créés par le serveur.

Le codage des EJB étant fastidieux, un générateur d'EJB a été développé à partir d'une spécification XML (eXtensible Markup Language) (Figure IV.14). XML est un langage de balisage⁷², c'est à dire qu'il présente de l'information encadrée par deux balises qui en définissent le type. Au contraire de HTML, XML est extensible, c'est à dire qu'il permet de définir ses propres balises (St-Laurent 2000). La structure d'un document XML peut être décrite dans le fichier ou dans un fichier à part ; il s'agit d'une Déclaration de Type de Document (DTD). XML est donc approprié pour décrire tout type de données, dès lors que l'on en définit la DTD. Ainsi, les parties communes à tous les Beans peuvent être définies dans une DTD, ce qui évite bien des redondances pour la création du serveur d'EJB. En pratique, le générateur utilise des fichiers de description qui contiennent la définition des « objets métiers » (attributs, méthodes, ...) au format XML selon une DTD adaptée à la production d'EJB. Il permet ainsi la création du serveur d'EJB, à savoir :

- des classes implantant les EJB ;
- des fichiers de déploiements et de propriétés pour le serveur EJB ;
- de classes optimisant l'utilisation des « Entities Beans » coté client (optimisation des requêtes sur le réseau) ;
- des tables relationnelles pour la persistance des données ;
- des interfaces HTML de création/consultation/modification des Entity Beans par l'intermédiaire d'un navigateur ;
- d'objets locaux propres à chaque simulation et permettant des exécutions simultanées.

A partir des fichiers de description et du fichier de suffixe, le générateur choisit les fichiers patrons (templates) à utiliser pour la construction des classes et des autres fichiers nécessaires à l'infrastructure. Ces fichiers de description sont tout d'abord convertis en objets Java pour être ensuite utilisables dans les templates par l'intermédiaire du langage ECMA Script (voir paragraphe suivant). Les templates sont eux-mêmes écrits en XML et décrivent la façon dont les fichiers cibles

⁷² récemment devenu un standard par le World Wide Web Consortium ou W3C

doivent être générés. Le générateur reconnaît les sections écrites en ECMAScript, les évalue et substitue cette section par le résultat obtenu.

Le développement d'un EJB se réduit donc à l'écriture d'un fichier de description XML. Ensuite grâce au générateur, l'EJB est prêt à être compilé et déployé. Le facteur d'expansion de code est de l'ordre de 40. Cette procédure évite donc du codage fastidieux et les erreurs associées. Il est donc possible avec le générateur de se concentrer sur l'analyse et le codage de la fonctionnalité.

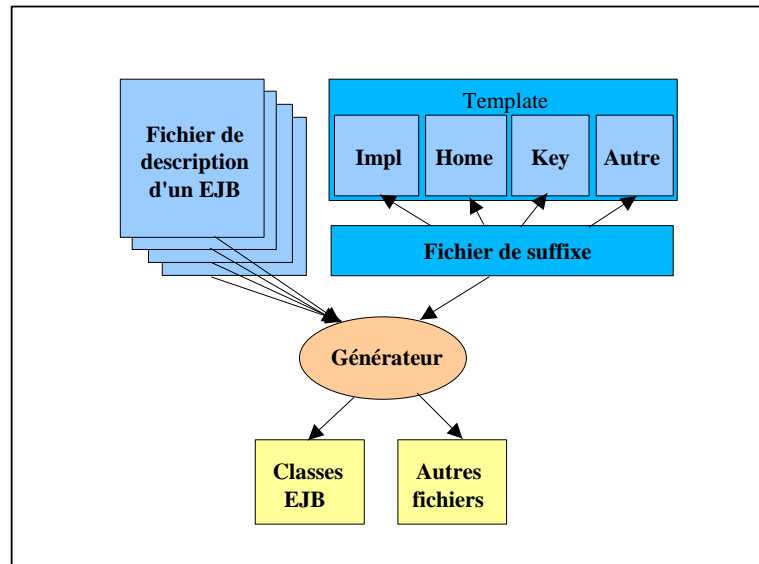


Figure IV.14. Fonctionnement du générateur.

La flexibilité requise pour le simulateur est rendue possible par l'utilisation d'un langage de script, ECMAScript (Figure IV.15). Ce langage permet de développer de nouvelles fonctionnalités qui sont ensuite interprétées par un Session Bean dédié à cette tâche. Ceci évite une recompilation des classes et le redéploiement du serveur d'EJB.

Les avantages de cette solution sont multiples :

- le cœur de l'application reste totalement objet, l'utilisation des tables de la base de données relationnelle par les objets Java du simulateur étant assurée de manière transparente par les EJB ;
- les EJB permettent l'exécution simultanée de plusieurs simulations lancées par un ou plusieurs utilisateurs et favorisent l'interopérabilité future avec d'autres applications ;
- l'utilisation d'ECMAScript permet d'enrichir les possibilités fonctionnelles du simulateur à travers le développement de nouveaux modules injectés et interprétés par le serveur d'EJB ;
- pour des raisons de performance, d'homogénéisation et d'hétérogénéité des différents tiers, les techniques d'échanges entre les constituants de l'application (navigateur client, serveur web, serveur EJB) sont totalement basés sur l'envoi et la réception de flux XML.

Interfaces. Le simulateur comporte quatre interfaces : saisie/modification, lancement d'une simulation, éditeur d'ECMAScript et visualisation des résultats. L'interface de saisie/modification des données a été programmée en Java à partir du générateur d'interface Glade. Des aides contextuelles permettent de guider la saisie des paramètres. L'interface avec l'éditeur ECMAScript permet de saisir du code ECMAScript, par ex. des règles de gestion. L'interface graphique permet de tracer des graphiques simples et de dessiner des cartes, en sélectionnant les résultats d'une simulation quelconque. Plusieurs fenêtres graphiques peuvent être ouvertes en même temps. Les cartes sont construites grâce au logiciel OpenMap (Système Géographique d'Information dont la seule fonctionnalité cartographique est utilisée ici).

En résumé, les choix d'architecture et d'interface conduisent à un outil complexe, mais modulaire, qui sépare bien interfaces, base de données, et simulateur *stricto sensu*. Pour des raisons de coût, mais aussi par principe, **le développement n'utilise que des composants dont le code source est disponible gratuitement** (shareware opensource). Le recours à Java et l'utilisation d'un générateur de code en font un outil implantable sur n'importe quel système d'exploitation, qui peut s'appuyer sur une base de données ou un utilitaire graphique quelconque⁷³. Le choix d'une utilisation via le Internet est motivé par plusieurs raisons : a) mettre l'outil à la disposition de tous ; b) suivre les utilisations pour évaluer l'outil ; c) continuer à le faire évoluer par le biais d'une mise à jour facile.

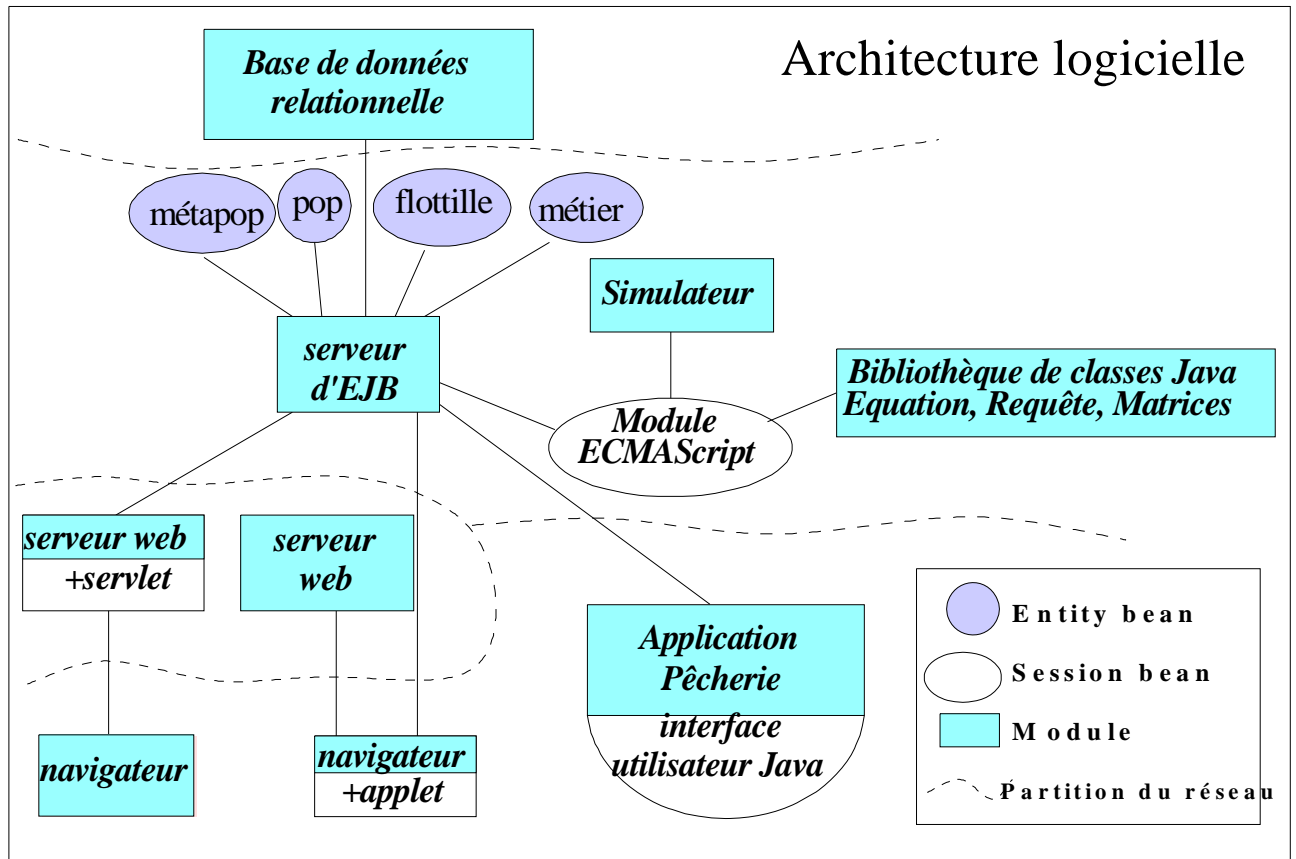


Figure IV.15. Architecture logicielle de la version 1.0 du simulateur.

A l'heure actuelle, la première version (1.0) de l'outil de simulation ISIS-Fish est opérationnelle, et une deuxième version est en cours de validation. Un travail conséquent d'amélioration des interfaces a été effectué en 2002 et les performances en termes de rapidité des simulations ont été portées à un niveau compatible avec les besoins⁷⁴ (Pelletier & Mahévas 2001). ISIS-Fish a été validé par rapport au modèle codé en Splus en considérant des mesures de gestion par TAC, par ZMP et par changement de maillage. ISIS-Fish est actuellement implanté en mode client/serveur sur un serveur Linux de MAERHA (simulateur.ifremer.fr). Il peut être exécuté localement ou sur le serveur. L'accès au serveur est possible par Intranet. Un plus large accès sera donné dès qu'une application aura été finalisée et que le manuel utilisateur sera rédigé. Le site Web doit également être développé. Enfin, des formations au logiciel seront organisées prochainement.

IV.4.5. Application.

⁷³ pourvu qu'on en définisse la DTD, voir plus haut

⁷⁴ les choix initiaux de langage et de calcul ont conduit à un temps d'exécution bien trop long par rapport aux besoins, les calculs et leur codage ont été refaits et ramènent ce temps à des valeurs désormais acceptables.

La première application envisagée concerne la pêche semi-industrielle de mer Celtique, l'archétype d'une pêche complexe hauturière à l'échelle d'un plateau continental. Elle permet d'illustrer les informations nécessaires pour faire tourner le simulateur.

Populations. Les populations considérées sont la langoustine (*Nephrops norvegicus*), les baudroies (*Lophius budegassa*, *L. piscatorius*), le merlan (*Merlangius merlangius*), le cabillaud (*Gadus morhua*), et l'églefin (*Melanogrammus aeglefinus*). Le merlu n'est pas inclus pour le moment étant donnée son aire de distribution qui excède largement la mer Celtique. Les informations sur ces populations sont rassemblées à partir de la bibliographie et de la connaissance experte existantes (voir § I.2. pour le merlan et la langoustine). Les distributions spatiales et saisonnières sont appréhendées par des analyses de données (voir par ex. Verdoit et al. (2003a) et § I.2. pour le merlan). Dans d'autres applications, ces distributions pourraient être évaluées à partir de données de marquage, ou en s'appuyant sur des variables auxiliaires comme l'habitat.

Activité de pêche. La description des métiers repose sur les résultats de Pelletier & Ferraris (2000) (§ III.1). La structuration en stratégies s'inspire pour le moment de la connaissance des spécialistes de la pêche⁷⁵. L'analyse de séries annuelles de données d'opérations de pêche⁷⁶ et de données d'enquêtes sera réalisée dans le cadre du projet européen TECTAC et du Défi Golfe de Gascogne pour compléter cette description.

FLOTTILLE : 1 seule avec des marées de 12 jours

ENGINS : 2 avec une taille de maille contrôlable : chalut simple et chalut jumeau

METIERS :

« **démersal** » ciblant églefin, merlan, cabillaud dans le nord-ouest M.C. avec un chalut simple

« **langoustinier** » ciblant la langoustine au centre M.C. avec un chalut simple

« **benthique 1** » ciblant les baudroies dans le sud M.C. avec un chalut simple

« **benthique 2** » idem avec un chalut jumeau

STRATEGIES :

« **Gadidés** » : métier démersal toute l'année

« **Langoustiniers** » : langoustiniers (100% Mars-Sept.), démersal (25% Oct-Fév.), benthique (25% Oct-Fév.)

« **Benthique** » : benthique 1 (50%) et benthique 2 (50%) toute l'année

Tableau IV.9. Structure de l'activité de pêche dans l'application de mer Celtique.

Le facteur de standardisation du chalut jumeau par rapport au chalut simple est estimé à 1.3, compte des augmentations de rendement observées par les pêcheurs. En général, facteurs de standardisation et facteurs de ciblage seront estimés par analyse des données de log-books, de la même manière que sont évaluées les puissances de pêche⁷⁷. Les caractéristiques des engins sont tirées de la littérature. Des données de calendriers d'activité de pêche, de logbooks et d'enquêtes seront analysées pour confirmer la définition des métiers et préciser celle des stratégies (projet TECTAC et Défi Golfe de Gascogne), ainsi que pour estimer les facteurs de ciblage et de standardisation.

Une seconde application est envisagée, elle concerne la pêche côtière de mer d'Iroise. Les analyses de données correspondantes sont dans la mesure du possible menées en parallèle sur la mer Celtique et sur la mer d'Iroise.

⁷⁵ et notamment des discussions avec A. Biseau, C. Maguer, C. Talidec, et R. Bellail ; voir aussi Biseau (1991)

⁷⁶ voir par ex. l'approche de Ferraris et al. (1996) à partir de processus markoviens.

⁷⁷ par ex. avec des modèles linéaires (Robson 1966 ; Stocker & Fournier 1984 ; Biseau 1991 ; Pascoe & Robinson 1996 ; Biseau et al. 1999...)

Scénarii de gestion. Les ressources de la pêche de mer Celtique sont surexploitées, et notamment les Gadidés, les diagnostics étant moins pessimistes pour les baudroies et la langoustine. La principale interaction technique dans cette pêche est constituée par les captures excessives de juvéniles de merlan par les langoustiniers au moment du recrutement (Septembre-Octobre). Ces captures occasionnent énormément de rejets. Par ailleurs, l'émergence du chalut jumeau ces dernières années est préoccupante. Les conséquences de l'une comme de l'autre restent à évaluer, et feront l'objet des premiers scénarii testés. Plusieurs réactions de pêcheurs seront envisagées après discussion avec les spécialistes de la pêche.

Cette première application va aussi servir à valider le simulateur dans le cas de plusieurs populations et en présence de mesures de gestion. Le modèle a été codé dans le logiciel *Splus* dans ce but, et également pour identifier les calculs critiques afin de diminuer le temps d'exécution dans le simulateur. Les données de l'application sont pas complètement rassemblées et saisies dans le simulateur à l'heure actuelle, par conséquent les résultats ne peuvent être montrés.

Deux autres applications sont en projet, l'une à la pêche côtière du golfe Normand-Breton dans laquelle la mortalité accessoire d'araignées molles⁷⁸ par les chalutiers est considérable ; l'autre à la pêche de merlu et de langoustine du golfe de Gascogne⁷⁹ pour laquelle se pose un problème similaire à celui du merlan, à savoir les rejets de juvéniles de merlu par les langoustiniers.

IV.4.6. Limites du modèle et perspectives de développement du simulateur.

Malgré une certaine généricité, le modèle comporte ses limites : les caractéristiques spatio-temporelles décrites se rapportent **aux distributions et aux migrations orientées à l'échelle des saisons** (Tableau 0.1, Chapitre introductif). Les hétérogénéités locales et les déplacements associés ne sont pas pris en compte, que ce soit ceux des populations ou du pêcheur. A l'autre extrémité de l'échelle, les variations des aires de distribution des populations ne sont pas considérées.

Dans la mesure où **les paramètres biologiques des populations sont constants et la structure de l'activité de pêche relativement statique** en l'absence de réaction de pêcheur, ce modèle ne peut être utilisé pour évaluer la dynamique à long terme de la pêche (sauf en tant qu'outil diagnostic).

Enfin, le modèle est **déterministe**. Ce choix tient à la complexité du modèle qui semble à l'heure actuelle incompatible avec une formulation stochastique⁸⁰. Un modèle exploratoire de ce type n'a pas nécessairement vocation à intégrer des aspects aléatoires. Ceux-ci peuvent au contraire venir brouiller l'analyse des résultats sans pour autant l'enrichir. Bien que déterministe, le modèle peut fournir des résultats intéressants vis-à-vis de l'incertitude sur la dynamique de la pêche. En explorant différents scénarii et hypothèses sur la réalité du système étudié⁸¹, il donne des éléments de réponse. Mais, au contraire d'une **analyse de risque**⁸², il ne pondère pas les différentes situations par leur probabilité de se produire. De par sa puissance exploratoire, le modèle peut quand même déboucher sur un outil d'aide à la décision.

Plusieurs développements du modèle sont en cours en ce qui concerne la dynamique des populations. La possibilité de **modèles structurés en longueur** vient d'être introduite dans ISIS-Fish; elle est en cours de validation. Un étudiant a réalisé un stage de DEA sur le sujet (Cabellic 2001).

D'autres extensions sont envisagées ultérieurement. Ainsi, il est prévu de prendre en compte la qualité de l'habitat dans l'évaluation de l'impact des ZMP; à cet effet et en première approximation,

⁷⁸ venant de muer

⁷⁹ le golfe de Gascogne comprenant la mer Celtique

⁸⁰ on imagine la combinatoire du design des simulations...

⁸¹ « state of nature » dans la formulation Bayésienne

⁸² d'inspiration Bayésienne par ex.

il est possible de faire dépendre plus de paramètres de l'espace. Des problèmes de **dégradation de l'habitat** pourraient ainsi être abordés, comme l'impact d'engins de pêche sur les fonds ou l'impact d'aménagements côtiers. Dans une perspective plus lointaine, la qualité de l'habitat pourrait résulter d'un modèle écologique, soit couplé au simulateur, soit partie intégrante de ce dernier.

Enfin, des **mouvements de type dispersif** ou une autre formulation des mouvements orientés⁸³ seront introduits afin d'évaluer l'influence sur la dynamique du formalisme choisi pour représenter les mouvements⁸⁴. On soupçonne que les mouvements dispersifs viendront atténuer les effets induits par la relation entre allocation de l'effort de pêche et distribution des ressources, mais dans quelle mesure ?

Cependant, les perspectives immédiates concernent essentiellement l'activité de pêche, la première extension portant sur le **développement d'un sous-modèle économique** couplé au sous-modèle d'exploitation. En effet, si l'on désire construire des réactions des pêcheurs qui soient réalistes, il est nécessaire d'introduire des considérations économiques. Les réactions aux mesures de gestion dépendront ainsi de paramètres ou de données calculées par ce sous-modèle, par ex. la rente attendue de la pratique d'un métier à un mois donné, ou les coûts associés aux temps de route. En retour, les captures calculées par le sous-modèle d'exploitation pourraient être reprises par le sous-modèle économique dans un module de formation des prix au débarquement. La formalisation du cahier des charges du modèle bio-économique est en cours, avec des collègues économistes. Les premières discussions laissent penser que la reformulation de l'activité de pêche en termes plus dynamiques nécessitera probablement une refonte de certains objets du modèle statique initial. Cette extension du simulateur ISIS-Fish fait partie du projet TECTAC, en collaboration avec le Service d'Economie Maritime de l'IFREMER et d'autres économistes européens⁸⁵. Dans un deuxième temps, on souhaite réfléchir sur l'opportunité **d'individualiser les unités de pêche**, afin notamment de leur affecter des puissances de pêche individuelles. Ce développement conduit vers une formulation quasiment individu-centré, et il sera peut-être réalisé dans une version à part du simulateur, afin de ne pas trop alourdir ce dernier. Un couplage avec la plate-forme CORMAS (individu-centrée) développée par le CIRAD est envisagé pour rendre compte de **comportements d'optimisation de la rente économique à court terme** pour décrire l'allocation de l'effort de pêche. Enfin, le volet manquant dans la dynamique de la pêcherie pour complètement boucler le système est **l'évaluation et la décision** de mesures de gestion. Avec ce maillon supplémentaire, il serait possible de tester des procédures de gestion en feedback. Ceci requiert la spécification pour chaque mesure de gestion de la relation entre les paramètres de la mesure et l'état du système. Une telle relation peut par exemple reposer sur des points de référence biologiques voire économiques (voir Pelletier & Laurec (1992) pour un exemple non spatial).

⁸³ par exemple à base d'équation d'advection-diffusion

⁸⁴ l'étude de la bibliographie (voir § II.1. et 2) ne fournissant finalement que peu d'idées sur ce que peut être cette influence dans notre modèle

⁸⁵ notamment CEMARE (RU) et LEI (Pays-Bas)

Conclusion du chapitre

L'objectif de ce chapitre était de faire état des méthodes et outils existants pour l'évaluation de l'impact de Zones Marines Protégées sur les ressources et les pêcheries, puis, dans ce contexte, de présenter deux contributions à ce sujet, l'une dans le domaine de l'analyse de données, l'autre dans celui de la modélisation.

Bien qu'apparemment contrastées, ces deux contributions présentent des points communs.

Premièrement, elles visent à **appréhender le système de manière synoptique**. L'étude empirique s'applique à un exemple bien précis (la réserve Aboré), mais la méthodologie locale ainsi définie est ensuite étendue à d'autres sites (les autres réserves du lagon de Nouméa), et une analyse régionale sera réalisée (voir Chap. V). Le modèle de simulation est générique et il essaie d'appréhender la pêche dans sa globalité, tout en restant relativement parcimonieux⁸⁶.

Deuxièmement et en corollaire, les deux approches cherchent à **prendre en compte toute l'information disponible**. L'étude empirique considère les données d'habitat, de régime alimentaire et les différentes estimations d'abondance pour toutes les espèces en même temps. Le simulateur est construit autour de l'idée d'intégrer l'information et la connaissance existantes, que ce soit pour certains choix de modèle, notamment la structure de l'activité de pêche, ou pour les outils comme la base de données qui lui est adjointe. Dans la mesure du possible, les composants du modèle ont été définis de manière à ce que **les paramètres soient estimables à partir des données couramment disponibles** en halieutique, à savoir : les données commerciales de logbooks et de débarquements, les capture scientifiques, les données d'observateurs et les enquêtes auprès des pêcheurs.

Ensuite, ces contributions amènent toutes les deux à **une réflexion générique**. L'étude empirique débouche sur la notion **d'indicateur de l'état d'un écosystème par rapport à un impact anthropique**, i.e. la construction de variables synthétiques destinées à évaluer cet impact, et les besoins afférents en collecte de données. Cette question transcende évidemment le cadre du lagon de Nouméa ; elle est même centrale à la gestion écosystémique. Le simulateur est quant à lui parti **d'une réflexion générique sur la représentation de la dynamique d'une pêche**.

Enfin, ces deux contributions sont sous-tendues par la volonté de fournir des outils qui puissent être utiles en dehors du champ de la recherche (mais pas du champ scientifique). Dans le cas des réserves, la question de l'impact des réserves est directement posée par la Province Sud de Nouvelle-Calédonie. En ce qui concerne le simulateur, je souhaite en faire à terme un outil multiusages, à savoir non seulement **heuristique**, pour la recherche, mais aussi un **outil de communication** avec les gestionnaires et les professionnels, voire avec le public. Bien qu'un simulateur ne reproduise qu'un monde virtuel, ce type d'outil me semble en effet pertinent pour aider à la gestion des pêches. En tant que scientifique, il n'est pas de ma compétence de juger de l'opportunité politique ou sociale de tel ou tel type de mesure de gestion, mais je soutiens qu'il est indispensable d'étudier de manière virtuelle des mesures de gestion qui semblent réalisables, et d'explorer l'impact que ces mesures peuvent avoir sur les populations, tel que l'exprime un modèle construit à cet effet. Sous la condition d'un mode de communication approprié, les résultats de ce type d'étude forment à mon sens une part essentielle de **l'appui scientifique que les modélisateurs en halieutique peuvent apporter aux gestionnaires des pêches et aux professionnels**.

⁸⁶ pour un modèle de pêche complexe spatialisé...

Chapitre V

Conclusions et perspectives.

V.1. Un bref résumé des résultats.

Avant de mentionner les perspectives de recherche de ce projet, j'en résume brièvement les principales contributions. Ce travail se veut essentiellement méthodologique, à savoir développer ou adapter l'outil mathématique ou statistique approprié à répondre à une question posée dans le cadre du projet, et qui pourrait être appliqué à plusieurs pêcheries, voire même à une pêcherie quelconque. La question de la pertinence des ZMP -au sens large-, pour la gestion des ressources et la conservation des populations marines est la préoccupation thématique de ce travail, avec l'objectif principal de quantifier l'impact de ZMP sur la dynamique des populations exploitées et de la pêche. Les différentes étapes qui conduisent vers cet objectif reposent sur l'analyse des données disponibles, partant du principe qu'il est préférable d'analyser l'information existante avant d'entreprendre de nouvelles collectes de données.

Distributions spatiales et saisonnières des populations démersales et benthiques.

Captures scientifiques. Des cartes d'abondance et des structures de corrélation spatiales ont été obtenues à partir de données de campagnes scientifiques grâce à des techniques géostatistiques (Pelletier & Parma 1994 ; § I.1). La qualité de l'estimation des structures spatiales est due à la disponibilité de données détaillées à petite échelle. Mais dans la plupart des campagnes de suivi des abondances, les engins utilisés¹ et la distance entre les points d'échantillonnage ne permettent pas une estimation satisfaisante.

Captures commerciales. L'information issue des campagnes scientifiques est limitante du fait de sa faible couverture saisonnière² : une ou deux cartes d'abondance par an ne suffisent pas pour appréhender la saisonnalité de la dynamique des populations. A contrario, l'information contenue dans les captures commerciales constitue, par sa couverture saisonnière et spatiale et par l'intensité de l'effort d'« échantillonnage », une source d'information a priori attrayante. Elle présente d'autres inconvénients liés aux rejets, à la standardisation des efforts de pêche entre engins (sélectivité), voire entre unités de pêche (puissances de pêche), standardisation qui est nécessaire pour considérer l'ensemble de l'information. Par ailleurs, les données commerciales posent dans beaucoup de pêcheries le problème de l'incertitude de la position des points de pêche³. Du fait de la difficulté d'analyse qui résulte de ces inconvénients, ce type de données est encore peu utilisé dans la recherche halieutique⁴ (cf. par ex. Pelletier 2001). Cependant, il m'a semblé important d'évaluer l'apport potentiel de ces données pour identifier les zones et les saisons de présence des principales espèces exploitées (Pelletier & Ferraris 2000 ; Verdoit et al. 2003 ; § I.2).

¹ à l'exception des mesures par acoustiques

² les campagnes scientifiques coûtent cher, et on ne peut envisager une couverture saisonnière à hauteur de celle des données commerciales

³ comme il a été précisé au Chap. I., dans le cas des logbooks obligatoires pour les pêches européennes, est reporté au mieux le rectangle statistique qui a été fréquenté et les positions des différentes opérations de pêche ne sont pas reportées dans les statistiques. Que ce soit pour le chalut, la palangre ou les filets fixes, les « traits » de pêche sont bien plus longs que les traits scientifiques, et il est très possible qu'un trait commence dans un rectangle et finisse dans un autre.

⁴ cet état de fait témoigne aussi d'une certaine défiance des scientifiques à l'encontre de données dépendantes de la pêcherie, et de leur préférence assez compréhensible pour les données qu'ils ont collectées eux-mêmes.

Intégration des informations. Pour aller plus loin et tirer parti à la fois des données commerciales de capture et d'effort, des données de campagne scientifique, mais aussi de la connaissance non formalisée qui préexiste, soit dans la littérature, soit à travers l'expertise de nombreux halieutes, M. Verdoit (thèse en cours) a analysé ces trois types d'information dans le but de déterminer les distributions spatio-saisonnnières des principales espèces exploitées de mer Celtique, puis d'en modéliser la dynamique (Verdoit-Jarraya 2003). Les analyses de données sont réalisées pour le merlan (Verdoit et al. 2003 ; § I.2) et la langoustine ; la partie modélisation est en cours. Les données de CPUE scientifiques et commerciales ont été intégrées de manière plus formelle par Pelletier et al. (1993) (§ I.3). Cette approche, bayésienne, permet de combiner plusieurs jeux de données à l'échelle locale ; elle prend en compte à la fois la corrélation spatiale de la distribution de l'abondance (nature aléatoire du processus d'abondance) et la variabilité d'échantillonnage liée à chacune des données (erreur d'observation). Elle permet de construire des cartes d'abondance à différentes échelles spatiales en fonction de la résolution des données existantes.

Relation entre effort et mortalité par pêche - Evaluation de l'abondance des populations.

Dans le Chap. III, on a montré comment les variations spatiales d'abondance et la distribution de l'effort qui en résulte sont susceptibles de fausser les indices d'abondance construits à partir des CPUE commerciales. Une solution à ce problème est de prendre en compte explicitement les distributions spatiales dans l'estimation des indices d'abondance, par ex. par l'approche bayésienne décrite ci-dessus. Les indices d'abondance régionaux (globaux) qui peuvent en être déduits présentent un biais très réduit en comparaison des indices qui ignorent les aspects spatiaux, comme le montrent des simulations à différentes résolutions spatiales et selon plusieurs schémas d'allocation spatiale de l'effort de pêche (§ III.3).

Modélisation de la dynamique spatio-saisonnnière des ressources.

Dans le cadre de ce travail (*ressources démersales et benthiques*) et pour l'objectif qui me préoccupe (*quantifier l'impact de mesures de gestion spatio-temporelles sur la dynamique des populations et de l'exploitation*), j'ai privilégié une modélisation mathématique déterministe classique, sous-tendue par une volonté double de parcimonie et d'adéquation entre la résolution spatio-temporelle du modèle et celle des données disponibles. Cette démarche a été appliquée au cas relativement simple d'une ressource exploitée par une activité de pêche, à savoir la pêcherie de lieu noir de l'Ouest de l'Ecosse (Pelletier & Magal 1996 ; §. II.4). Un modèle du même type a été développé par M. Verdoit dans sa thèse. Dans les deux cas, Les résultats montrent a) la nécessité d'une représentation spatiale explicite pour une évaluation correcte de la dynamique de la population, et b) l'impact considérable de l'allocation spatio-temporelle de l'effort de pêche sur cette même dynamique. Cette démarche de modélisation est également sous-jacente dans le développement du modèle de dynamique d'une pêcherie complexe (Pelletier et al. 2001 ; § IV.4).

Analyse de l'activité de pêche dans une pêcherie complexe.

Compte tenu de la complexité de la plupart des pêcheries -multiplicité des engins, des espèces capturées et des lieux de pêche-, la compréhension de la structure et de la dynamique de l'effort de pêche est grandement facilitée par la réduction de la dimension du système à un nombre restreint de types d'activité de pêche, les métiers⁵, qui résument les différentes manières de pêcher au sein de la pêcherie. Grâce à des typologies basées sur plusieurs analyses factorielles et classifications, les métiers de deux pêcheries contrastées sont mis en évidence et caractérisés à partir de données

⁵ un métier = un engin, une ou plusieurs espèces-cibles et un lieu de pêche

commerciales (Pelletier & Ferraris 2000 ; § III.1). Contrairement aux approches existantes qui ignorent le lieu de pêche et supposent que la capture reflète l'espèce-cible, cette méthodologie part du principe que le pêcheur choisit le lieu de pêche parce qu'il correspond en moyenne à une capture élevée de l'espèce-cible.

Les résultats sont particulièrement utiles pour développer des applications du modèle de pêcherie complexe du § IV.4).

Modélisation de la dynamique d'une pêcherie complexe - Simulation de mesures de gestion.

L'objectif n'est pas seulement de reproduire la complexité du système, mais aussi d'analyser et de quantifier l'importance relative des différents aspects de la dynamique, notamment en présence de mesures de gestion. Le modèle déterministe de la dynamique d'une pêcherie complexe (Pelletier et al. 2001 ; § IV.4) sépare les sous-dynamiques des populations, de l'exploitation et de la gestion en trois sous-modèles. L'échelle spatiale peut être adaptée à chaque pêcherie. Le nombre de populations et d'activités de pêche, ainsi que leur dynamique peuvent être modifiés facilement. Ces propriétés font de ce modèle un outil flexible et générique, théoriquement applicable à un grand nombre de pêcheries.

Ce modèle a été mis en oeuvre sous forme d'un simulateur permettant de tester et quantifier l'impact d'une combinaison de mesures de gestion affectant différents composants de la pêcherie. L'implémentation informatique du simulateur comprend en outre une base de données de pêcherie dont les éléments sont modifiables par des requêtes au travers d'une interface conviviale. Les équations du modèle font partie intégrante de la base de données et peuvent donc être changées ou créées interactivement, sans modifier le code source du simulateur (Poussin et al. 2000). Ce simulateur est destiné à être exploité sur Internet par une variété d'utilisateurs.

Etude empirique de l'impact de réserves marines sur les peuplements démerso-benthiques.

L'analyse de l'impact de réserves marines à partir de données récoltées *in situ* ne concerne pas seulement les espèces exploitées, mais l'ensemble du peuplement, i.e. un grand nombre d'espèce, notamment dans les milieux coralliens hyperdiversifiés. La nature du biotope et de l'environnement influencent largement la structure et l'abondance des peuplements. La démarche que nous avons développée et appliquée à une réserve marine du lagon de Nouméa se distingue des méthodes existantes en ce qu'elle considère l'ensemble du peuplement ainsi que l'habitat (Ferraris et al. 2003 ; § IV.3). Parce qu'elle permet de porter un diagnostic global sur l'effet de la réserve, en prenant en compte l'ensemble des données disponibles, cette approche constitue une étape vers la construction d'indicateurs synthétiques de l'état des peuplements.

V.2. Perspectives de recherches.

A la lumière de ces résultats et des recherches récentes dans ce domaine (voir par ex. le Symposium d'Anchorage d'Octobre 1999 « Processus spatiaux et gestion des populations de poissons » ; Kruse et al. 2001 ; Pelletier 2001), apparaissent assez clairement les sujets bien étudiés et ceux qui restent des points d'interrogation. Dans un premier temps, je listerai les connaissances sur la dynamique spatiale et saisonnière des populations et de l'exploitation, qui semblent faire défaut aujourd'hui, et je proposerai quelques pistes de recherche dans ce domaine⁶ (Figure V.1). Dans un deuxième temps, je préciserai la démarche que je compte adopter dans les années qui viennent, d'un point de vue plus méthodologique (Figure V.2). Certaines des pistes évoquées font l'objet d'actions en cours.

V.2.1. Connaissance de la dynamique spatiale et saisonnière des populations et de l'exploitation.

Distributions spatiales et saisonnières des populations, migrations, et cycles de vie.

Les lacunes actuelles concernant les distributions spatiales et saisonnières, mais aussi la délimitation des aires de distribution et la structuration éventuelle en métapopulation constituent un obstacle au développement de modèles de dynamique de population. Comme l'indique Botsford (1999), de telles lacunes nous empêchent d'évaluer correctement les ressources et de prévoir les mesures de gestion qui seraient appropriées. En particulier, l'impact de ZMP est difficile à évaluer car étroitement lié à la structuration spatiale. En conséquence, il est difficile d'identifier quel type de ZMP (localisation, taille, activités interdites) serait efficace dans un contexte donné. Cette situation d'incertitude sur la dynamique spatiale des populations perdure puisque la caractérisation des distributions spatiales et des mouvements n'est pas l'objectif des campagnes scientifiques des vingt dernières années.

Il semble d'abord important de poursuivre **l'analyse systématique de toutes les données scientifiques et commerciales existantes** pour mettre en évidence autant que possible les distributions spatio-saisonnières des populations marines et leur évolution interannuelle, et ce même si les données ont été collectées dans un autre but. Les données commerciales constituent une source d'information à privilégier pour l'étude des variations saisonnières des distributions d'abondance, mais les rejets devraient être pris en compte. La thèse de M. Verdoit a permis de faire le point sur deux espèces importantes de mer Celtique, le merlan et la langoustine, en précisant quels modèles peuvent être construits à partir de l'analyse de toutes les données disponibles. Ses résultats ont aussi mis en évidence les lacunes des données actuelles pour caractériser les distributions spatiales et saisonnières des populations exploitées. Ce type d'analyse devrait être poursuivi sur d'autres espèces commerciales.

Dans un deuxième temps, il est nécessaire **d'adapter les protocoles de collecte** en vue de compléter les résultats des analyses précédentes. Du côté des données commerciales, une **meilleure précision sur la localisation des opérations de pêche** est indispensable. Elle passe par l'amélioration de la saisie et de la validation des statistiques de pêche et par la généralisation de systèmes obligatoires de positionnement par satellite des navires⁷. Ces systèmes permettent d'affiner la localisation et l'estimation de l'effort de pêche (voir Gribble & Roberston 1998 pour une utilisation de ce type de données), au moins pour les engins traînants. Au sein de l'Union Européenne, ces systèmes sont normalement obligatoires depuis le 1^{er} janvier 2000 pour les navires de plus de 24m, mais la mise en application du règlement est particulièrement lente, et malgré

⁶ il s'agit d'un tour d'horizon, je ne prétends pas aborder tous ces sujets dans le futur...

⁷ ou Vessel Monitoring Systems (VMS)

plusieurs demandes officielles, la mise à disposition de ces données aux scientifiques n'est toujours pas à l'ordre du jour. Aucun projet ne peut être mis en place tant que la disponibilité des données n'est pas effective. Si la connaissance de l'effort de pêche est améliorée par ces systèmes, il sera néanmoins nécessaire de pouvoir aussi disposer des données de capture avec la même résolution. Des collaborations avec des professionnels sont de nature à fournir ponctuellement ce type d'information habituellement reporté dans les carnets de pêche personnels des pêcheurs. Concernant les statistiques de pêche, un contrat entre l'IFREMER et la Direction des Pêches (avril-oct. 2001) a permis d'améliorer la procédure de validation des données. Suite à ce contrat, la saisie des efforts et des captures par séquence de pêche, i.e. par rectangle statistique, devrait normalement être systématisée

Plus généralement, il ne semble pas a priori impossible de tenter de mettre en place avec certains professionnels un cadre de coopération qui permette d'influencer d'une manière ou d'une autre leur mode opératoire ou l'information qu'ils restituent, afin de pouvoir compléter et mieux exploiter les données de capture et d'effort. Pour ce type de démarche, il faut franchir la barrière (virtuelle, psychologique ?) séparant le scientifique du professionnel, puis spécifier un contrat liant les deux parties. Une expérience-pilote pourrait être entreprise, après avoir identifié un panel d'interlocuteurs *ad hoc*⁸. La **connaissance sur les ressources accumulée par les professionnels**, qu'elle soit informelle ou sous forme de journaux de bord et de cartes, est *a priori* de nature à lever certaines des incertitudes qui nous préoccupent. Il suffit de monter à bord d'un navire professionnel et de discuter avec certains patrons pour s'en convaincre. Là encore, une démarche pourrait être entreprise pour arriver à un certain mode de coopération. De leur enquête auprès de patrons-pêcheurs, Neis et al. (1999) tirent des informations tout à fait pertinentes sur la dynamique de la population de cabillaud : zones de présence saisonnières, direction des mouvements, et périodes de migration et de reproduction. Pour ce qui concerne IFREMER, des enquêtes sont prévues pour deux pêcheries atlantiques dans le cadre du projet TECTAC et du Défi Golfe de Gascogne (voir plus bas «Structure et dynamique de l'exploitation »).

⁸ La constitution de panels de bateaux pour des enquêtes halieutiques et économiques est d'ailleurs prévue dans le cadre du programme Système d'Information Halieutique de l'Ifremer.

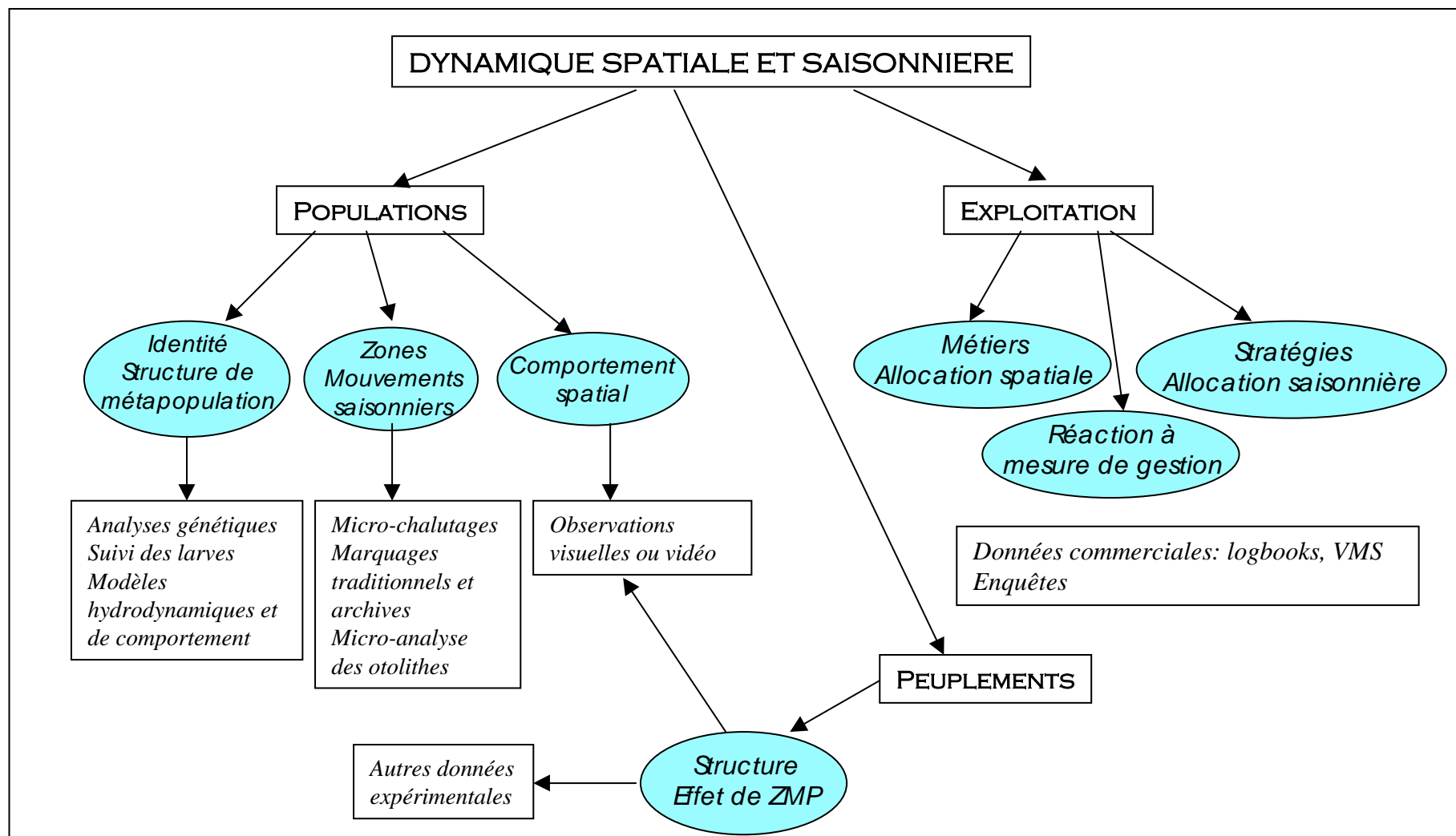


Figure V.1. Perspectives générales de recherche en vue d’approfondir la connaissance de la dynamique spatiale et saisonnière des populations et de l’exploitation, et données appropriées.

Au delà de l'étude des distributions spatio-saisonnières au sein de l'aire de distribution des ressources, deux points essentiels de la structuration spatiale des populations n'ont pas fait l'objet de contributions dans ce travail, à savoir la **délimitation des aires de distribution de chaque population et la caractérisation des mouvements**.

Les limites des aires de distributions des ressources ne sont en général pas connues précisément. Pourtant, des expansions, des contractions, ou des glissements d'aires de distribution peuvent conduire à des évaluations de stock erronées (voir § II.3.2 et par ex. Die et al. 1999). Là encore, les campagnes scientifiques⁹ telles qu'elles sont pratiquées actuellement, ne fournissent que peu d'information à ce sujet, puisqu'elles ont à dessein lieu à l'intérieur des aires de distribution et parfois dans les zones de plus forte abondance des espèces étudiées. Des campagnes acoustiques pourraient aider à déterminer les limites d'aires de distribution, mais pas pour toutes les espèces en l'état actuel des technologies. Par ailleurs, dans la mesure où des cartes de profondeur et des cartes sédimentologiques sont disponibles pour les régions qui nous intéressent, il conviendrait d'étudier le degré d'affinité entre les espèces et leur **environnement abiotique**, afin de tirer parti de cette information auxiliaire pour déterminer les frontières des aires de distribution. Cette information pourrait être utilisée dans la construction des indices d'abondance, comme cela a été le cas dans le projet FINE. Dans le cas d'espèces peu mobiles comme la langoustine, la présence de l'animal est étroitement liée à la nature du substrat et l'analyse de données de substrat donne une idée grossière des zones de présence de cette population (voir la thèse de M. Verdoit). Lors du Symposium d'Anchorage, un certain nombre de contributions cherchaient à caractériser des **habitats** et à mettre en évidence les préférences des espèces pour certains habitats, mais aucune n'avait étudié l'intérêt qui pouvait en résulter pour l'évaluation de l'abondance.

La question des **mouvements des populations** démerso-benthiques reste ouverte, bien qu'un certain nombre d'espèces benthiques soient peu ou pas mobiles. Les données de marquage concernant une population donnée devraient être inventoriées et mises en commun. Dans le cas de la mer Celtique, les données ont été rassemblées dans le cadre du programme européen DST2¹⁰ (voir ci-dessous), mais leur quantité et leur qualité ne se sont pas avérées suffisantes pour estimer des paramètres de modèle. En complément, des expériences de marquage devraient être menées, même si elles sont difficiles à réaliser dans la situation de surexploitation actuelle¹¹. Ce sera notamment le cas pour le merlu atlantique, dans la foulée de la campagne MARQU'AGE (RH Lorient). Pour d'autres espèces, les protocoles¹² restent à définir, mais l'information qui peut en ressortir est primordiale pour la connaissance de la dynamique des populations exploitées, et donc pour l'évaluation et la gestion des stocks. Ce type d'information touche de plus à la question de l'indépendance des stocks, i.e. celle de **l'identité des populations**. A titre d'illustration, il est admis que des échanges existent entre les populations de cabillaud de mer Celtique et de mer d'Irlande, mais ces échanges n'ont pas été quantifiés. Dans ces conditions, quelle est la fiabilité des diagnostics sur ces stocks ? Des questions similaires se posent pour des stocks de Manche dont la sole. Sur ce point, les **analyses génétiques** sont une solution alternative qui devrait être systématisée en cas de besoin, car les prélèvements sont simples et l'information qui en ressort est précieuse. Si les mouvements des stades adultes ou subadultes peuvent être étudiés par marquage, il n'en est pas de même pour la **dispersion larvaire**, voire pour les mouvements des juvéniles. Ces mouvements sont néanmoins cruciaux pour la dynamique des métapopulations (Warner et al. 2000). L'amélioration des connaissances dans ce domaine requiert des programmes combinant des approches expérimentales (suivis larvaires intensifs) et du développement de modèles

⁹ pour les ressources démersales et benthiques

¹⁰ Dynamically Structurally Testable Tools, programme qui a débuté en février 2000 et s'achève fin 2003.

¹¹ on peut en effet supposer qu'avec un engin moins efficace que le chalut, il serait plus difficile de capturer un nombre suffisant d'individus à marquer.

¹² navire (professionnel ou scientifique), engin, type de marque, etc...

hydrodynamiques couplés à des modèles de comportement larvaire, en vue de disséquer les processus de rétention, d'accumulation et de survie (voir par ex. Botsford et al. 1994).

Un **projet de recherche sur le merlu du Golfe de Gascogne** dans lequel ces trois points (entre autres) seront abordés par des **expériences de marquage, des analyses génétiques et de micro-chimie des otolithes** devrait voir le jour dans les années qui viennent, si la dynamique de recherche le permet¹³.

Structure et dynamique de l'exploitation.

La structuration de l'activité de pêche en métiers est souvent décrite en termes d'engin et d'espèce-cible, le lieu de pêche n'étant pas mentionné ou alors de manière vague. Or, l'allocation spatiale de l'effort de pêche détermine dans une grande mesure la mortalité par pêche (voir le résumé de nos résultats au §V.1). L'analyse de cette allocation spatiale sera possible grâce à des données commerciales **précisément géoréférencées**. La description des métiers peut aussi être améliorée en ce qui concerne l'identification des espèces-cibles. Plutôt que de se fier aux seuls résultats (les captures) en la matière, il semblerait logique de procéder à des **enquêtes auprès des professionnels**, puis de recouper les deux types d'information. Le deuxième niveau de l'activité de pêche, la stratégie, concerne l'allocation temporelle de l'effort entre les métiers¹⁴, et en particulier la succession des métiers pratiqués au cours de l'année. Comme indiqué au § III.1, très peu d'études existent sur ce sujet. La caractérisation de stratégies peut être vue comme la typologie de trajectoires temporelles d'activité ou de séries de cartes d'effort, l'analyse de ces informations n'est donc pas triviale. Caractériser des stratégies de pêche est cependant indispensable pour modéliser la dynamique d'une pêcherie complexe. Là encore, des enquêtes auprès des professionnels peuvent être utiles. Le troisième et dernier point relatif à la dynamique de l'exploitation a trait à l'adaptation des pêcheurs vis-à-vis d'un contexte évolutif, et en particulier suite à la mise en place d'une mesure de gestion. Dans le chapitre introductif, on a évoqué les effets secondaires induits par certaines mesures de gestion, et qui viennent à l'encontre des objectifs de gestion. La mise en place d'une ZMP est notamment susceptible d'engendrer une concentration de l'activité de pêche autour de la zone protégée (voir des exemples au § IV.3, annexe IX). Une fois de plus, il est facile de prévoir des questions à ce propos lors de la réalisation d'enquêtes auprès des pêcheurs.

Une bonne connaissance de la structure de l'activité de pêche n'est pas seulement utile pour construire des modèles de dynamique de pêcherie, elle peut aussi servir à **évaluer des capacités de capture** par type d'activité, et donc aider à la **définition de mesures de contrôle de l'effort par métier**, comme les Plans d'Orientation Annuels européens.

Dans le cadre du projet TECTAC et du Défi Golfe de Gascogne, je participe avec d'autres collègues à la préparation d'enquêtes pour la pêcherie de mer Celtique, les langoustiniers du Golfe de Gascogne et la pêcherie de mer d'Iroise. Ces enquêtes sont destinées à répondre à un ensemble des questions sur les tactiques (métiers) et stratégies de pêche, les comportements face à des mesures de gestion des pêcheries et face aux évolutions technologiques. Elles sont organisées et conduites en collaboration avec le Service d'Economie Maritime et le programme Système d'Information Halieutique.

Modélisation de la dynamique et ajustement du modèle.

Lorsque la connaissance acquise sur une population est suffisante pour élaborer les bases d'un modèle de dynamique de populations, l'étape suivante consiste alors à ajuster le modèle, i.e. à en estimer les paramètres (notamment ceux liés à la migration) à partir de données adéquates, et à le

¹³ Les marquages de merlu devraient se poursuivre étant donné le succès de la campagne MARQU'AGE

¹⁴ la définition des métiers et des stratégies constitue en elle-même un modèle de la structure de l'activité de pêche, mais nous n'en discuterons pas dans le cadre de ce mémoire.

valider. Elle sera d'abord appliquée aux données existantes, afin d'identifier les besoins en collectes supplémentaires afférents à l'estimation des paramètres du modèle. Une première illustration est fournie par le modèle de dynamique du merlan ajusté par M. Verdoit au cours de sa thèse (Verdoit-Jarraya 2003; Verdoit et al. 2003b). Cabellic (2001) a également ajusté un modèle (non spatial) pour la baudroie à l'occasion d'un stage de DEA.

Cette stratégie d'étude de la dynamique spatio-temporelle des ressources peut être résumée de la manière suivante :

- analyse des données existantes sans la contrainte d'un modèle dynamique ;
- construction d'un modèle à partir des résultats précédents ;
- estimation des paramètres du modèle à partir des données existantes, et si nécessaire sous certaines hypothèses relatives à la dynamique du système ;
- modification du modèle et collecte de nouvelles données pertinentes conditionnellement à ce modèle.

Cette stratégie est bien évidemment applicable à d'autres problématiques de recherche.

Simulation de la dynamique de pêcheries.

Priorité est donnée au **développement d'applications et à la validation du simulateur** sur plusieurs exemples, dont la pêcherie de mer Celtique (§ IV.4.5), la pêcherie de merlu du Golfe de Gascogne, et une pêcherie à petite échelle (pêcherie côtière de mer d'Iroise). Pour une même pêcherie, on réalisera des comparaisons des modèles construits à différentes résolutions spatiales.

Les perspectives d'élargissement du modèle de dynamique de pêcherie complexe ont été détaillées au § IV.4.6. Du point de vue de la dynamique des populations, elles consistent à :

- développer des modèles structurés selon le sexe, notamment pour les espèces présentant un dimorphisme sexuel;
- introduire des paramètres dépendant d'un sous-modèle d'habitat, afin de pouvoir considérer d'autres pressions anthropiques que la pêche ;
- autoriser une gamme de mouvements plus variée que les seules migrations orientées et permettre une formulation alternative des mouvements orientés.

Côté exploitation, il est envisagé de :

- développer un sous-modèle économique couplé au sous-modèle d'exploitation. L'activité de pêche et les réactions des pêcheurs aux mesures de gestion dépendront ainsi des conditions économiques ;
- individualiser les unités de pêche pour prendre en compte les efficacités de pêche et les comportements individuels ;
- introduire la possibilité de procédures de gestion automatiques qui feraient évoluer les paramètres des mesures de gestion au cours des années selon certaines règles de décision.

Ces développements impliquent des partenaires informaticiens d'une entreprise privée. Après plusieurs réponses infructueuses à des appels d'offres, des financements ont pu être trouvés (TECTAC et Ifremer) qui permettent aujourd'hui de réaliser certains de ces développements.

Evaluation in situ des effets d'une ZMP.

La synthèse bibliographique présentée au § IV.3 montre que malgré la quantité d'études, les méthodologies utilisées peuvent être améliorées en ce qui concerne la validité statistique, mais surtout que l'évaluation des effets d'une ZMP gagnerait à être reformulée **en termes de gestion et**

d'indicateurs écosystémiques. L'objectif d'une ZMP s'exprimant dans la plupart des cas de manière générale -protection de l'environnement marin, du patrimoine naturel, des écosystèmes marins-, c'est donc à cette aune que l'efficacité d'une ZMP doit être évaluée. Par ailleurs, l'habitat, source de variabilité spatiale, doit être explicitement pris en compte au cours de cette évaluation.

La question qui est posée est double : efficacité d'une ZMP particulière, mais aussi est-ce qu'un ensemble de ZMP¹⁵ est efficace dans une région donnée ? Dans ce deuxième cas, la méthodologie doit être développée pour **analyser conjointement les données sur l'ensemble des réserves et produire un diagnostic à l'échelle régionale.**

Les actions de recherche sur ce sujet s'orienteront selon deux cas d'étude : d'une part les réserves du lagon de Nouméa; et d'autre part, des réserves et récifs artificiels méditerranéens : la réserve de Banyuls, le Parc Marin de la Côte Bleue et les récifs artificiels du littoral du Languedoc.

Le projet sur les réserves marines du lagon de Nouméa s'inscrit dans une action de recherche thématique (ART4) et dans le Chantier Nouvelle-Calédonie du Programme National d'Environnement Côtier (PNEC). Les objectifs de ce projet sont de développer des méthodes d'analyse pour évaluer :

- a) l'impact de zones marines protégées (ZMP) sur les populations, la biodiversité et la structuration spatiale de peuplement de poissons démerso-benthiques ;
- b) les conséquences en terme de réhabilitation de l'écosystème correspondant ;
- c) la pertinence des ZMP comme outil pour une gestion durable des ressources.

On s'intéresse à l'ensemble des réserves marines établies dans le lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie. Le souci d'une évaluation régionale est partagé par la Province-Sud de Nouvelle-Calédonie, qui s'interroge sur le bilan de ces réserves à l'échelle du lagon tout entier, et envisage de réviser la structuration de ces réserves en un réseau plus efficace si besoin est¹⁶.

Le projet est articulé autour de la collaboration avec J. FERRARIS (IRD) et d'une thèse financée par la Nouvelle-Calédonie. La doctorante, Marion AMAND, qui a débuté en mars 2003, doit d'abord s'intéresser à la question des indicateurs écosystémiques de l'effet des réserves à partir des données existant sur le lagon de Nouméa, puis dans un deuxième temps, elle doit s'appuyer sur des modèles mathématiques pour prévoir l'effet de la mise en place d'une réserve dans la Province Nord. Les premiers résultats montrent les sensibilités de différents indicateurs potentiels de l'effet réserve (Amand et al. 2003a, Amand et al. 2003b; Pelletier et al. (en prép.)).

En ce qui concerne les cas d'étude méditerranéens, j'ai obtenu un financement de thèse du Programme Systèmes Côtiers et Lagunaires (SysCoLag)¹⁷ pour étudier la mise au point d'indicateurs de l'effet des ZMP et des récifs artificiels. J. CLAUDET a démarré sa thèse en janvier 2003. Son sujet prévoit de s'intéresser très explicitement aux objectifs de gestion en concertation avec les gestionnaires et de définir des indicateurs appropriés au suivi en routine des réserves et des récifs artificiels étudiés dans le cadre d'un observatoire régional du milieu littoral. Un important travail bibliographique a permis de faire le point sur les objectifs de gestion liés aux ZMP et aux récifs artificiels, et d'étudier les relations entre les études scientifiques et les attentes des gestionnaires en la matière (Claudet & Pelletier 2003).

Les ZMP sont de plus en plus évoquées pour d'autres milieux que les récifs coralliens ou les écosystèmes de type subtropical (Méditerranée, Californie, Nlle-Zélande...), où elles ont plus fréquemment été établies par le passé. En Europe, les plans de restauration de certaines ressources en état de quasi-disparition (merlu, cabillaud) prévoient la mise en place de ZMP. D'autres projets existent dans le cadre de plans intégrés d'aménagement de l'espace côtier (Parc Marin d'Iroise, par ex.). Cette évolution importante est de nature à susciter des pistes de recherche. Ainsi, en réponse au

¹⁵ éventuellement organisées en réseau comme c'est de plus en plus le cas

¹⁶ de part sa situation hydrodynamique, le lagon de Nouméa est relativement protégé des pressions anthropiques (exploitation minière, pollution...), et il est question de l'inscrire au patrimoine mondial de l'UNESCO

¹⁷ Programme géré par la Région Languedoc-Roussillon

dernier appel d'offres du Programme Liteau du Ministère de l'Environnement et du Développement Durable (juin 2003), j'ai coordonné une proposition de recherche qui a été acceptée en octobre. Cette proposition associe gestionnaires et scientifiques (écologues, économistes, géographes et sociologues) pour le "Développement d'outils diagnostics et exploratoires d'aide à la décision pour évaluer la performance d'Aires Marines Protégées". Par outil diagnostic et exploratoire, on entend ici analyses statistiques et modélisation mathématique, ou en termes d'aide à la décision, les indicateurs et les outils de simulation. Ce projet concernera les réserves du lagon de Nouméa, la réserve de Banyuls ainsi que le projet de Parc Marin d'Iroise, ainsi que la réserve des Bouches de Bonifacio. La démarche se fonde sur des ateliers par cas d'étude pour mettre au point les outils, et des ateliers transversaux pour recouper les expériences et valider ces outils. **Considérer dans un même projet sur l'évaluation de la performance des ZMP, les aspects, complémentaires à mon sens, de modélisation statistique et de modélisation mathématique exploratoire constitue une bonne illustration de ma démarche méthodologique générale. Associer scientifiques et gestionnaires dans ce même projet fournit un autre aperçu de l'esprit de mes recherches.**

En même temps que la popularité des ZMP augmente, se développent un grand nombre de projets de recherche, de publications et de sites Web sur le sujet. Un travail de synthèse s'avère indispensable notamment sur les aspects méthodologiques de l'évaluation de l'impact des ZMP, qui est au centre de mes préoccupations. Comme il a été mentionné au chapitre 4, cette question ramène à la problématique des indicateurs. Dans la foulée d'un atelier organisé par J. FERRARIS à Nouméa en juillet 2002, je suis chargée de coordonner un article de synthèse pluridisciplinaire sur les indicateurs de l'effet des réserves marines en milieu corallien (Pelletier et al. (en prép.)). Dans le même esprit, j'organise un atelier de synthèse méthodologique en janvier 2004, dans le but de préparer une contribution collective pour le Symposium sur les Indicateurs Ecosystémiques qui se tiendra à Paris en 2004.

En parallèle avec les études empiriques généralement basées sur des données existantes, il apparaît nécessaire de réfléchir à des évolutions possibles des systèmes d'observations. Premièrement, il convient de travailler à des **moyens d'observations sans impact sur l'environnement**¹⁸, appropriés à des suivis en zone tempérée, où les eaux sont en général plus turbides, moins transparentes, et les conditions climatiques ne facilitent pas les comptages directs en plongée. Les moyens sous-marins véhiculés depuis un submersible télécommandé (Remotely Operated Vehicle (ROV)) ou traînés depuis un navire¹⁹ sont des candidats intéressants (voir par ex. Service 1998). Cependant, **les contraintes logistiques sont actuellement assez fortes, les outils vidéos et les robots devant être adaptés aux milieux côtiers et aux faibles profondeurs.** De plus, les méthodologies d'analyse de ce genre de données, et donc en retour les protocoles de collecte les plus appropriés, ne sont pas encore développés. Le laboratoire MAERHA a piloté une étude de faisabilité de l'utilisation des ROV pour des objectifs halieutiques. Ce projet, VitHal, avait démarré en 2000 par un état de l'art sur le sujet et par la mise au point des aspects technologiques qui ont ensuite permis la réalisation d'une campagne en 2002. Pour des raisons familiales, je n'ai malheureusement pas pu participer à ce projet, dans lequel je pensais étudier notamment **l'estimation de l'abondance, en relation avec le comportement spatial local, et les études de capturabilité par comparaison avec des captures scientifiques.** L'idée est de **tirer parti des avantages des deux types d'observation pour améliorer l'estimation de l'abondance des populations** : couverture régionale des captures scientifiques et précision à échelle locale des observations vidéos²⁰. Par ailleurs, ces observations fournissent des informations pour les **espèces**

¹⁸ les captures scientifiques sont certes minimales par rapport aux captures commerciales, mais elles ne donnent pas une bonne image. Dans le cas des engins traînants, l'écosystème benthique se trouve tout de même affecté. Ceci est fâcheux lorsqu'il s'agit d'étudier la réhabilitation

¹⁹ par ex. la caméra Vecoq utilisée à IFREMER en technologie des pêches

²⁰ Les processus spatiaux à petite échelle affectent l'observabilité, i.e. la capturabilité et la sélectivité des populations. Il

non observables avec les chalutages classiques, espèces exploitées (voir § I.I.3) et faune benthique en général. **Au delà du ROV Victor essentiellement destiné à des applications lourdes hauturières, il apparaît nécessaire de développer des moyens d'observations sous-marines plus légers utilisables en milieu côtier.** En ce qui me concerne, trois pistes sont actuellement envisagées à ce sujet : a) un module halieutique d'un véhicule autonome sous-marin (AUV); b) **une station fixe pour des observations temporelles**, et c) **un module développé par la Direction Technologique de l'IFREMER (PRISME).** J'envisage d'utiliser un ou plusieurs de ces moyens pour observer les peuplements marins (poissons et invertébrés) dans des ZMP ou des zones de récif artificiel. En ce qui concerne l'AUV en cours de mise au point à IFREMER, j'ai souhaité rajouter au cahier des charges ce type d'utilisation qui implique de pouvoir travailler en **domaine très côtier, à des vitesses faibles et dans des zones turbides.** Les essais techniques de l'AUV auront lieu en 2004. Pour ce qui est de la station fixe, **le projet MICADO** porté par J.F. CADIOU (Direction Technologique, IFREMER Toulon) devrait permettre après obtention du financement de mettre au point une station fixe destinée à plusieurs usages dont celui mentionné plus haut. Elle devrait être testée dans le Parc Marin de la Côte Bleue, une ZMP méditerranéenne étudiée par J. CLAUDET dans sa thèse.

Deuxièmement, il est important de travailler à des **systèmes d'observation à moyen terme (observatoires) destinés à suivre l'abondance et la structure des peuplements, voire des écosystèmes, et ce avant même l'instauration des ZMP.** Ceci nécessite de réfléchir sur les indicateurs pertinents pour suivre l'état des écosystèmes. A cet effet, on envisage de choisir en concertation avec les professionnels de la pêche et les collectivités locales concernées, une zone laboratoire (sur la côte Atlantique) où seront développées des approches expérimentales. Cette zone aurait également vocation à sensibiliser les pêcheurs à des pratiques de pêche respectueuses de l'environnement. Par ailleurs, la thèse de J. Claudet (voir ci-dessus) s'inscrit explicitement dans la perspective de l'établissement d'un observatoire des écosystèmes côtiers et lagunaires.

Remarque

Bien que présentées d'un point de vue général, les perspectives de recherche mentionnées ci-dessus n'ont pas été définies *ex nihilo*. Elles sont suscitées et enrichies par des cas d'étude concrets, sans lesquels elles seraient des exercices abstraits. Une application n'est pas à mon sens la seule illustration d'un problème théorique, **elle constitue plutôt le moteur du développement des méthodologies d'étude.** Ainsi, le développement du modèle générique de dynamique de pêche complexe s'est largement appuyé sur plusieurs exemples de pêcheries dont celui de la mer Celtique. Chacune des perspectives de recherche s'inscrit donc dans un ou plusieurs cas d'étude, que l'on essaie de limiter pour garder une **cohérence** à l'ensemble des recherches. La pêche de mer Celtique et du Golfe de Gascogne est le site atelier principal de ces recherches.

s'agit ici d'en analyser les conséquences à grande échelle sur les indices d'abondance, i.e. les informations de base de la recherche halieutique et de l'évaluation des stocks.

V.2.2. Intégration de l'information et des connaissances.

Un point central à ma démarche méthodologique est la volonté d'analyser conjointement l'ensemble des informations et connaissances disponibles pour répondre à une question donnée (Figure V.2). Cette volonté se traduit au niveau des analyses de données par le recours à des méthodes permettant

- d'élaborer des synthèses** à partir de jeux de données multivariées comprenant un grand nombre d'observations (analyses multivariées descriptives, indicateurs) ;
- d'évaluer les conséquences à échelle régionale de processus à échelle plus fine (**transfert d'échelle**) ;
- de **combinaison formellement plusieurs jeux de données** différant en termes de résolution spatiale et d'erreur d'observation (approches bayésiennes) ;
- de combiner formellement des informations ou connaissances relevant de différents cas d'étude pour élaborer une réponse à une question posée à un niveau plus régional, voire général (**méta-analyses**).

En ce qui concerne la modélisation dynamique, elle s'exprime par le développement :

- d'outils permettant **d'intégrer la masse des connaissances acquises** sur un système anthropisé comme une pêcherie complexe (simulateur) ;
- de **procédures d'estimation** permettant d'ajuster simultanément tous les paramètres d'un modèle complexe à partir de l'ensemble des données disponibles (par ex. par approche bayésienne).

Cette philosophie de travail restera *a priori* inchangée dans les années à venir.

Dans un contexte très différent, j'ai été amenée à élaborer un projet de recherche qui suit la même démarche d'intégration et d'analyse que les recherches exposées dans ce mémoire. Ce projet régional porte sur la dynamique des populations de tortues marines de l'Océan Indien (Pelletier & Roos 2000). Il prévoit :

- l'intégration des différentes sources d'information disponibles** au plan régional : marquages-recaptures, analyses génétiques, survols aériens, captures accidentelles, comptages ;
- l'intégration des connaissances dans un modèle dynamique** permettant de porter un diagnostic sur les populations compte tenu des diverses pressions anthropiques auxquelles elles sont soumises.

Les analyses de données et la modélisation mathématique continueront à être menées de pair, par confrontation et itération, afin de garder un ancrage dans la situation réelle, tout en essayant de prévoir l'évolution du système étudié sous différents scénarii. Ces allers-retours sont également indispensables pour adapter les collectes de données.

L'intégration des informations ne saurait se réduire à des outils statistiques et mathématiques : elle participe d'une démarche plus large qui passe par les échanges entre scientifiques de plusieurs disciplines, mais aussi entre scientifiques, politiques et le public. En matière d'aménagement et de gestion environnementale au sens large²¹, l'intégration des disciplines et des différents partenaires concernés par les prises de décision est nécessaire à la compréhension et à la résolution des problèmes environnementaux qui continueront inévitablement à se poser dans les années à venir.

²¹ dont, à mon sens, la gestion des ressources marines fait partie

En 2000, le Symposium de l'ISEM²², intitulé « ECOSUMMIT 2000 : Integrating the sciences », était entièrement dédié à ce sujet²³, avec pour objectif de lancer une dynamique mondiale pour favoriser cette intégration entre disciplines et au-delà de la recherche. En ce sens, la plupart des projets dans lesquels je suis impliquée participent de cette dynamique :

- projets TECTAC et du Défi Golfe de Gascogne, qui associent économistes, sociologues, halieutes, modélisateurs et informaticiens ;
- projets en collaboration avec l'IRD, qui associent écologues et modélisateurs;
- et surtout le projet Liteau qui associe écologues, économistes, sociologues, modélisateurs, géographes et gestionnaires.

C'est aussi dans cette démarche que je souhaite ancrer mes recherches dans les années à venir.

²² International Society for Ecological Modelling

²³ une session-groupe de travail concernait d'ailleurs l'évaluation et la modélisation intégrée, et le simulateur de pêche complexe a été présenté à cette occasion (Pelletier et al. 2000).

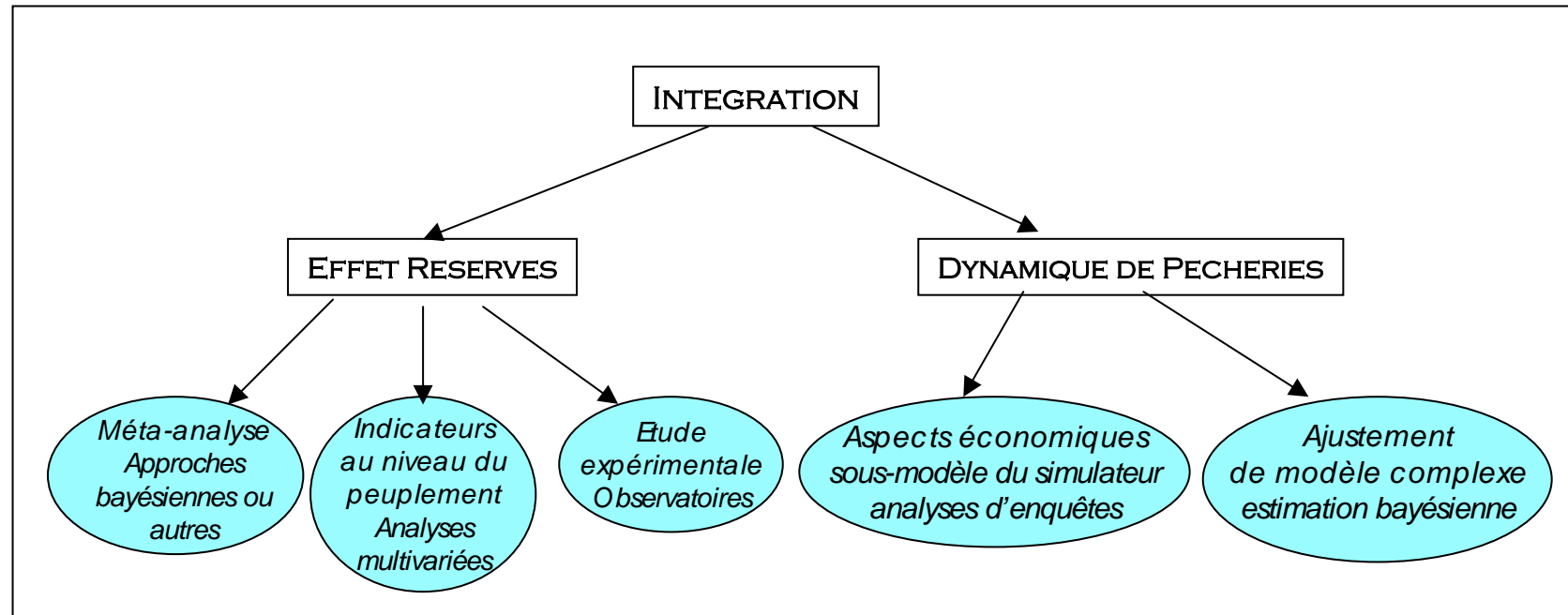


Figure V.2. Perspectives de recherche méthodologiques en relation avec la nécessité d'intégrer les différentes sources de connaissance existantes.

Bibliographie

- Abrahams, M.V. & M.C. Healey. 1990. Variation in the competitive abilities of fishermen and its influence on the spatial distribution of the british columbia salmon troll fleet. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 47: 1116-1121.
- Adlerstein, S., D. Pelletier, L. Taylor, E. Bell, S. Ehrich, C. O'Brien, D. Maxwell & P. Petitgas. 2002. Survey-Based Abundance Indices that account for fine spatial scale information for North Sea stocks (FINE). pp. 650.
- Agardy, M.T. 1994. Advances in marine conservation : the role of marine protected areas. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 267-270.
- Agardy, T. 2000. Effects of fisheries on marine ecosystems : a conservationist's perspective. *ICES Journal of Marine Science* 57: 761-765.
- Alcala, A.C. 1988. Effects of marine reserves on coral fish abundances and yields of Philippine coral reefs. *Ambio* 17: 194-199.
- Alcala, A.C. & G.R. Russ. 1990. A direct test of the effects of protective management on abundance and yield of tropical marine resources. *Journal du Conseil international pour l'Exploration de la Mer* 46: 40-47.
- Aldenberg, T. 1975. Virtual population analysis and migration. A theoretical treatment., ICES.
- Allen, J.C. 1975. Mathematical models of species interactions in time and space. *Amer. Natur.* 109: 319-342.
- Allen, P.M. & J.M. McGlade. 1986. Dynamics of discovery and exploitation : the case of the scotian shelf groundfish fisheries. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 43: 1187-1200.
- Allen, P.M. & J.M. McGlade. 1987. Modelling complex human systems : a fisheries example. *European J. Oper. Res.* 30: 147-167.
- Allison, G.W., J. Lubchenko & M.H. Carr. 1998. Marine reserves are necessary but not sufficient for marine conservation. *Ecological Applications* 8: S79-S92.
- Amand, M., D. Pelletier & J. Ferraris. 2003a. Recherche d'indicateurs écologiques liés à l'effet de la pêche dans la réserve du récif Aboré (Nouvelle-Calédonie) 6ème Forum Halieumétrique, Montpellier, 24-26 juin 2003.
- Amand, M., D. Pelletier, J. Ferraris & M. Kulbicki. 2003b. A step toward the definition of ecological indicators of the impact of fishing in the Abore reef reserve (New Caledonia). *Aquatic Living Resources (submitted)*.
- Anderson, M.J. & N.A. Gribble. 1998. Partitioning the variation among spatial, temporal and environmental components in a multivariate data set. *Australian Journal of Ecology* 23: 158-167.
- Anonyme. 1987. Internal information on fisheries Assessment of technical interactions in mixed fisheries.
- Anonyme. 1992. Report of the Working Group on the Assessment of Northern Shelf Demersal Stocks. Part I., ICES.
- Anonyme. 1994. Report of the IBTS working group, ICES.
- Anonyme. 1997. Shelf Edge Fisheries and Oceanography Study (SEFOS). pp. 88 p.
- Anonyme. 1999a. Report of the ICES Advisory Committee on Fishery Management, 1998, Part 2. pp. 446 p., International Council for the Exploration of the Sea, Copenhagen.
- Anonyme. 1999b. Report of the workshop on the evaluation of the plaice box. pp. 28 p., ICES.
- Arias-Gonzales, J.E. 1998. Trophic models of protected and unprotected coral reef ecosystems in the South of the Mexican Caribbean. *Journal of Fish Biology* 53 (Suppl. A): 236-255.
- Arino, O. & W.V. Smith. 1998. Migration in age-structured population dynamics. *Mathematical models and methods in applied sciences* 8: 905-925.

- Arino, O. & W.V. Smith. 1999. A nonlinear model for migrating species. *Journal of Mathematical Analysis and Applications* 229: 61-87.
- Armstrong, D.A., T.C. Wainwright, G.C. Jensen, P.A. Dinnel & H.B. Andersen. 1993. Taking refuge from bycatch issues : red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) and trawl fisheries in the eastern Bering Sea. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50: 1993-2000.
- Aswani, S. 1998. The use of optimal foraging theory to assess the fishing strategies of Pacific Island artisanal fishers : a methodological view. *South Pacific Commission Traditional Resource Management and Knowledge Information Bulletin* 9: 19-26.
- Attwood, C.G. & B.A. Bennett. 1994. Variation in dispersal of Galjoen (*Coracinus capensis*) (Teleostei : Coracinidae) from a marine reserve. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 51: 1247-1257.
- Attwood, C.G. & B.A. Bennett. 1995. Modelling the effect of marine reserves on the recreational shore-fishery of the south-western Cape, South Africa. *South African Journal of marine Science* 16: 227-240.
- Ault, J.S., J. Luo, S.G. Smith, J.E. Serafy, J.D. Wang, R. Humston & G.A. Diaz. 1999. A spatial dynamic multistock production model. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56: 4-25.
- Babcock, R.C., S. Kelly, N.T. Shears, J.W. Walker & T.J. Willis. 1999. Changes in community structure in temperate marine reserves. *Marine Ecology Progress Series* 189: 125-134.
- Badalamenti, F., A.A. Ramos, E. Voultsiadou, J.L. Sanchez-Lizaso, G. D'Anna, C. Pipitone, J. Mas, J.A. Ruiz Fernandez, D. Whitmarsh & S. Riggio. 2000. Cultural and socio-economic impacts of Mediterranean protected areas. *Environmental Conservation* 27: 110-125.
- Baker, B.D. 1996. Landscape pattern, spatial behavior, and a dynamic state variable model. *Ecological Modelling* 89: 147-160.
- Balaban, A., P. Bouwyn, L. Lacroix, R. Marchand, L. Maurange & G. Vincent. 2000. Contribution à l'analyse informatique des règles de gestion dans le simulateur de pêche complexe. Rapport de projet de DESS. pp. 28 p., Université de Nantes.
- Bannerot, S.P. & C.B. Austin. 1983. Using frequency distributions of catch per unit effort to measure fish- stock abundance. *Trans. Am. Fish. Soc.* 112: 608-617.
- Bannister, R.C.A. 1977. North Sea plaice. pp. 243-282. *In*: J.A. Gulland (ed.) *Fish population dynamics*, John Wiley and Sons, London.
- Bascompte, J. & R.V. Solé. 1995. Rethinking complexity - modelling spatio-temporal dynamics in ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 316-366.
- Bell, J.D. 1983. Effects of depth and marine reserve fishing restrictions on the structure of a rocky reef fish assemblage in the North-western Mediterranean sea. *Journal of Applied Ecology* 20: 357-369.
- Belyaev, V.A. 1985. Distribution, migrations and peculiarities of formation of commercial concentration of big-eyed mackerel (*Scomber japonicus*) in the Northwest Pacific. pp. 25-42. *In*: P.A. Moiseev (ed.) *Behaviour of commercial fishes*, TINRO, Vladivostok, URSS.
- Béné, C. 1996. Effects of market constraints, the remuneration system, and resource dynamics on the spatial distribution of fishing effort. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53: 563-571.
- Bernstein, C., A. Kacelnik & J.R. Krebs. 1988. Individual decisions and the distribution of predators in a patchy environment. *J. Anim. Ecol.* 57: 1007-1026.
- Bernstein, C., A. Kacelnik & J.R. Krebs. 1991. Individual decisions and the distribution of predators in a patchy environment. II. The influence of travel costs and structure of the environment. *J. Anim. Ecol.* 60: 205-225.
- Berthou, P., C. Talidec, J. M. & P. Lespagnol. 1997. La flotte de pêche commerciale bretonne. Description des métiers et des flottilles. pp. 103 p. + annexes, IFREMER.

- Bertignac, M. 1992. Les rendements par espèce de la pêche chalutière hauturière française de l'Atlantique Nord-Est entre 1972 et 1989. *Aquat. Living Resour.* 5: 261-275.
- Bertignac, M., P. Lehodey & J. Hampton. 1998. A spatial population dynamics simulation model of tropical tunas using a habitat index based on environmental parameters. *Fisheries Oceanography* 7: 326-334.
- Beverton, R.J. & S.J. Holt. 1957a. Interchange of fish between adjacent sub-areas. pp. 136-148 *On the dynamics of exploited fish populations.*, Chapman & Hall.
- Beverton, R.J.H. & S.J. Holt. 1957b. *On the dynamics of exploited fish populations.* Chapman & Hall. 533 pp.
- Biseau, A. 1991. Relationships between fishing powers and some vessels characteristics commonly used to estimate fishing capacity. Example of the Celtic Sea French fleets, ICES.
- Biseau, A. 1996. Definition of a directed fishing effort, and its impact on CPUE trends : the case of the french demersal fishery off the west coast of Scotland, ICES.
- Biseau, A. & E. Gondeaux. 1988. Apport des méthodes d'ordination en typologie des flottilles. *Journal du Conseil international pour l'Exploration de la Mer* 44: 286-296.
- Biseau, A., S. Mahévas, J.-B. Perodou & P. Berthou. 1999. Estimation of fishing power and modelling as a function of vessel characteristics : examples for trawl and dredge fisheries from the western Channel , North-East Atlantic and Mediterranean sea. pp. 234p + Annexes., Union Européenne.
- Bishop, C.A. & W.B. Brodie. 1997. Evaluation of offshore closed areas as a fisheries management tool, with emphasis on two case studies. pp. 19 p., NAFO.
- Blaine, T.W. & D.L. DeAngelis. 1997. The interaction of spatial scale and predator-prey functional response. *Ecological Modelling* 95: 319-328.
- Boersma, M., C.P. van Schaik & P. Hogeweg. 1991. Nutrient gradients and spatial structure in tropical forests : a model study. *Ecol. Modelling* 55: 219-240.
- Bohnsack, J.A. 1993. Marine reserves : they enhance fisheries, reduce conflicts, and protect resources. *Oceanus* 36: 63-71.
- Bohnsack, J.A. 1996a. Maintenance and recovery of reef fishery productivity. pp. 283-313. *In*: N.V.C. Polunin & C.M. Roberts (ed.) *Reef fisheries*, Chapman & Hall, London.
- Bohnsack, J.A. 1996b. Marine reserves, zoning, and the future of fishery management. *Fisheries* 21: 14-16.
- Bolker, B. & S.W. Pacala. 1997. Using moment equations to understand stochastically driven spatial pattern formation in ecological systems. *Theoretical Population Biology* 52: 179-197.
- Botsford, L. 2001. Principles of marine reserves. pp. (*under press*). *In*: G.H. Kruse, N. Bez, T. Booth, M. Dorn, S. Hills, R. Lipcius, D. Pelletier, C. Roy, S. Smith & W.S. (eds) (ed.) *Spatial Processes and Management of Marine Populations.*, University of Alaska Sea Grant, AK-SG-00-04, Fairbanks, Anchorage.
- Botsford, L.W., J.C. Castilla & C.H. Peterson. 1997. The management of fisheries and marine ecosystems. *Science* 277: 509-515.
- Botsford, L.W., C.L. Moloney, A. Hastings, J.L. Largier, T.M. Powell, K. Higgins & J.F. Quinn. 1994. The influence of spatially and temporally varying oceanographic conditions on meroplanktonic metapopulations. *Deep-Sea Research II* 41: 107-145.
- Botsford, L.W., J.F. Quinn, S.R. Wing & J.G. Brittnacher. 1993. Rotating spatial harvest of a benthic invertebrate, the red sea urchin, (*Strongylocentrotus franciscanus*). pp. 409-427 *Management Strategies for Exploited Fish Populations*, Alaska Sea Grant AK-SG-93-02, Alaska.
- Bousquet, F. 1995. Les systèmes multi-agents et la modélisation de la pêche dans le delta central du Niger. pp. 141-165. *In*: F. Laloë, H. Rey & J.L. Durand (ed.) *Questions sur la dynamique de l'exploitation halieutique.*, ORSTOM Editions, Paris.
- Bratley, P., B.L. Fox & L.E. Schrage. 1987. *A guide to simulation.* Springer-Verlag, London.

- Brown, G. & J. Roughgarden. 1997. A metapopulation model with private property and a common pool. *Ecological Economics* 22: 65-71.
- Burkey, T.V. 1989. Extinction in nature reserves : the effect of fragmentation and the importance of migration between reserve fragments. *Oikos* 55: 75-81.
- Burnham, K.P. & D.R. Anderson. 1998. Model selection and inference : a practical information-theoretic approach. Springer-Verlag, New-York. 353 p. pp.
- Buxton, C.D. & M.J. Smale. 1989. Abundance and distribution patterns of three temperate marine reef fish (Teleostei: Sparidae) in exploited and unexploited areas off the southern Cape coast. *Journal of Applied Ecology* 26: 441-451.
- Cabellic, T. 2001. Modélisation d'une population marine structurée en stades de longueur : écriture du modèle et estimation des paramètres dans le cas de deux espèces de baudroie : *Lophius piscatorius* (Linné 1758) et *Lophius budegassa* (Spinola 1807). pp. 39, Université Paris VII.
- Caddy, J.F. 1975. Spatial model for an exploited shellfish population, and its application to the Georges Bank scallop fishery. *J. Fish. Res. Bd. Canada* 32: 1305-1328.
- Campbell, H.F. & A.J. Hand. 1999. Modeling the spatial dynamics of the U.S. purse-seine fleet operating in the western Pacific tuna fishery. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56: 1266-1277.
- Cantrell, R.S. & C. Cosner. 1996. Models for predator-prey at multiple scales. *SIAM Review* 38: 256-286.
- Carr, M.H. & D.C. Reed. 1992. Conceptual issues relevant to marine harvest refuges : examples from temperate reef fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50: 2019-2028.
- Castilla, J.C. & R.H. Bustamante. 1989. Human exclusion from rocky intertidal of Las Cruces, central Chile : effects on *Durvillaea antarctica* (Phaeophyta, Durvilliales). *Marine Ecology Progress Series* 50: 203-214.
- Castilla, J.C. & M. Fernandez. 1998. Small-scale benthic fisheries in Chile: on co-management and sustainable use of benthic invertebrates. *Ecological Applications* 8: S124-S132.
- Caswell, H. 1989a. Analysis of life table response experiments. I. Decomposition of effects on population growth rate. *Ecol. Modelling* 39: 221-237.
- Caswell, H. 1989b. Matrix population models. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, MA., USA. 328 pp.
- Celeux, G. & Lechevallier. 1982. Méthodes de segmentation nonparamétriques. *Revue de Statistique Appliquée* XXX: 39-53.
- Cerisier, F., V. Letetrel, G. Méat & M. Sakho. 1999. Modélisation d'un simulateur de pêche complexe et multispécifique. Rapport de projet de DESS. pp. 48 p., Université de Nantes.
- Chapman, D.G. 1961. Statistical problems in dynamics of exploited fisheries populations. pp. 153-168.
- Chapman, M.R. & D.L. Kramer. 1999. Gradients in coral reef fish density and size across the Barbados marine reserve boundary : effects of reserve protection and habitat characteristics. *Marine Ecology Progress Series* 181: 81-96.
- Chapman, M.R. & D.L. Kramer. 2000. Movements of fishes within and among fringing coral reefs in Barbados. *Environmental Biology of Fishes* 57: 11-24.
- Charles, A.T. 1995. Fishery science : the study of fishery systems. *Aquatic Living Resources* 8: 233-239.
- Charles, A.T. & W.J. Reed. 1985. A bioeconomic analysis of sequential fisheries : competition, coexistence, and optimal harvest allocation between fleets. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 42: 952-962.
- Charnov, E.L. 1976. Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology* 9: 129-136.

- Chesson, P. 1996. Matters of scale in the dynamics of populations and communities. pp. 353-368. *In*: R.B. Floyd, A.W. Sheppard & P.J. De Barro (ed.) *Frontiers of population ecology*, CSIRO Publishing, Melbourne.
- Chesson, P. 1998. Spatial scales in the study of reef fishes : a theoretical perspective. *Australian Journal of Ecology* 23: 209-215.
- Chesson, P.L. 1981. Models for spatially distributed populations: the effect of within-patch variability. *Theoretical Population Biology* 19: 288-325.
- Chiappone, M. & K.M. Sealey. 2000. Marine reserve design criteria and measures of success : lessons learned from the Exuma Cays land and sea park, Bahamas. *Bulletin of Marine Science* 66: 691-705.
- Chiappone, M., R. Sluka & S. Sealey. 2000. Groupers (Pisces : Serranidae) in fished and protected areas of the Florida Keys, Bahamas and northern Caribbean. *Marine Ecology Progress Series* 198: 261-272.
- Christensen, S. & H. Lassen. 1996. Optimal management of the Iceland-Greenland transboundary cod stock. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* 19: 21-29.
- Christensen, V. & D. Pauly. 1992. ECOPATH II : a software for balancing steady-state models and calculating network characteristics. *Ecological Modelling* 61: 169-185.
- Ciriaco, S., M. Costantini, C. Italiano, R. Odorico, M. Picciulin, L. Verginella & M. Spoto. 1998. Monitoring the Miramare marine reserve : assessment of protection efficiency. *Italian Journal of Zoology* 65: 383-386.
- Clark, C.W. & M. Mangel. 1979. Aggregation and fishery dynamics : a theoretical study of schooling and the purse seine tuna fisheries. *Fishery Bulletin* 77: 317-337.
- Clay, P.M. 1996. Management regions, statistical areas and fishing grounds : criteria for dividing up the sea. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* 19: 31-39.
- Cochran, G.C. 1977. *Sampling techniques*. Wiley & Sons. 428 p. pp.
- Cole, R.G., T.M. Ayling & R.G. Creese. 1990. Effects of marine reserve protection at Goat Island, northern New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 16: 233-250.
- Coleman, F. & J. Travis. 2000. Preface to the proceedings of the 2nd Mote Symposium in Fisheries Ecology. *Bulletin of Marine Science* 66: 525.
- Conan, G.Y. 1985. Assessment of shellfish stocks by geostatistical techniques, ICES.
- Conan, G.Y., Moriyasu, Wade & Comeau. 1988. Assessment and spatial distribution surveys of snow crab stocks by geostatistics, ICES.
- Conan, G.Y. & E. Wade. 1989. Geostatistical analysis, mapping and global estimation of harvestable resources in a fishery of northern shrimp (*Pandalus borealis*), ICES.
- Congleton, W.R., B.R. Pearce & B.F. Beal. 1997. A C++ implementation of an individual/landscape model. *Ecological Modelling* 103: 1-17.
- Conover, D.O., J. Travis & F.C. Coleman. 2000. Essential fish habitat and marine reserves : an introduction to the second Mote symposium in fisheries ecology. *Bulletin of Marine Science* 66: 527-534.
- Cove, J.J. 1973. Hunters, trappers, and gatherers of the sea : a comparative study of fishing strategies. *J. Fish. Res. Bd. Canada* 30: 249-259.
- Cressie, N.A.C. 1991. *Statistics for spatial data*. Wiley & Sons. 900 p. pp.
- Cressie, N.C. & D.L. Zimmerman. 1992. On the stability of the geostatistical method. *Math. Geol.* 24: 45-59.
- Crone, E. 1997. Delayed density-dependence and the stability of interacting populations and subpopulations. *Theoretical Population Biology* 51: 67-76.
- Crowder, L.B., S.J. Lyman, W.F. Figueira & J. Priddy. 2000. Source-sink population dynamics and the problem of siting marine reserves. *Bulletin of Marine Science* 66: 799-820.

- Dagorn, L. 1994. Le comportement des thons tropicaux modélisé selon les principes de la vie artificielle. Thèse de doctorat, Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Rennes.
- Dahlgren, C.P. & J. Sobel. 2000. Designing a Dry Tortugas ecological reserve : How big is big enough ? ... To do what ? Bulletin of Marine Science 66: 707-719.
- D'Arcy, W.T. 1930. On the fluctuations in the abundance of cod. Rapports et Procès-verbaux des Réunions du Conseil international pour l'Exploration de la Mer 65: 18-25.
- D'Arcy, W.T. 1943. Third report on the distribution, etc., of the cod, haddock and other round fishes. Rapports et Procès-verbaux des Réunions du Conseil international pour l'Exploration de la Mer 16: 1-52.
- Darwen, P.J. 1996. Viability of populations in a landscape. Ecological Modelling 85: 165-171.
- Davies, C.R. & B.D. Mapstone. 1998. Performance of Marine Protected Areas : regional variation in CPUE and size structure of the common coral trout (*Plectropomus leopardus*) among reefs and management zones on the Great Barrier Reef ICES Symposium "Confronting uncertainty in the evaluation and implementation of fisheries-management systems", Capetown.
- Davis, G.E. 1977. Effects of recreational harvest on a spiny lobster, *Panulirus argus*, population. Bulletin of Marine Science 27: 223-236.
- Davis, G.E. 1989. Designated harvest refugia : the next stage of marine fishery management in California. CalCOFI Report 30: 53-57.
- Davis, G.E. & J.W. Dodrill. 1989. Recreational fishery and population dynamics of spiny lobsters, *Panulirus argus*, in Florida Bay, Everglades National Park, 1977-1980. Bulletin of Marine Science 44: 78-88.
- Dayton, P.K., E. Sala, M.J. Tegner & S. Thrush. 2000. Marine reserves : parks, baselines, and fishery enhancement. Bulletin of Marine Science 66: 617-634.
- De Angelis, D.L., K.A. Rose, L.B. Crowder, E.A. Marschall & D. Likas. 1993. Fish cohort dynamics : application of complementary modeling approaches. The American Naturalist 142: 604-622.
- de Roos, A.M., E. McCauley & W.G. Wilson. 1991. Mobility versus density-limited predator-prey dynamics on different spatial scales. Proc. R. Soc. Lond. B 246: 117-122.
- de Roos, A.M., E. McCauley & W.G. Wilson. 1998. Pattern formation and the spatial scale of interaction between predators and their prey. Theoretical Population Biology 53: 108-130.
- DeMartini, E.E. 1993. Modeling the potential of fishery reserves for managing Pacific coral reef fishes. Fishery Bulletin 91: 414-427.
- Deriso, R.B. 1980. Harvesting strategies and parameter estimation for an age-structured model. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 37: 268-282.
- Deriso, R.B. & A.M. Parma. 1987. On the odds of catching fish with angling gear. Trans. Am. Fish. Soc. 116: 244-256.
- Deriso, R.B., R.G. Punsly & W.H. Bayliff. 1991. A Markov movement model of yellowfin tuna in the eastern Pacific Ocean and some analyses for international management. Fisheries Research 11: 375-395.
- Die, D.J. 1998. Effort controls in Australian prawn fisheries : will we ever stop reducing fleet capacity ? ICES Marine Science Symposium (sous presse).
- Die, D.J., M. Haywood, D. Vance & A. Punt. 1999. Consequences of ignoring spatial dynamics of harvested stocks : effort and abundance distributions in the Australian northern prawn fishery. Spatial Processes and Management of Fish Populations., Alaska Sea Grant, Anchorage.
- Die, D.J. & R.A. Watson. 1992. A per-recruit simulation model for evaluating spatial closures in an Australian penaeid fishery. Aquatic Living Resources 5: 145-153.
- Diffendorfer, J.E. 1998. Testing models of source-sink dynamics and balanced dispersal. Oikos 81: 417-433.
- Doebeli, M. & G.D. Ruxton. 1998. Stabilization through spatial pattern formation in metapopulations with long-range dispersal. Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences 265: 1325-1332.

- Donoso-Perez, J. & A. Forest. 1993. Analyse des pêcheries françaises de céphalopodes dans le golfe de Gascogne (division VII du CIEM). pp. 16 p., ICES.
- Dorn, M. 1999. Fishing behavior of individual factory trawlers in the Pacific hake fishery : a hierarchical model of information processing and decision making. pp. 43 p.
- Downing, K. & M. Reed. 1996. Object-oriented migration modelling for biological impact assessment. *Ecological Modelling* 93: 203-219.
- Dufour, V., J.Y. Jouvenel & R. Galzin. 1995. Study of a Mediterranean fish assemblage. Comparisons of population distributions between depths on protected and unprotected areas over one decade. *Aquatic Living Resources* 8: 17-25.
- Eales, J. & J.E. Wilen. 1986. An examination of fishing location choice in the pink shrimp fishery. *Marine Resource Economics* 2: 331-351.
- Edgar, G.J. & N.S. Barrett. 1997. Short term monitoring of biotic change in Tasmanian marine reserves. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 213: 261-279.
- Edgar, G.J. & N.S. Barrett. 1999. Effects of the declaration of marine reserves on Tasmanian reef fishes, invertebrates and plants. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 242: 107-144.
- Emerson, W. & J. Anderson. 1989. A spatial allocation model for the New England fisheries. *Marine Resource Economics* 6: 123-144.
- Engel, J. & R. Kvitek. 1998. Effects of otter trawling on a benthic community in Monterey Bay National Marine Sanctuary. *Conservation biology* 12: 1204-1214.
- Epstein, N., R.P.M. Bak & B. Rinkevitch. 1999. Implementation of a small-scale "no-use zone" policy in a reef ecosystem : Eilat's reef-lagoon six years later. *Coral Reefs* 18: 327-332.
- Fahrig, L. 1993. Effect of fish movement and fleet spatial behavior on management of fish substocks. *Nat. Res. Modelling* 7: 37-56.
- Fahrig, L. & J. Paloheimo. 1988. Effect of spatial arrangement of habitat patches on local population size. *Ecology* 69: 468-475.
- FAO. 1995a. Code de conduite pour une pêche responsable. pp. 46 p., FAO, Rome.
- FAO. 1995b. Precautionary approach to fisheries. pp. 52 p., FAO, Rome.
- Ferraris, J. 1995. Démarche méthodologique pour l'analyse des comportements tactiques et stratégiques des pêcheurs artisans sénégalais. pp. 263-296. *In*: F. Laloë, H. Rey & J.L. Durand (ed.) *Questions sur la dynamique de l'exploitation halieutique.*, ORSTOM Editions, Paris.
- Ferraris, J., M. Gettler-Summa, C. Pardoux & H. Tong. 1996. Knowledge extraction using stochastic matrices: application to elaborate fishing strategies. pp. 103-112. *In*: E. Diday, Y. Lechevallier & O. Opitz (ed.) *Ordinal and symbolic data analysis*, Springer-Verlag.
- Ferraris, J., D. Pelletier & M. Kulbicki. 2003. Assessment of the impact of removing marine reserve status on demersal and benthic fish communities : a comprehensive approach. *Ecological Applications (revised)*.
- Fletcher, W.J. 1992. Use of a spatial model to provide initial estimates of stock size for a purse seine fishery on pilchards (*Sardinops sagax neopilchardus*) in Western Australia. *Fisheries Research* 14: 41-57.
- Forest. 1988. Chap. III.14. Les ressources du golfe de Gascogne : la sole. pp. 91-105. *In*: J. Dardignac (ed.) *Les pêcheries du golfe de Gascogne. Bilan des connaissances*, IFREMER, Brest.
- Foucher, E. 1994. Dynamique spatiale et saisonnière de la ressource dans les pêcheries thonières de l'Atlantique tropical est. Thèse de Doctorat, Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Rennes. 271 pp.
- Francis, R.C. 1977. Tunpop: a simulation of the dynamics and structure of the yellowfin tuna stock and surface fishery of the eastern Pacific Ocean. *Bulletin of the Inter-American Tropical Tuna Commission* 17: 215-245.
- Francour, P. 1994. Pluriannual analysis of the reserve effect on ichthyofauna in the Scandola natural reserve (Corsica, Northwestern Mediterranean). *Oceanologica Acta* 17: 309-317.

- Frank, K.T. 1992. Demographic consequences of age-specific dispersal in marine fish populations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 49: 2222-2231.
- Freedman, H.I. & Y. Takeuchi. 1989a. Global stability and predator dynamics in a model of prey dispersal in a patchy environment. *Nonlinear analysis, Theory, Methods and Applications* 13: 993-1002.
- Freedman, H.I. & Y. Takeuchi. 1989b. Predator survival versus extinction as a function of dispersal in a predator-prey model with patchy environment. *Applicable Analysis* 31: 247-266.
- Freire, J., E. Gonzàles-Gurriarán & I. Olaso. 1992. Spatial distribution of *Munida intermedia* (Crustacea : Anomura) on the Galician Continental Shelf (NW Spain) : application of geostatistical analysis. *Est. Coast. Shelf Sci.* 35: 637-648.
- Fretwell, S.D. & H.L. Lucas. 1970. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheoretica* 19: 16-36.
- Gaertner, D., J.C. Gaertner, J. Marciano & M. Pagavino. 1998. Multivariate analysis of relationships between tuna catches and fishing strategies. Application to the Venezuelan purse seiners in the Caribbean Sea. pp. 623-636, ICCAT, Madrid.
- Garcia, S. 1986. A highly successful seasonal trawling ban : the cyprus effect. *Naga, the ICLARM Quarterly* 9: 3-4.
- Garcia, S. & L. Lereste. 1981. Cycles vitaux, dynamique, exploitation et aménagement des stocks de crevettes penaeïdes côtières. pp. 210 p., FAO, Rome.
- Garcia-Rubies, A.G. & M. Zabala. 1990. Effects of total fishing prohibition on the rocky fish assemblages of Medes Islands marine reserve (Mediterranean). *Scientia marina* 54: 317-328.
- Garrod, D.J. 1977. The North Atlantic cod. pp. 217-242. *In*: J.A. Gulland (ed.) *Fish population dynamics*, John Wiley and Sons.
- Garrod, D.J. & R. Gambell. 1965. Whiting of the Irish sea and the Clyde. MAFF. 63 p. pp.
- Gathmann, F.O. & D.D. Williams. 1998. *Inter-site* : a new tool for the simulation of spatially realistic population dynamics. *Ecological Modelling* 113: 125-139.
- Gauthiez, F. 1997. Structuration spatiale des populations de poissons marins démersaux. Thèse de Doctorat, Université Claude Bernard - Lyon I, Lyon. 251 p. pp.
- Geary, R.C. 1954. The contiguity ratio and statistical mapping. *The Incorporated Statistician* 5(3): 115-145.
- Gillis, D.M. & R.M. Peterman. 1998. Implications of interference among fishing vessels and the ideal free distribution to the interpretation of CPUE. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55: 37-46.
- Gillis, D.M., R.M. Peterman & A.V. Tyler. 1993. Movement dynamics in a fishery : application of the ideal free distribution to spatial allocation of effort. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 50: 323-333.
- Gilpin, M. & I. Hanski. 1991. *Metapopulation dynamics : empirical and theoretical investigations*. Academic Press, London. 336 p. pp.
- Giske, J., G. Huse & O. Fiksen. 1998. Modelling spatial dynamics of fish. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 8: 57-91.
- Godo, O.R. 1990. Factors affecting accuracy and precision in abundance estimates of gadoids from scientific surveys. Dr. Philos Thesis, University of Bergen, Bergen. 169 p. pp.
- Gonzàles-Gurriarán, E., J. Freire & L. Fernández. 1993. Geostatistical analysis of spatial distribution of *Liocarcinus depurator*, *Macropipus tuberculatus* and *Polybius henslowii* (Crustacea : Brachyura) over the Galician continental shelf (NW Spain). *Marine Biology* 115: 453-461.
- Gordoa, A. & J.E. Hightower. 1991. Changes in catchability in a bottom-trawl fishery for Cape hake (*Merluccius capensis*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 48: 1887-1895.
- Gordon, H.S. 1954. The economic theory of a common property resource : the fishery. *Journal of Political Economy* 62: 124-142.
- Grant, W.E., J.H. Matis & T.H. Miller. 1991. A stochastic compartmental model for migration of marine shrimp. *Ecol. Modelling* 54: 1-15.

- Gribble, N.A. & J.W.A. Robertson. 1998. Fishing effort in the far northern section cross shelf closure area of the Great Barrier Reef Marine Park : the effectiveness of area-closures. *Journal of environmental management* 52: 53-67.
- Grimm, V. 1999. Ten years of individual-based modelling in ecology : what have we learned and what could we learn in the future ? *Ecological modelling* 115: 129-148.
- Gros, P. 2001. La représentation de l'espace dans les modèles de dynamique des populations. Modèles dynamiques déterministes à temps et espace continus. pp. 42 p., IFREMER, Brest.
- Group, O.M. 1997. UML v 1.1, Semantics and notation. OMG., OMG.
- Gruntfest, Y., R. Arditi & Y. Dombrovsky. 1997. A fragmented population in a varying environment. *Journal of Theoretical Biology* 185: 539-547.
- Guénette, S., T. Lauck & C. Clarck. 1998. Marine reserves: from Beverton and Holt to the present. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 8: 251-272.
- Guénette, S. & T.J. Pitcher. 1999. An age-structured model showing the benefits of marine reserves in controlling overexploitation. *Fisheries Research* 39: 295-303.
- Guénette, S., T.J. Pitcher & C.J. Walters. 2000. The potential of marine reserves for the management of Northern cod in Newfoundland. *Bulletin of Marine Science* 66: 831-852.
- Gulland, J.A. 1955. Estimation of growth and mortality in commercial fish populations.
- Gustafson, E.J. & R.H. Gardner. 1996. The effect of landscape heterogeneity on the probability of patch colonization. *Ecology* 77: 94-107.
- Guyomard, D. 2001. Modélisation par vie artificielle des mouvements trophiques de l'espadon (*Xiphias gladius*) dans un environnement océanique tropical. Thèse de doctorat, Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Rennes. (*en cours*) pp.
- Hall, D.L., R. Hilborn, M. Stocker & C.J. Walters. 1988. Alternative harvest strategies for Pacific herring. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 45: 888-897.
- Halliday, G. 1987. Haddock spawning area closures in the Northwest Atlantic, 1970-1987. pp. 22 p., NAFO.
- Hanski, I. 1994. A practical model of metapopulation dynamics. *Journal of Animal Ecology* 63: 151-162.
- Hanski, I. 1998. Metapopulation dynamics. *Nature* 396: 41-49.
- Harmelin, J.G., F. Bachet & F. Garcia. 1995. Mediterranean marine reserves : fish indices as tests of protection efficiency. *P.S.Z.N. I: Marine Ecology* 16: 233-250.
- Harrison, S. & J.F. Quinn. 1989. Correlated environments and the persistence of metapopulations. *Oikos* 56: 293-298.
- Hassel, M.P., H.N. Comins & R.M. May. 1991. Spatial structure and chaos in insect population dynamics. *Nature* 353: 255-258.
- Hastings, A. 1990. Spatial heterogeneity and ecological models. *Ecology* 71: 426-428.
- Hastings, A. & L.W. Botsford. 1999. Equivalence in yield from marine reserves and traditional fisheries management. *Science* 284: 1537-1538.
- Hastings, A. & C.L. Wolin. 1989. Within-patch dynamics in a metapopulation. *Ecology* 70: 1261-1266.
- He, X., K.A. Bigelow & C. H. Boggs. 1997. Cluster analysis of longline sets and fishing strategies within the Hawaiï-based fishery. *Fisheries Research* 31: 147-158.
- Healey, M.C. & J.F.T. Morris. 1992. The relationship between the dispersion of salmon fishing vessels and their catch. *Fisheries Research* 15: 135-145.
- Heincke, F. 1913. Investigations on the plaice : General report. 67 p. pp.
- Heino, M. 1998. Noise colour, synchrony in spatially structured populations. *Oikos* 83: 368-375.
- Hendry, R.J., J.M. McGlade & J. Weiner. 1996. A coupled map lattice model of the growth of plant monocultures. *Ecological Modelling* 84: 81-90.

- Hiebeler, D. 1997. Stochastic spatial models : from simulations to mean field and local structure approximations. *Journal of Theoretical Biology* 187: 307-319.
- Hilborn, R. 1985. Fleet dynamics and individual variation : why some people catch more fish than others. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 42: 2-13.
- Hilborn, R. 1989. Yield estimation for spatially connected populations : an example of surface and longline fisheries for yellowfin tuna. *North American Journal of Fisheries Management* 9: 402-410.
- Hilborn, R. & M. Ledbetter. 1979. Analysis of the british columbia salmon purse-seine fleet : dynamics of movement. *J. Fish. Res. Bd. Canada* 36: 384-391.
- Hilborn, R. & M. Ledbetter. 1985. Determinants of catching power in the british columbia salmon purse seine fleet. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 42: 51-56.
- Hilborn, R. & C.J. Walters. 1987. A general model for simulation of stock and fleet dynamics in spatially heterogeneous fisheries. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 44: 1366-1369.
- Hogeweg, P. 1988. Cellular automata as a paradigm for ecological modelling. *Appl. Math. Comput.* 27: 81-100.
- Holland, D.S. 2000. A bioeconomic model of marine sanctuaries on Georges Bank. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 57: 1307-1319.
- Holland, D.S. & R.J. Brazee. 1996. Marine reserves for fisheries management. *Marine Resource Economics* 11: 157-171.
- Holland, D.S. & J.G. Sutinen. 1999. An empirical model of fleet dynamics in New England trawl fisheries. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56: 253-264.
- Holt, R.D. & M.P. Hassell. 1993. Environmental heterogeneity and the stability of host-parasitoid interactions. *J. Anim. Ecol.* 62: 89-100.
- Horn, H.S. & R.H. Mc Arthur. 1972. Competition among fugitive species in a harlequin environment. *Ecology* 53: 749-752.
- Horn, H.S., H.H. Shugart & D.L. Urban. 1989. Simulators as models of forest dynamics. pp. 257-267. *In: J. Roughgarden, R.M. May & S.A. Levin (ed.) Perspectives in ecological theory*, Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Horwood, J.W., J.H. Nichols & S. Milligan. 1998. Evaluation of closed areas for fish stock conservation. *Journal of Applied Ecology* 35: 893-903.
- Huffaker, C.B. 1958. Experimental studies on predation : dispersion factors and predator-prey oscillations. *Hilgardia* 27: 343-383.
- Ives, A.R. & E.D. Klopfer. 1997. Spatial variation in abundance created by stochastic temporal variation. *Ecology* 78: 1907-1913.
- Jacobson, I.M., P. Christerson, P. Jonsson & G. Overgaard. 1992. Object-Oriented Software Engineering : A Use Case Driven Approach. Addison-Wesley.
- Jamieson, G.S. & C.O. Levings. 2001. Marine protected areas in Canada - implications for both conservation and fisheries management. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58: 138-156.
- Jennings, S. 1999. The case for no-take zones. *Fishing News April*.
- Jennings, S., S.S. Marshall & N.V.C. Polunin. 1996. Seychelles' protected areas : comparative structure and status of reef fish communities. *Biological Conservation* 75: 201-209.
- Johannes, R.E. 1978a. Reproductive strategies of coastal marine fishes in the tropics. *Environmental Biology of Fish?* 3: 65-84.
- Johannes, R.E. 1978b. Traditional marine conservation methods on Oceania and their demise. *Annual Review of Ecology and Systematics* 9: 349-364.
- Johnson, D.R., J.A. Bohnsack & N.A. Funicelli. 1999a. The effectiveness of an existing no-take fish sanctuary within the Kennedy Space Center, Florida. *North American Journal of Fisheries Management* 19: 436-453.

- Johnson, D.R., N.A. Funicelli & J.A. Bohnsack. 1999b. Effectiveness of an existing estuarine no-take fish sanctuary within the Kennedy space center, Florida. *North American Journal of Fisheries Management* 19: 436-453.
- Johst, K. & R. Brandl. 1997. The effect of dispersal on local population dynamics. *Ecological Modelling* 104: 87-101.
- Jones, T.H., M.P. Hassell & S.W. Pacala. 1993. Spatial heterogeneity and the population dynamics of a host-parasitoid system. *J. Anim. Ecol.* 62: 251-262.
- Journel, A.G. 1977. *Géostatistique minière*. Centre de Géostatistiques, Fontainebleau. 737 p. pp.
- Journel, A.G. 1985. The deterministic side of geostatistics. *Math. Geol.* 17: 1-15.
- Kareiva, P. 1990. Population dynamics in spatially complex environments: theory and data. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 330: 175-190.
- Kelleher, G. & R. Kenchington. 1992. Guidelines for establishing marine protected areas. pp. vii+79 p, IUCN, Gland, Suisse.
- Kelly, S., D. Scott, A.B. McDiarmid & R.C. Babcock. 2000. Spiny lobster, *Jasus edwardsii*, recovery in New Zealand marine reserves. *Biological Conservation* 92: 359-369.
- Kendall, B.E. & G.A. Fox. 1998. Spatial structure, environmental heterogeneity, and population dynamics : analysis of the coupled logistic map. *Theoretical Population Biology* 54: 11-37.
- Keymer, J.E., P.A. Marquet & A.R. Johnson. 1998. Pattern formation in patch occupancy metapopulation model : a cellular automata approach. *Journal of Theoretical Biology* 194: 79-90.
- Klausmeier, C.A. 1998. Extinction in multispecies and spatially explicit models of habitat destruction. *American Naturalist* 152: 303-310.
- Koutsikopoulos, C. 1991. Recrutement de la sole (*Solea solea*, L.) du golfe de Gascogne : influence de l'hydrologie et de l'hydrodynamisme. Thèse de Doctorat, Université de Bretagne Occidentale, Brest. 409 p. pp.
- Kruse, G.H., N. Bez, T. Booth, M. Dorn, S. Hills, R. Lipcius, D. Pelletier, C. Roy, S. Smith & W.S. (eds) (ed.). 2001. *Spatial Processes and Management of Marine Populations*. University of Alaska Sea Grant, AK-SG-00-04, Fairbanks, Anchorage. 720 pp.
- Laloë, F. & A. Samba. 1991. A simulation model of artisanal fisheries in Senegal. *ICES mar. Sci. Symp.* 193: 281-286.
- Lardon, S. 1996. La dimension spatiale dans les recherches sur les systèmes agraires. pp. 278. *In*: J. Ferraris, D. Pelletier & M.J. Rocher (ed.) *Méthodes d'étude des systèmes halieutiques et aquacoles.*, ORSTOM Editions, Bondy.
- Lauck, T., C.W. Clark, M. Mangel & G.R. Munro. 1998. Implementing the precautionary principle in fisheries management through the implementation of marine reserves. *Ecological Applications* 8: 572-578.
- Laurec, A., A. Biseau & A. Charuau. 1991. Modelling technical interactions. *ICES mar. Sci. Symp.* 193: 225-236.
- Laval, P. 1996. The representation of space in an object-oriented computational pelagic ecosystem. *Ecological Modelling* 88: 113-124.
- Le Fur, J. 1995. Modeling fishery activity facing change - Application to the senegalese exploitation system.
- Le Guen, J.C. & R. Chevalier. 1982. Etude des pêcheries - Réflexions sur l'environnement et la gestion multispécifique. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.* 46: 9-70.
- Lebart, L. 1969. Analyse statistique de la contiguïté. Publication de l'Institut de Statistiques de l'Université de Paris 28: 81-112.
- Lebreton, J.D. 1996. Demographic models for subdivided populations : the renewal equation approach. *Theoretical Population Biology* 49: 291-313.
- Lebreton, J.D. & G. Gonzalez-Davila. 1993. An introduction to models of subdivided populations. *Journal of Biological Systems* 1: 389-423.

- Lele, S., M.L. Taper & S. Gage. 1998. Statistical analysis of population dynamics in space and time using estimating functions. *Ecology* 79: 1489-1502.
- Lemel, J.Y., S. Bêlichon, J. Clobert & M.E. Hochberg. 1997. The evolution of dispersal in a two-patch system : some consequences of differences between migrants and residents. *Evolutionary Ecology* 11: 613-629.
- LePage, C. & P. Cury. 1997. Population viability and spatial fish reproductive strategies in constant and changing environments : an individual-based modelling approach. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54: 2235-2246.
- Letcher, B.H., J.A. Priddy, J.R. Walters & L.B. Crowder. 1998. An individual-based, spatially-explicit simulation model of the population dynamics of the endangered red-cockaded woodpecker, *Picoides borealis*. *Biological Conservation* 86: 1-14.
- Letourneur, Y. 1996. Réponse des peuplements et populations de poissons aux réserves marines : le cas de l'île de Mayotte, Océan Indien occidental. *Ecoscience* 3: 442-450.
- Levin, S.A. 1974. Dispersion and population interactions. *Amer. Natur.* 108: 207-228.
- Levin, S.A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73: 1943-1967.
- Levin, S.A., D. Cohen & A. Hastings. 1984. Dispersal strategies in patchy environments. *Theoretical Population Biology* 26: 165-191.
- Levin, S.A. & R.T. Paine. 1974. Disturbance, patch formation, and community structure. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 71: 2744-2747.
- Lewy, P. & M. Vinther. 1994. Identification of Danish North Sea trawl fisheries. *ICES Journal of Marine Science* 51: 263-272.
- Lindeboom, H.J. 1995. Protected areas in the North Sea : an absolute need for future marine research. *Helgoländer Meeresuntersuchungen* 49: 591-602.
- Liu, J. 1993. Discounting initial population sizes for prediction of extinction probabilities in patchy environments. *Ecological Modelling* 70: 51-61.
- Liu, J. & P.S. Ashton. 1998. FORMOSAIC : an individual-based spatially explicit model for simulating forest dynamics in landscape mosaics. *Ecological Modelling* 106: 177-200.
- Lundberg, P.L. & N. Jonzen. 1999. Spatial population dynamics and the design of marine reserves. *Ecology Letters* 2: 129-134.
- Mace, P.M. 1994. Relationships between common biological reference points used as thresholds and targets of fisheries management strategies. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 51: 110-122.
- Maguer, C. & A. Biseau. 1999. La pêche bigoudène : étude de la ressource - une gestion pour une exploitation durable. pp. 79 p. + annexes, IFREMER.
- Mahévas, S. & D. Pelletier. 1999. Ecriture matricielle de la dynamique de l'effort de pêche. pp. 15 p., IFREMER.
- Mahévas, S. & D. Pelletier. 2003. ISIS-Fish, a generic and spatially explicit simulation tool for evaluating the impact of management measures on fisheries dynamics. *Ecological Modelling (sous presse)*.
- Malanson, G.P. & M.P. Armstrong. 1996. Dispersal probability and forest diversity in a fragmented landscape. *Ecological Modelling* 87: 91-102.
- Man, A., R. Law & N.V.C. Polunin. 1995. Role of marine reserves in recruitment to reef fisheries: a metapopulation model. *Biological Conservation* 71: 197-204.
- Mangel, M. 1998. No-take areas for sustainability of harvested species and a conservation invariant for marine reserves. *Ecology Letters* 1: 87-90.
- Mangel, M. 2000a. Irreducible uncertainties, sustainable fisheries and marine reserves. *Evolutionary Ecology Research* 2: 547-557.
- Mangel, M. 2000b. On the fraction of habitat allocated to marine reserves. *Ecology Letters* 3: 15-22.
- Mangel, M. 2000c. Trade-offs between fish habitat and fishing mortality and the role of reserves. *Bulletin of Marine Science* 66: 663-674.

- Mangel, M. & C.W. Clark. 1986. Towards a unified foraging theory. *Ecology* 67: 1127-1138.
- Marchal, P. & J. Horwood. 1996. Long-term targets for the Celtic Sea mixed-species multi-métiers fisheries. *Aquat. Living Resour.* 9: 81-94.
- Martell, S.J.D., C.J. Walters & S.S. Wallace. 2000. The use of marine protected areas for conservation of lingcod (*Ophiodon elongatus*). *Bulletin of Marine Science* 66: 729-743.
- Mason, D.M. & S.B. Brandt. 1999. Space, time, and scale : new perspectives in fish ecology and management. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56(Suppl. 1): 1-3.
- Matis, J.H., W.E. Grant & T.H. Miller. 1992. A semi-markov process model for migration of marine shrimp. *Ecol. Modelling* 60: 167-184.
- Matis, J.H., T.R. Kiffe & R. Hengeveld. 1996. Estimating parameters for birth-death-migration models from spatio-temporal abundance data : case of the muskrat spread in the Netherlands. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics* 1: 40-59.
- Maury, O. 1998. Modélisation spatiale en halieutique : approche par simulateur sous SIG, application à la modélisation hiérarchique de la population de thon albacore de l'Atlantique tropical. Thèse de Doctorat, Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Rennes. 354 pp.
- Maury, O. & D. Gascuel. 1999. SHADYS ('simulateur halieutique de dynamiques spatiales'), a GIS based numerical model of fisheries. Example application : the study of a marine protected area. *Aquatic Living Resources* 12: 77-88.
- Maxwell, T. & R. Costanza. 1997. A language for modular spatio-temporal simulation. *Ecol. Modelling* 103: 105-113.
- McArthur, R.H. & E.R. Pianka. 1966. On optimal use of a patchy environment. *American Naturalist* 100: 603-609.
- McCall, A.D. 1990. Dynamic geography of marine fish populations. University of Washington Press, Seattle. 153 p. pp.
- McCauley, E., W.G. Wilson & A.M. de Roos. 1993. Dynamics of age-structured and spatially-structured predator-prey interactions : individual-based models and population-level formulations. *American Naturalist* 142: 412-442.
- McClanahan, T.R. & B. Kaunda-Arara. 1996. Fishery recovery in a coral-reef marine park and its effect on the adjacent fishery. *Conservation Biology* 10: 1187-199.
- McClanahan, T.R., N.A. Muthiga, A.T. Kamukuru, H. Machano & R.W. Kiambo. 1999. The effects of marine parks and fishing on coral reefs of northern Tanzania. *Biological Conservation* 89: 161-182.
- McCormick, M.I. & J.H. Choat. 1987. Estimating total abundance of a large temperate-reef fish using visual strip transects. *Marine Biology* 96: 469-478.
- McLaughlin, J.F. & J. Roughgarden. 1991. Pattern and stability in predator-prey communities : How diffusion in spatially variable environments affects the Lotka-Volterra model. *Theor. Pop. Biol.* 40: 148-172.
- McLaughlin, J.F. & J. Roughgarden. 1992. Predation across spatial scales in heterogeneous environments. *Theor. Pop. Biol.* 41: 277-299.
- McPeck, M.A. & R.D. Holt. 1992. The evolution of dispersal in spatially and temporally varying environments. *American Naturalist* 140: 1010-1027.
- Méat, G. 1999. Interface graphique d'un simulateur de pêche complexe et multispécifique. Rapport de projet de DESS. pp. 50 p., Université de Nantes.
- Medley, P.A., G. Gaudian & S. Wells. 1993. Coral reef fisheries stock assessment. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 3: 242-285.
- Meinhold, R.J. & N.D. Singpurwalla. 1983. Understanding the Kalman filter. *Amer. Statist.* 37: 123-127.
- Mesnil, B. & J.G. Shepherd. 1990. A hybrid age- and length-structured model for assessing regulatory measures in multiple-species, multiple-fleet fisheries. *J. Cons. int. Explor. Mer* 47: 115-132.
- Mullen, A.J. 1989. Aggregation of fish through variable diffusivity. *Fishery Bulletin* 87: 353-362.

- Murawski, S.A. 1984. Mixed-species yield-per-recruitment analyses accounting for technological interactions. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 41: 897-916.
- Murawski, S.A. & J.T. Finn. 1986. Optimal effort allocation among competing mixed-species fisheries, subject to fishing mortality constraints. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43: 90-100.
- Murawski, S.A., A.M. Lange, M.P. Sissenwine & R.K. Mayo. 1983. Definition and analysis of multispecies otter-trawl fisheries off the northeast coast of the United States. *J. Cons. int. Explor. Mer* 41: 13-27.
- Murdoch, W.W. 1977. Stabilizing effects of spatial heterogeneity in predator-prey systems. *Theor. Pop. Biol.* 11: 252-273.
- Murdoch, W.W. & A. Stewart-Oaten. 1989. Aggregation by parasitoids and predators: effects on equilibrium and stability. *Amer. Natur.* 134: 288-310.
- Murphy, E.J. 1995. Spatial structure of the Southern Ocean ecosystem: predator-prey linkages in Southern Ocean food webs. *Journal of Animal Ecology* 64: 333-347.
- Murphy, G.I. 1960. Estimating abundance from longline catches. *J. Fish. Res. Bd. CANADA* 17: 33-40.
- Murray, J.D. 1989. *Mathematical biology*. Springer-Verlag, Berlin. 767 p. pp.
- Murray, S.N., R.F. Ambrose, J.A. Bohnsack, L.W. Botsford, M.H. Carr, G.E. Davis, P.K. Dayton, D. Gotshall, D.R. Gunderson, M.A. Hixon, J. Lubchenco, M. Mangel, A. MacCall, D.A. McArdle, J.C. Ogden, J. Roughgarden, R.M. Starr, M.J. Tegner & M.M. Yoklavich. 1999a. No-take reserve networks : sustaining fishery populations and marine ecosystems. *Fisheries* November: 11-25.
- Murray, S.N., T.G. Denis, J.S. Kido & J.R. Sith. 1999b. Human visitation and the frequency and potential effects of collecting on rocky intertidal populations in southern California marine reserves. *CalCOFI Reports* 40: 100-106.
- Muus, B.J. & P. Dahlström. 1964. *Guide des poissons de mer et pêche*. Delachaux et Niestlé, Paris.
- Namba, T. & M. Mimura. 1980. Spatial distribution of competing populations. *J. theor. Biol.* 87: 795-814.
- Nee, S. & R.M. May. 1992. Dynamics of metapopulations : habitat destruction and competitive coexistence. *Journal of Animal Ecology* 61: 37-40.
- Neis, B., L.F. Schneider, L. Felt, R.L. Haedrich, J. Fischer & J.A. Hutchings. 1999. Fisheries assessment : what can be learned from interviewing resource users ? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56: 1949-1963.
- NOAA. 1996. Magnuson-Stevens fishery conservation and management act, as amended through October 11. pp. 121, NOAA.
- OCDE. 1997. *Vers des pêcheries durables : aspects économiques de la gestion des ressources marines vivantes*. Organisation de Coopération et de Développement Economiques, Paris, France. 315 pp.
- Ogden, J.C. & T.P. Quinn. 1984. Migration in coral reef fishes : ecological significance and orientation mechanisms. pp. 293-308. *In*: J.D. McCleave, G.P. Arnold, J.J. Dodson & W.H. Neill (ed.) *Mechanisms of migration in fishes*, Plenum Press, London.
- Ollason, J.G. 1980. Learning to forage - Optimally ? *Theor. Pop. Biol.* 18: 44-56.
- Omre, H. & K.B. Halvorsen. 1989. The Bayesian bridge between simple and universal kriging. *Math. Geol.* 21: 767-786.
- Pacala, S.W., M.P. Hassell & R.M. May. 1990. Host-parasitoid associations in patchy environments. *Nature* 344: 150-153.
- Paddock, M.J. & J.A. Estes. 2000. Kelp forest fish populations in marine reserves and adjacent exploited areas of central California. *Ecological Applications* 10: 855-870.
- Pak, S.B. 1989. Mathematical model of dynamics of spawning size-structured population (with an application). *Fisheries Research* 8: 141-158.

- Palmqvist, E. & P. Lundberg. 1998. Population extinctions in correlated environments. *Oikos* 83: 359-367.
- Paloheimo, J.E. & L.M. Dickie. 1964. Abundance and fishing success. *Rapports et Procès-verbaux des Réunions du Conseil international pour l'Exploration de la Mer* 155: 152-163.
- Paradis, E. 1997. Metapopulations and chaos : on the stabilizing influence of dispersal. *Journal of Theoretical Biology* 186: 261-266.
- Parrish, R. 1999. Marine reserves for fisheries management : why not. 40: 77-86.
- Pascoe, S. & C. Robinson. 1996. Measuring changes in technical efficiency over time using catch and stock information. *Fisheries Research* 28: 305-319.
- Pastoor, M.A., A.D. Rijnsdorp & F.A. Van Beck. 2000. Effect of a partially closed area in the North Sea ("plaice box") on stock development of plaice. *ICES Journal of marine Science* 57: 1014-1022.
- Pelletier, D. 1998. Intercalibration of research survey vessels in fisheries: a review and an application. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55: 2672-2690.
- Pelletier, D. 2001. Reflections on the Symposium " Spatial Processes and Management of Marine Populations". pp. 685-694. *In*: G.H. Kruse, N. Bez, T. Booth, M. Dorn, S. Hills, R. Lipcius, D. Pelletier, C. Roy, S. Smith & W.S. (eds) (ed.) *Spatial Processes and Management of Marine Populations.*, University of Alaska Sea Grant, AK-SG-00-04, Fairbanks, Anchorage.
- Pelletier, D., M. Amand & J. Ferraris. (*in prep*). Statistical models for selecting community-based indicators of the impact of an opening to fishing in a marine reserve. *Marine Ecology Progress Series*.
- Pelletier, D. & J. Ferraris. 2000. A multivariate approach for defining fishing tactics from commercial catch and effort data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 57: 51-65.
- Pelletier, D. & A. Laurec. 1992. Management under uncertainty: defining strategies for reducing overexploitation. *ICES Journal of marine Science* 49: 389-401.
- Pelletier, D. & P. Magal. 1996. Dynamics of a migratory population under different fishing effort allocation schemes in time and space. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53: 1186-1199.
- Pelletier, D. & S. Mahévas. 1999a. Description des cas d'utilisation du simulateur de dynamique de pêche complexe. Version 2.3. pp. 22 p., IFREMER.
- Pelletier, D. & S. Mahévas. 1999b. Ecriture matricielle de la dynamique des populations. pp. 12 p., IFREMER.
- Pelletier, D. & S. Mahévas. 2001. Réécriture de l'allocation de l'effort de pêche et du calcul de la mortalité par pêche à l'échelle d'un pas de temps. pp. 9 p., IFREMER.
- Pelletier, D. & S. Mahévas. (*in prep.*). Fisheries simulation models for evaluating the impact of management measures, with emphasis on marine protected areas. *Fish and Fisheries*.
- Pelletier, D., S. Mahévas, B. Poussin, J. Bayon, P. André & J.C. Royer. 2001. A conceptual model for evaluating the impact of spatial management measures on the dynamics of a mixed fishery. pp. 53-66. *In*: G.H. Kruse, N. Bez, T. Booth, M. Dorn, S. Hills, R. Lipcius, D. Pelletier, C. Roy, S. Smith & W.S. (eds) (ed.) *Spatial Processes and Management of Marine Populations.*, University of Alaska Sea Grant, AK-SG-00-04, Fairbanks, Anchorage.
- Pelletier, D. & A.M. Parma. 1994. Spatial distribution of Pacific Halibut (*Hippoglossus stenolepis*): an application of geostatistics to longline survey data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 51: 1506-1518.
- Pelletier, D. & D. Roos. 2000. Bilan et perspectives du programme d'étude des populations de tortues marines dans le sud-ouest de l'Océan Indien. pp. 30 p., IFREMER.
- Pet, J.S., M.A.M. Machiels & W.L.T. Van Densen. 1996. A size-structured simulation model for evaluating management strategies in gillnet fisheries exploiting spatially differentiated populations. *Ecological Modelling* 88: 195-214.

- Petchey, O.L., A. Gonzalez & H.B. Wilson. 1997. Effects on population persistence : the interaction between environmental noise colour, intraspecific competition and space. *Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 264: 1841-1847.
- Peterman, R.M. & G.J. Steer. 1981. Relation between sport-fishing catchability coefficients and salmon abundance. *Trans. Am. Fish. Soc.* 110: 585-593.
- Petersen, J.E., J.C. Cornwell & W.M. Kemp. 1999. Implicit scaling in the design of experimental aquatic ecosystems. *Oikos* 85: 3-18.
- Petitgas, P. 1993. Geostatistics for fish stock assessments : a review and an acoustic application. *ICES Journal of Marine Science* 50: 285-298.
- Petitgas, P. 1999. A review of linear geostatistics for fisheries survey design and stock assessment. pp. 1-12. *In*: J. Gomez-Hernandez, A. Soares & R. Froidevaux (ed.) *GeoENV II - Geostatistics for environmental applications.*, Kluwer Academic Publishers, Amsterdam.
- Petitgas, P. & J.C. Poulard. 1989. Applying stationary geostatistics to fisheries : a study on hake in the Bay of Biscay., *ICES*.
- Pezzey, J.C.V., C.M. Roberts & B.T. Urdal. 2000. A simple bioeconomic model of a marine reserve. *Ecological Economics* 33: 77-91.
- Pichon, J. 1990. Pêcheurs bigoudens : comportement de pêche et choix stratégiques. *La Pêche Maritime* 1346: 582-587.
- Pikitch, E.K. 1987. Use of mixed-species yield-per-recruit model to explore the consequences of various management policies for the Oregon flatfish fishery. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 44: 349-359.
- Pimm, S.L. 1991. The balance of nature. Ecological issues in the conservation of species and communities. University of Chicago Press, London. 434 p. pp.
- Pinnegar, J.K., N.V.C. Polunin, P. Francour, F. Badalamenti, R. Chemello, M.-L. Harmelin-Vivien, B. Hereu, M. Milazzo, M. Zabala, G. D'Anna & C. Pipitone. 2000. Trophic cascades in benthic marine ecosystems : lessons for fisheries and protected-area management. *Environmental Conservation* 27: 179-200.
- Pitcher, T.J., R. Watson, N. Haggan, S. Guénette, R. Kennish, U.R. Sumaila, D. Cook, K. Wilson & A. Leung. 2000. Marine reserves and the restoration of fisheries and marine ecosystems in the south China sea. *Bulletin of Marine Science* 66: 543-566.
- Polacheck, T. 1990. Year around closed areas as a management tool. *Natural Resource Modeling* 4: 327-354.
- Polunin, N.V.C.e. 2000. Papers from the ECOMARE project. *Environmental Conservation* 27: 95-200.
- Pope, J.G. 1975. A note on the mixed species problem. *ICNAF Res. Doc.* N°3620.
- Possingham, H.P. & J. Roughgarden. 1990. Spatial population dynamics of a marine organism with a complex life cycle. *Ecology* 71: 973-988.
- Poulard, J.C. & J.P. Léauté. 2002. Interaction between marine populations and fishing activities : temporal patterns of landings of La Rochelle trawlers in the Bay of Biscay. *Aquatic Living Resources* 15: 197-210.
- Poussin, B. 1999. Rapport de stage de DESS. pp. 41 p., Université de Nantes.
- Poussin, B., S. Mahévas & D. Pelletier. 2000. Utilisation d'un générateur d'infrastructure EJB pour le développement d'un simulateur de pêche complexe et multi-spécifique. pp. 12 p. *Colloque Objets, Composants et Modèles 2000.*, Nantes.
- Prince, J.D. 1992. Using a spatial model to explore the dynamics of an exploited stock of the abalone *Haliotis rubra*. pp. 305-317. *In*: S.A. Shepherd, M.J. Tegner & S.A. Guzman Del Proo (ed.) *Abalone of the world. Biology, fisheries and culture.*, Blackwell Scientific Publ. Ltd., Oxford, U.K.
- Pulliam, H.R. 1988. Sources, sinks, and population regulation. *The American Naturalist* 132: 652-661.

- Pulliam, H.R. 1989. Individual behavior and the procurement of essential resources. pp. 25-38. In: J. Roughgarden, R.M. May & S.A. Levin (ed.) Perspectives in ecological theory., Princeton University Press. Princeton, NJ.
- Punt, A.E., A.D.M. Smith, A.J. Davidson, B.D. Mapstone & C.R. Davies. 1999. Evaluating the benefits of spatially explicit experimental management of common coral trout (*Plectropomus leopardus*) on the Great Barrier Reef, Australia. 17th Lowell Wakefield Fisheries Symposia "Spatial processes and fish management", Alaska Sea Grant, Anchorage.
- Quinn II, T.J., R.B. Deriso & P.R. Neal. 1990. Migratory catch-age analysis. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 47: 2315-2327.
- Quinn II, T.J., S.H. Hoag & G.M. Southward. 1982. Comparaison of two methods of combining catch-per-unit-effort data from geographic regions. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 39: 837-846.
- Quinn, J.F., S.R. Wing & L.W. Botsford. 1993. Harvest refugia in marine invertebrate fisheries : models and applications to the red sea urchin, *Strongylocentrotus franciscanus*. American Zoologist 33: 537-550.
- Rakitin, A. & D.L. Kramer. 1996. Effect of a marine reserve on the distribution of coral reef fishes in Barbados. Marine Ecology Progress Series 131: 97-113.
- Ranta, E., V. Kaitala & P. Lundberg. 1998. Population variability in space and time: the dynamics of synchronous population fluctuations. Oikos 83: 376-382.
- Rao, C.R. 1973. Linear statistical inference and its applications. John Wiley & Sons, New York.
- Reed, W.J. & C.M. Simons. 1996. A contagion model of a fishery and its use in analyzing catch-effort data. Ecological Modelling 92: 179-191.
- Reeve, J.D. 1990. Stability, variability, and persistence in host-parasitoids systems. Ecology 71: 422-426.
- Richards, L.J. & J.T. Schnute. 1986. An experimental and statistical approach to the question: is CPUE an index of abundance ? Can. J. Fish. Aquat. Sci. 43: 1214-1227.
- Rijnsdorp, A.D., A.M. Buys, F. Storbeck & E.G. Visser. 1998. Micro-scale distribution of beam trawl effort in the Southern North Sea between 1993 and 1996 in relation to the trawling frequency of the sea bed and the impact on benthic organisms. ICES Journal of Marine Science 55: 403-419.
- Rijnsdorp, A.D. & M.A. Pastoors. 1994. A simulation model of the spatial dynamics of north sea plaice (*Pleuronectes platessa* L.) based on tagging data, ICES.
- Roberts, C.M. 1997. Ecological advice for the global fisheries crisis. Trends in Research in Ecology and Evolution 12: 35-38.
- Roberts, C.M. & N.V.C. Polunin. 1991. Are marine reserves effective in management of reef fisheries ? Reviews in Fish Biology and Fisheries 1: 65-91.
- Roberts, C.M. & N.V.C. Polunin. 1993. Marine reserves : simple solutions to managing complex fisheries. Ambio 22: 363-368.
- Robson, D.S. 1966. Estimation of a relative fishing power of individual ships. ICNAF Res. Bull. 5-14.
- Rochet, M.J., J. Ferraris & D. Pelletier. 1995. Bilan du séminaire pour la typologie des flottilles de pêche., IFREMER.
- Rogers, J.B. & E.K. Pikitch. 1992. Numerical definition of groundfish assemblages caught off the coasts of Oregon and Washington using commercial fishing strategies. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 49: 2648-2656.
- Rogers, S.I. 1997. A review of closed areas in the United Kingdom exclusive economic zone. pp. 20 p., CEFAS, Lowestoft.
- Rose, G.A. & D.W. Kulka. 1999. Hyperaggregation of fish and fisheries : how catch-per-unit-effort increased as the northern cod (*Gadus morhua*) declined. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 56(Suppl. 1): 118-127.

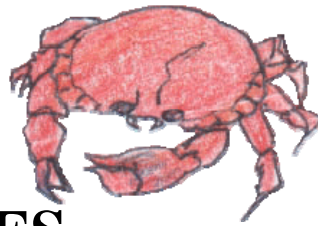
- Rose, G.A. & W.C. Leggett. 1991. Effect of biomass-range interactions on catchability of migratory demersal fish by mobile fisheries: an example of Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 48: 843-848.
- Rossi, R.E., D.J. Mulla, A.G. Journel & E.H. Franz. 1992. Geostatistical tools for modeling and interpreting ecological spatial dependence. *Ecol. Monogr.* 62: 277-314.
- Rothschild, B.J. 1977. Fishing effort.: 97-115.
- Rothschild, B.J. & J.S. Ault. 1996. Population-dynamic instability as a cause of patch structure. *Ecological Modelling* 93: 237-249.
- Rottingen, I. & A. Slotte. 1998. Norwegian spring spawning herring (*Clupea harengus L.*) : protection of spawning areas in relation to changes in migration patterns. pp. 8 p., ICES.
- Rowley, R.J. 1994. Marine reserves in fisheries management. *Aquatic Conservation : Marine and Freshwater Ecosystems* 4: 233-254.
- Russ, G.R. & A.C. Alcala. 1996a. Do marine reserves export adult fish biomass ? Evidence from Apo island, central Philippines. *Marine Ecology Progress Series* 132: 1-9.
- Russ, G.R. & A.C. Alcala. 1996b. Marine reserves : rates and patterns of recovery and decline of large predatory fish. *Ecological Applications* 6: 947-961.
- Russ, G.R. & A.C. Alcala. 1998a. Natural fishing experiments in marine reserves 1983-1993 : community and trophic responses. *Coral Reefs* 17: 383-397.
- Russ, G.R. & A.C. Alcala. 1998b. Natural fishing experiments in marine reserves 1983-1993 : role of life history and fishing intensity in family responses. *Coral Reefs* 17: 399-416.
- Russ, G.R. & A.C. Alcala. 1999. Management histories of Sumilon and Apo marine reserves, Philippines, and their influence on national marine resource policy. *Coral Reefs* 18: 307-319.
- Ruxton, G.D. 1996. Effects of the spatial and temporal ordering of events on the behaviour of a simple cellular automaton. *Ecological Modelling* 84: 311-314.
- Saarenma, H., N.D. Stone, L.J. Folse, J.M. Packard, W.E. Grant, M.E. Makela & R.N. Coulson. 1988. An artificial intelligence modelling approach to simulating animal/habitat interactions. *Ecol. Modelling* 44: 125-141.
- Sampson, D.B. 1991. Fishing tactics and fish abundance, and their influence on catch rates. *ICES J. Mar. Sci.* 48: 291-301.
- Sampson, D.B. 1992. Fishing technology and fleet dynamics : predictions from a bioeconomic model. *Marine Resource Economics* 7: 37-58.
- Sanchez, F. & V. Trujillo. 1999. Establishment of closed areas for bottom trawl in the Galician continental shelf (North of Spain). pp. 12 p., ICES, Copenhagen.
- Seber, G.A.F. 1989. Estimation of animal abundance and related parameters. Griffin & Co. Ltd., London.
- Seijo, J.C., J.F. Caddy & J. Euan. 1993. SPATIAL : Space-time dynamics in marine fisheries, a software package for sedentary species. FAO, Rome. 116 pp.
- Seijo, J.C. & O. Defeo. 1994. Dynamics of resource and fishermen behaviour in coastal invertebrate fisheries. pp. 210-222. *In*: E. Antona, J. Catanzano & J.G. Sutinen (ed.) Symposium of the International Institute of Fisheries Economics and Trade.
- Service, M. 1998. Monitoring benthic habitats in a marine nature reserve. *Journal of Shellfish Research* 17: 1487-1489.
- Sharpe, P.J.H., J. Walker, L.K. Penridge, H.I. Wu & E.J. Rykiel Jr. 1986. Spatial considerations in physiological models of tree growth. *Tree Physiology* 2: 403-421.
- Shepherd, S.A. & L.D. Brown. 1993. What is an abalone stock : implications for the role of refugia in conservation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50: 2001-2009.
- Sibert, J.R. 1984. A two-fishery tag attrition model for the analysis of mortality, recruitment and fishery interaction. pp. 27 p., South Pacific Commission, Nouméa.

- Sibert, J.R. & D.A. Fournier. 1994. Evaluation of advection-diffusion equations for estimation of movement patterns from tag recapture data. pp. 108-121. *In*: R.S. Shomura, J. Majkowski & S. Langi (ed.) Interactions of Pacific tuna fisheries., FAO, Rome.
- Sladek Nowlis, J. & C.M. Roberts. 1999. Fisheries benefits and optimal design of marine reserves. *Fishery Bulletin* 97: 604-616.
- Smith, C.L. & R. McKelvey. 1986. Specialist and generalist : roles for coping with variability. *North American Journal of Fisheries Management* 6: 88-99.
- Smith, T. & M. Huston. 1989. A theory of the spatial and temporal dynamics of plant communities. *Vegetatio* 83: 49-69.
- Smith, T.M. & D.L. Urban. 1988. Scale and resolution of forest structural pattern. *Vegetatio* 74: 143-150.
- Sobel, J. 1993. Conserving biological diversity through marine protected areas. *Oceanus Fall* 93: 19-26.
- Sparre, P.J. & R. Willmann. 1993. Software for bio-economic analysis of fisheries, BEAM 4. Analytical bio-economic simulation of space-structured multispecies and multifleet fisheries. Vol. 1 : Description of the model. Vol. 2: User's manual. FAO, Rome. Vol. 1: 186 p. Vol. 2 : 46 p. pp.
- St Mary, C.M., C.W. Osenberg, T.K. Frazer & W.J. Lindberg. 2000. Stage structure, density dependence and the efficacy of marine reserves. *Bulletin of Marine Science* 66: 675-690.
- Steele, J.H. 1985. A comparison of terrestrial and marine ecological systems. *Nature* 313: 355-358.
- Stefansson, G. & O.K. Pálsson. 1997. Bormicon. A Boreal Migration and Consumption model., Marine Research Institute, Reykjavik.
- Stefansson, H.N., H. Sigurgeirsson & H. Björnsson. 1997. Bormicon. Programmer's manual., Marine Research Institute, Reykjavik.
- Steneck, R.S. 1998. Human influences on coastal ecosystems : does overfishing create trophic cascades ? *Trends in Ecology and Evolution* 13: 429-430.
- St-Laurent, S. 2000. Introduction au XML. Osman Eyrolles Multimédia.
- Stocker, M. & D. Fournier. 1984. Estimation of relative fishing power and allocation of effective fishing effort, with catch forecasts, in a multi-species fishery. *Bull. Int. North Pac. Fish. Comm.* 42: 3-9.
- Stockhausen, W.T., N. Lipcius & B.M. Hickey. 2000. Joint effects of larval dispersal, population regulation, marine reserve design, and exploitation on production and recruitment in the Caribbean spiny lobster. *Bulletin of Marine Science* 66: 957-990.
- Stoner, A.W. & M. Ray. 1996. Queen conch, *Strombus gigas*, in fished and unfished locations in the Bahamas : effects of a marine fishery reserve on adults, juveniles, and larval production. *Fishery Bulletin* 94: 551-565.
- Sullivan, P.J. & S. Dynner Rebert. 1998. Interpreting Pacific halibut catch statistics in the British Columbia individual quota program. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55: 99-115.
- Sumaila, U.R., S. Guénette, J. Alder & R. Chuenpagdee. 2000. Addressing ecosystem effects of fishing using marine protected areas. *ICES Journal of marine Science* 57: 752-760.
- Supriatna, A.K. & H.P. Possingham. 1998. Optimal harvesting for a predator-prey metapopulation. *Bulletin of Mathematical Biology* 60: 49-65.
- Swain, D.P. & A.F. Sinclair. 1994. Fish distribution and catchability : what is the appropriate measure of distribution ? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 51: 1046-1054.
- Tanaka, E., S. Tanaka & A. Hasegawa. 1991. Simulation of fishermen's selection of fishing areas for stock management. *Nippon Suisan Gakkaishi* 57: 1417-1426.
- Taquet, M., J.C. Gaertner & J. Bertrand. 1997. Typologie de la flottille chalutière du port de Sète par une méthode de segmentation. *Aquat. Living Resour.* 10: 137-148.

- Taylor, A.D. 1990. Metapopulations, dispersal, and predator-prey dynamics: an overview. *Ecology* 71: 429-433.
- Thioulouse, J., D. Chessel & S. Champely. 1995. Multivariate analysis of spatial pattern : a unified approach to local and global structures. *Environmental and Ecological Statistics* 2: 1-14.
- Thompson, H. 1929. Haddock biology (North Sea). *Rapports et Procès-verbaux des Réunions du Conseil international pour l'Exploration de la Mer* 54: 136-163.
- Thompson, H. 1930a. Fluctuations in the North sea haddock stock. *Rapports et Procès-verbaux des Réunions du Conseil international pour l'Exploration de la Mer* 68: 35-44.
- Thompson, H. 1930b. II. Haddock. *Rapports et Procès-verbaux des Réunions du Conseil international pour l'Exploration de la Mer* 68: 27-53.
- Tischendorf, L. 1997. Modelling individual movements in heterogeneous landscapes : potentials of a new approach. *Ecological Modelling* 103: 33-42.
- Tuck, G.N. & H.P. Possingham. 1994. Optimal harvesting strategies for a metapopulation. *Bulletin of Mathematical Biology* 56: 107-127.
- Tyler, J.A. & K.A. Rose. 1994. Individual variability and spatial heterogeneity in fish population models. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 4: 91-123.
- Tyler, J.A. & K.A. Rose. 1997. Effects of individual habitat selection in a heterogenous environment on fish cohort survivorship : a modelling analysis. *Journal of Animal Ecology* 66: 122-136.
- Ulrich, C., D. Gascuel & O. Maury. 1998. A proposal for stock assessment and management in mixed stock fisheries: the in/out model.
- Application to western english channel cod. pp. 11, ICES.
- Ulrich, C., B. LeGallic & M.R. Dunn. 1999. Bioeconomic modelling of English Channel fisheries and their technical interactions : presentation of the simulation model BECHAMEL. pp. 21 p., ICES.
- Vail, S.G. 1993. Scale-dependent responses to resource spatial pattern in simple models of consumer movement. *Amer. Natur.* 141: 199-216.
- Vance, R.R. 1984. The effect of dispersal on population stability in one-species, discrete-space population growth models. *American Naturalist* 123: 230-254.
- Verdoit, M., J.L. Gouzé & D. Pelletier. 2003a. On the global asymptotic stability of a class of nonlinear discrete time population models. *Natural Resource Modeling (en révision mineure)*.
- Verdoit, M., D. Pelletier & R. Bellail. 2003b. Are commercial logbook and scientific CPUE data useful for characterizing the spatial and seasonal distribution of exploited populations ? The case of the Celtic Sea whiting. *Aquatic Living Resources (sous presse)*.
- Verdoit-Jarraya, M. 2003. Caractérisation et modélisation de la dynamique spatiale et saisonnière de populations démersales et benthiques exploitées de la Mer Celtique. pp. 228.
- Vignaux, M. 1996a. Analysis of spatial structure in fish distribution using commercial catch and effort data from the New Zealand hoki fishery. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53: 963-973.
- Vignaux, M. 1996b. Analysis of vessel movements and strategies using commercial catch and effort data from the New Zealand hoki fishery. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 53: 2126-2136.
- Wallace, S.S. 1999. Evaluating the effects of three forms of marine reserve on northern abalone populations in British Columbia, Canada. *Conservation biology* 13: 882-887.
- Walters, C.J. 1997. Challenges in adaptive management of riparian and coastal ecosystems. *Conservation Ecology* 1.
- Walters, C.J. & R. Bonfil. 1999. Multispecies spatial assessment models for the Bristish Columbia groundfish trawl fishery. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56: 601-628.
- Walters, C.J. & R. Hilborn. 1976. Adaptive control of fishing systems. *J. Fish. Res. Bd. CANADA* 33: 145-159.

- Walters, C.J. & R. Hilborn. 1978. Ecological optimization and adaptive management. *Annual Review in Ecology and Systematics* 9: 157-188.
- Walters, C.W., N. Hall, R. Brown & C. Chubb. 1993. Spatial model for the population dynamics and exploitation of the western Australian rock lobster, *Panulirus cygnus*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50: 1650-1662.
- Wantiez, L., P. Thollot & M. Kulbicki. 1997. Effects of marine reserves on coral reef fish communities from five islands in New Caledonia. *Coral Reefs* 16: 215-224.
- Warner, R.R., S.E. Swearer & J.E. Caselle. 2000. Larval accumulation and retention : implications for the design of marine reserves and essential fish habitat. *Bulletin of Marine Science* 66: 821-830.
- Watson, R.A. & V.R. Restrepo. 1995. Evaluating closed season options with simulation for a tropical shrimp fishery. *ICES marine Science Symposium* 199: 391-398.
- Westrheim, S.J. 1983. A new method for allotting effort to individual species in a mixed- species trawl fishery. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 40: 352-360.
- Whitmarsh, D.J. & J.A. Young. 1985. Management of the UK mackerel fisheries. pp. 220-236 *Mar. Policy*.
- Wiegand, T., K.A. Moloney & S.J. Milton. 1998. Population dynamics, disturbance and pattern evolution : identifying the fundamental scales of organization in a model ecosystem. *The American Naturalist* 152: 321-337.
- Wiener, P. & S. Tuljapurkar. 1994. Migration in variable environments : exploring life-history evolution using structured population models. *Journal of Theoretical Biology* 166: 75-90.
- Wilens, J.E. 1979. Fisherman behavior and the design of efficient fisheries regulation programs. *J. Fish. Res. Bd. CANADA* 36: 855-858.
- Wilson, D.S. 1992. Complex interactions in metacommunities, with implications for biodiversity and higher levels of selection. *Ecology* 73: 1984-2000.
- Wilson, J., J. French, P. Kleban, S. McKay, N. Roy & R. Townsend. 1991. Economic and biological of interspecies switching in a simulated chaotic fishery. pp. 789-802 *La Recherche face à la pêche artisanale.*, ORSTOM Editions, Montpellier.
- Wilson, W.G. 1998. Resolving discrepancies between deterministic population models and individual-based simulations. *The American Naturalist* 151: 116-134.
- Wilson, W.G., A.M. de Roos & E. McCauley. 1993. Spatial instabilities within the diffusive Lotka-Volterra system : individual-based simulation results. *Theor. Pop. Biol.* 43: 91-127.
- Winters, G.H. & J.P. Wheeler. 1985. Interaction between stock area, stock abundance and catchability coefficient. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 42: 989-998.
- Woodbury, A.D. 1989. Bayesian updating revisited. *Math. Geol.* 21: 285-308.
- Wu, J. & S.A. Levin. 1997. A patch-based spatial modeling approach : conceptual framework and simulation scheme. *Ecological Modelling* 101: 325-346.
- Yamasaki, A. & A. Kuwahara. 1990. Preserved area to effect recovery of overfished Zuwai crab stocks off Kyoto prefecture. *Proceedings of the International Symposium on King and Tanner Crab*, Nov. 1989, Anchorage, Alaska.: 575-585.
- Yamauchi, A. & Y. Matsumiya. 1997. Population dynamics and fishery policy for migratory resources with two migration paths. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54: 2303-2313.
- Yoklavitch, M.M.e. 1998. Marine harvest refugia for West coast rockfish : a workshop. pp. 159 p., NOAA.
- Zimmermann, D.L. & N. Cressie. 1992. Mean squared prediction error in the spatial linear model with estimated covariance parameters. *Ann. Inst. Statist. Math.* 44: 27-43.

**Dynamique spatiale et saisonnière de pêcheries
démersales et benthiques
Caractérisation, modélisation, et conséquences pour
la gestion par Zones Marines Protégées**



ANNEXES

Mémoire présenté par D. Pelletier
en vue de l'obtention de l'Habilitation à Diriger les Recherches

Annexe I (§ I.3.1)

Formulation bayésienne du krigage ordinaire

La distribution jointe du processus spatial \mathbf{S}_G et des observations \mathbf{Z}_g , conditionnellement à la moyenne du processus μ est multinormale :

$$\begin{bmatrix} \mathbf{S}_G \\ \mathbf{Z}_g \end{bmatrix} | \mu \sim N \left(\begin{bmatrix} \mu_G \\ \mu_g \end{bmatrix}, \begin{bmatrix} \Sigma_S & \Sigma_{SZ} \\ \Sigma_{ZS} & \Sigma_Z \end{bmatrix} \right)$$

où $\mu_K = \mu \mathbf{1}_K$ avec $\mathbf{1}_K$ un K -vecteur composé de 1, $\Sigma_S = \text{cov}[\mathbf{S}_G | \mu]$, $\Sigma_Z = \text{cov}[\mathbf{Z}_g | \mu]$, et $\Sigma_{SZ} = \text{cov}[\mathbf{S}_G, \mathbf{Z}_g | \mu]$. Si l'on spécifie une distribution a priori Gaussienne sur μ , soit :

$$\mu \sim N(\theta, \sigma_\mu^2),$$

la distribution jointe marginale de \mathbf{S}_G et \mathbf{Z}_g devient :

$$\begin{bmatrix} \mathbf{S}_G \\ \mathbf{Z}_g \end{bmatrix} \sim N \left(\begin{bmatrix} \theta_G \\ \theta_g \end{bmatrix}, \begin{bmatrix} \Sigma_S + \sigma_\mu^2 \mathbf{1}_G \mathbf{1}_G^t & \Sigma_{SZ} + \sigma_\mu^2 \mathbf{1}_G \mathbf{1}_g^t \\ \Sigma_{ZS} + \sigma_\mu^2 \mathbf{1}_g \mathbf{1}_G^t & \Sigma_Z + \sigma_\mu^2 \mathbf{1}_g \mathbf{1}_g^t \end{bmatrix} \right)$$

où $\theta_K = \theta \mathbf{1}_K$.

La distribution conditionnelle de $\mathbf{S}_G | \mathbf{Z}_g$ est alors multinormale d'espérance :

$$E[\mathbf{S}_G | \mathbf{Z}_g] = \theta_G + \Lambda [\mathbf{Z}_g - \theta_g]$$

et de matrice de covariance :

$$(A.I.1) \quad \Sigma_{S|Z} = \Sigma_S + \sigma_\mu^2 \mathbf{1}_G \mathbf{1}_G^t - \Lambda [\Sigma_{ZS} + \sigma_\mu^2 \mathbf{1}_g \mathbf{1}_G^t]$$

où Λ est une matrice $G \times g$ de poids λ_{ij} (poids de l'observation j pour la prédiction au point i) égale à :

$$(A.I.2) \quad \Lambda = [\Sigma_{SZ} + \sigma_\mu^2 \mathbf{1}_G \mathbf{1}_g^t] [\Sigma_Z + \sigma_\mu^2 \mathbf{1}_g \mathbf{1}_g^t]^{-1}$$

En post-multipliant l'équation (A.I.2) par $[\Sigma_Z + \sigma_\mu^2 \mathbf{1}_g \mathbf{1}_g^t]$, on obtient :

$$\Lambda \Sigma_Z + \sigma_\mu^2 \Lambda \mathbf{1}_g \mathbf{1}_g^t = \Sigma_{SZ} + \sigma_\mu^2 \mathbf{1}_G \mathbf{1}_g^t,$$

qui peut aussi s'exprimer par :

$$(A.I.3) \quad \Lambda = \Sigma_{SZ} \Sigma_Z^{-1} + \sigma_\mu^2 [\mathbf{1}_G - \Lambda \mathbf{1}_g] \mathbf{1}_g^t \Sigma_Z^{-1}$$

On remarque que $\Lambda \mathbf{1}_g$ est un G -vecteur dont les éléments sont les sommes des poids correspondants à chacune des G prédictions, i.e.

$$\Lambda \mathbf{1}_g = \left[\sum_{j=1}^g \lambda_{1j}, \dots, \sum_{j=1}^g \lambda_{ij}, \dots, \sum_{j=1}^g \lambda_{Gj} \right]^t$$

On exprime d'abord $\Lambda \mathbf{1}_g$ en post-multipliant l'équation (3) par $\mathbf{1}_g$:

$$(A.I.4) \quad \Lambda \mathbf{1}_g = \frac{[\Sigma_{SZ} + \sigma_\mu^2 \mathbf{1}_G \mathbf{1}_g^t] \Sigma_Z^{-1} \mathbf{1}_g}{1 + \sigma_\mu^2 \mathbf{1}_g^t \Sigma_Z^{-1} \mathbf{1}_g}$$

Puis, en substituant (A.I.4) dans (A.I.3), on obtient :

$$\Lambda = \Sigma_{SZ} \Sigma_Z^{-1} + \sigma_\mu^2 \left[\mathbf{1}_G - \frac{[\Sigma_{SZ} + \sigma_\mu^2 \mathbf{1}_G \mathbf{1}_g^t] \Sigma_Z^{-1} \mathbf{1}_g}{1 + \sigma_\mu^2 \mathbf{1}_g^t \Sigma_Z^{-1} \mathbf{1}_g} \right] \mathbf{1}_g^t \Sigma_Z^{-1}$$

qui se simplifie en :

$$(A.I.5) \quad \Lambda = \Sigma_{SZ} \Sigma_Z^{-1} + \frac{\sigma_\mu^2}{1 + \sigma_\mu^2 \mathbf{1}_g^t \Sigma_Z^{-1} \mathbf{1}_g} [\mathbf{1}_G - \Sigma_{SZ} \Sigma_Z^{-1} \mathbf{1}_g] \mathbf{1}_g^t \Sigma_Z^{-1}$$

Cette équation est l'équation (I.6) du § I.3.1.

Remplacer (A.I.5) dans l'équation (A.I.1) conduit à l'équation (I.7) du § I.3.1.

Annexe II (§ II.1)

Synthèse bibliographique sur les modèles spatialisés en écologie et dynamique des populations

Modèles spatialement implicites

Burkey 1989	Modèle spatialement implicite avec densité-dépendance Modèle stochastique	Abondance de la population	Etudie la probabilité d'extinction d'une population en fonction du nombre de patches qui constitue la réserve où elle est protégée. La surface totale de la réserve reste constante.	Théorique Simulations
Jones et al. 1993	Dynamique d'un système hôte-parasite à 3 espèces Modèle discret prenant en compte l'agrégation	Abondance de chaque espèce	Etudier les contributions relatives de deux espèces de parasites sur la dynamique d'un hôte. Estimer les paramètres d'un modèle à partir de données de terrain, et tester des hypothèses sur la régulation de ces populations.	Etude mathématique et statistique Application à des données réelles
Murdoch & Stewart-Oaten 1989	Modèles de Nicholson-Bailey et de Lotka-Volterra Modèle en temps continu avec agrégation	Abondance totale de chaque espèce	Etudier l'effet du comportement agrégatif des parasites et des prédateurs sur l'équilibre et la stabilité du système.	Théorique Etude mathématique

Modèles de dynamique de patches

Référence	Type(s) de modèle considéré(s)	Variable décrivant la population	Objectif(s) de l'article – Résultats principaux	Théorique/ Appliqué
Harrison & Quinn 1989	Modèle stochastique à temps discret (Markovien)	Nombre de patches occupés	Explore l'influence de variations environnementales corrélées sur le temps moyen d'extinction de la métapopulation.	Théorique Simulations
Hastings & Wolin 1989	Modèle continu en temps et en âge	Proportion de patches d'« âge » a au temps t	Etudier la dynamique d'une métapopulation composée de sous-populations réparties entre des patches, avec une croissance positive locale et des extinctions aléatoires. Si la probabilité d'extinction diminue quand la taille du patch augmente, le système a un équilibre stable.	Théorique
Hanski 1994	Modèle stochastique Markovien à deux états (occupé et libre)	Probabilité d'être occupé, pour chaque patch	Etudier comment la fraction d'habitat occupé dépend de la surface des patches et de leur isolation. Ajuster le modèle à des données de présence/absence en supposant l'équilibre	Application à trois métapopulations de papillon.
Horn & McArthur 1972	Modèle de compétition entre deux espèces	Proportion de patches de chaque type occupés par chaque espèce	Etudier les conditions de la coexistence de deux espèces en compétition dans un environnement « arlequin », en fonction des taux de migration entre patches et d'extinction dans un patch.	Théorique
Klausmeier 1998	Modèle à temps continu et espace continu (habitat unidimensionnel)	Proportion de patches occupés par une espèce	Etudie l'extinction et la colonisation dans un modèle de plusieurs espèces en compétition, soumises à la destruction de leur habitat (taux de destruction de patches). Evalue la quantité d'habitat nécessaire pour maintenir une espèce donnée.	Etude mathématique
Levin & Paine 1974	Modèle continu en temps, âge et taille	Nombre de patches par âge et par taille (Le patch est considéré comme l'unité fondamentale de structure du peuplement)	Mettre en évidence la distribution des patches à l'équilibre en fonction des paramètres de formation et disparition des patches et de l'intensité de la perturbation. Applications potentielles aux perturbations : a) des forêts tropicales par les feux contrôlés ; b) des paysages de savane par les éléphants	surtout théorique Application succincte à des patches de moules (zone intertidale sur la côte Ouest des USA)
Nee & May 1992	Modèle à temps continu Modèle de compétition entre espèces	Proportion de patches occupés par une espèce	Etudie l'effet de la destruction de l'habitat sur la coexistence de deux espèces en compétition	Théorique

Modèles à espace continu

Référence	Type(s) de modèle considéré(s)	Variable décrivant la population	Objectif(s) de l'article – Résultats principaux	Théorique/ Appliqué
Bolker & Pacala 1997	Dynamique de croissance de plante avec mortalité densité-dépendante Modèle stochastique à temps continu Dispersion par noyau de transition	Densité de la population en (x,t)	Montrer que la dynamique décrite par les EDP stochastiques peut être résumée par les équations de la densité moyenne et de la covariance spatiale moyenne à t .	Théorique Etude statistique Simulations
Cantrell & Cosner 1996	Modèle hybride métapopulation et réaction-diffusion		voir dans modèle de métapopulation	
McLaughlin & Roughgarden 1991	Modèle de Lotka-Volterra Diffusion Temps continu	Abondances du prédateur et de la proie	Etudier comment la dispersion par diffusion dans un environnement hétérogène affecte la dynamique d'un système prédateur-proie.	Théorique Etude statistique Simulations
McLaughlin & Roughgarden 1992	Modèle de Lotka-Volterra Diffusion Modèle unidimensionnel Temps continu	Abondances du prédateur et de la proie	Explorer la dynamique du système lorsque la proie évolue à une échelle spatio-temporelle plus fine que le prédateur, et ce dans un environnement hétérogène (les paramètres du système prédateur-proie dépendent de la coordonnée spatiale).	Théorique Etude statistique Simulations
Namba & Mimura 1980	Modèle à temps continu avec diffusion Compétition entre deux espèces	Abondance de chaque espèce	Etudie la coexistence de deux espèces en compétition dans des habitats partiellement recouvrants.	Théorique Etude mathématique
Rothschild & Ault 1996	Modèle prédateur-proie Modèle à temps continu	Abondances de la proie et du prédateur	Etudier comment l'instabilité diffusive engendre des distributions en patch des abondances de proie et de prédateur.	Théorique Etude statistique Simulations
Vail 1993	Dynamique du mouvement d'un prédateur en fonction de l'abondance de la proie Marche aléatoire Approximation par diffusion	Localisation du prédateur	Trouver la distribution spatiale à l'équilibre du prédateur. Montre que l'approche de l'équilibre dépend de la vitesse de diffusion et de l'échelle spatiale de la distribution de la proie.	Théorique Trouve des résultats contraires aux expériences de la littérature
Holt & Hassell 1993	Modèle à deux patches avec migration entre les patches Modèle hôte-parasite	Abondance de chaque espèce par patch	Etudier la stabilité du système lorsque les paramètres démographiques sont hétérogènes dans l'espace.	Etude mathématique Simulations Théorique

Modèles de métapopulation ou de population subdivisée

Référence	Type(s) de modèle considéré(s)	Variable décrivant la population	Objectif(s) de l'article – Résultats principaux	Théorique / Appliqué
Allen 1975	Modèle multisite avec mouvement markovien Modèles prédateur-proie et hôte-parasite		Etudier la stabilité des systèmes lorsque la dispersion est prise en compte	Théorique
Arino & Smith 1998	Modèle monospécifique multisite avec migration entre patches Modèle continu en temps et en âge	Abondance de la population dans chaque patch	Démontrer l'existence, l'unicité et la positivité de solutions des équations aux dérivées partielles	Théorique
Arino & Smith 1999	idem	idem	Démontrer l'existence d'une solution globale et trouver les conditions nécessaires et suffisantes d'un équilibre.	Théorique
Cantrell & Cosner 1996	Modèle prédateur-proie multisite avec diffusion Modèle continu en temps et en âge	Densité de la proie en (x,y,t) , et nombre de prédateurs à t dans chaque patch et en vol	Etudier la dynamique de populations interagissant à des échelles distinctes : le prédateur opère à une grande échelle dans un environnement perçu comme un ensemble de patches, et la proie opère à petite échelle dans un environnement continu. Etude du transfert d'échelle	Théorique
Chesson 1981, 1996, 1998	Métapopulation avec un nombre grand mais fini de patches Modèle stochastique Temps discret Modèle de Ricker	Abondance de la population dans chaque patch	Etude du transfert d'échelle Montre que dans le cas d'une population divisée en sous-populations locales avec une dynamique nonlinéaire et une variabilité stochastique locale spécifique à chaque patch, l'espérance globale de la population est différente de celle prévue par le modèle déterministe analogue, différence d'autant plus grande que la dynamique locale est nonlinéaire.	Théorique
Crone 1997	Modèle densité-dépendant à retard (temps discret) Modèles monospécifique et à deux espèces (compétition du type Lotka-Volterra)	Abondance de la population par patch	Etudier l'effet de la densité-dépendance avec retard sur la stabilité de la dynamique en cas de dispersion ou de variation spatiale des taux de croissance.	Théorique
De Roos et al. 1998	Modèle prédateur-proie (Rosenzweig-McArthur) à temps continu Modèle multisite avec probabilité de dispersion constante vers les autres patches	Densités de la proie et du prédateur à t dans chaque patch	Etudier la dynamique de populations interagissant à des échelles distinctes : la population de prédateur a une distribution homogène sur l'ensemble des patches, et la métapopulation de proie forme une collection de sous-populations quasi-isolées. La réponse fonctionnelle du prédateur dépend de la densité de proie. Montre alors l'existence de multiples équilibres pour un même jeu de paramètres, correspondant à différentes valeurs du nombre de patches sans proie. Les dynamiques locales et globales sont stables en général.	Théorique

Modèles de métapopulation ou de population subdivisée (suite)

Référence	Type(s) de modèle considéré(s)	Variable décrivant la population	Objectif(s) de l'article – Résultats principaux	Théorique/ Appliqué
Diffendorfer 1998	Modèle source-puit Modèle de dispersion équilibrée	Abondance de la population dans chaque patch	Comparaison des deux modèles. Montre que le modèle de dispersion équilibrée ne peut être testé à partir de données sur trois espèces de petits mammifères. Le modèle source-puits n'est pas supporté de manière convaincante par la plupart des jeux de données cités.	Discussion théorique et confrontation avec les données
Fahrig & Paloheimo 1988	Modèle à temps discret, structuré en stades Dispersion non orientée	Abondance de chaque stade dans chaque patch	Examiner l'effet de la configuration spatiale des patches (matrice de distance entre les patches) de la plante-hôte sur l'abondance locale de l'espèce de papillon qui la colonise.	Simulations Comparaison données réelles
Freedman & Takeuchi 1989a, 1989b	Modèle prédateur-proie général Temps continu	Abondances de la proie et du prédateur par patch	Etudier la stabilité globale d'un système prédateur-proie lorsque la proie se disperse difficilement d'un patch à l'autre, au contraire du prédateur. L'environnement est hétérogène d'un patch à l'autre.	Théorique
Gruntfest et al. 1997	Modèle à deux sites et à temps continu Croissance logistique avec effet Allee	Abondance de la population	Etudier la persistance d'une population fragmentée en deux patches indépendants, soumis à un environnement fluctuant, mais couplés par une migration rapide.	Théorique
Heino 1998	Modèle multisite à temps discret Dynamique locale de type Ricker Migration dépendant de la distance entre patches Variation environnementale autocorrélée dans le temps	Abondance de la population par patch	Etudier le risque d'extinction globale d'une population en fonction de l'autocorrélation des fluctuations environnementales (un bruit rouge est souvent observé dans la nature (Steele 1985). Montre que plus l'autocorrélation est positive, plus le risque d'extinction globale est grand, même si le risque d'extinction locale peut s'en trouver diminué.	Théorique Simulations
Johst & Brandl 1997	Population subdivisée Temps discret	Abondance par site et par stade	Etudier l'effet de la stratégie de dispersion sur la dynamique locale d'une population de mouettes rieuses organisée en plusieurs colonies.	Théorique Simulations
Kendall & Fox 1998	Modèle à 2 sites continu en temps Croissance logistique Taux de migration indépendant de la densité	Densité par site	Etudier les effets de la structure spatiale et de la variabilité environnementale sur la dynamique de la population. La structure spatiale ne peut déstabiliser des équilibres ou des cycles stables quand la dispersion est indépendante de la densité.	Théorique Simulations
Lebreton & Gonzales-Davila 1993	Population subdivisée Temps discret	Abondance de la population par groupe d'âge et site	Présentation de modèles de complexité croissante (croissance, densité-dépendance, migration indépendante de la densité, structuration en âge) et de leurs propriétés mathématiques. Montre que la migration a en général un effet stabilisant, qui peut toutefois être contrebalancé par d'autres effets (structure en âge, densité-dépendance partielle)	Théorique Simulations

Modèles de métapopulation ou de population subdivisée (suite)

Référence	Type(s) de modèle considéré(s)	Variable décrivant la population	Objectif(s) de l'article – Résultats principaux	Théorique/ Appliqué
Lele et al. 1998	Modèle multisite à temps discret Modèle densité-dépendant avec dispersion et variation environnementale corrélée Modèle stochastique	Abondance de la population par site	Recenser les modèles appropriés pour représenter la croissance de la population, la dispersion et les fluctuations environnementales. Proposer une méthode d'estimation des paramètres du modèle par maximum de vraisemblance en utilisant des fonctions estimantes.	Application à gypsy moth
Lemel et al. 1997	Modèle de Leslie multisite avec deux types de dispersion (résident/migrant) Modèle à temps discret structuré en âge	Abondance de la population par groupe d'âge, site et type	Trouver, en fonction des caractéristiques de la dynamique de population, la stratégie stable au sens de l'évolution dans une population qui comprend des résidents et des migrants.	Théorique
Levin 1974	Diffusion discrète Modèle multispécifique généralisé (compétition, prédation,...) Modèle de compétition de Lotka-Volterra Temps continu	Abondance de chaque espèce par sous-population	Montrer que certains modèles de dynamique de patches ((Horn and Mc Arthur 1972)) sont une vision macroscopique assez grossière pour étudier les problèmes d'extinction-recolonisation : la prise en compte de la localisation des patches et de la distance qui les sépare est souvent nécessaire. Montrer l'évolution de la diversité spécifique en fonction de l'hétérogénéité de l'environnement (décrite par le nombre de sous-populations) et des taux de migration des espèces.	Théorique
Levin et al. 1984	Modèle multisite à temps discret Modèle de dormance et dispersion	Nombre de graines par site	Pour une population de plantes, étudier l'évolution des stratégies de dispersion dans un environnement soumis à des fluctuations aléatoires (dispersion lointaine versus dispersion à portée limitée)	Théorique
Matis et al. 1996	Modèle multisite à temps discret Modèle stochastique Modèle BDM ¹ Markovien	Abondance de la population par site	Dérivation des équations différentielles pour les deux premiers moments de l'abondance et les captures. Ajustement des paramètres du modèle à partir de données de capture.	Population de rat musqué aux Pays-Bas
McPeck & Holt 1992	Modèle à deux sites avec plusieurs types de dispersion	Abondance de la population par site et type	Montre que la stratégie stable au sens de l'évolution est celle où la probabilité de dispersion est inversement liée à la capacité de charge de l'habitat (peut être vue comme une extension de la distribution idéale libre dans un environnement hétérogène.	Théorique
Petchey et al. 1997	Modèle multisite avec dispersion uniforme Modèle de Ricker	Abondance de la population par site	Etudier la persistance de la population en fonction de l'autocorrélation (positive) de la variation environnementale et du degré de compensation de la dynamique locale.	Théorique Simulations

¹ Birth-Death-Migration

Modèles de métapopulation ou de population subdivisée (fin)

Référence	Type(s) de modèle considéré(s)	Variable décrivant la population	Objectif(s) de l'article – Résultats principaux	Théorique/ Appliqué
Reeve 1990	Modèle hôte-parasite Taux de migration égal entre les (100) sous-populations Temps discret	Abondances de l'hôte et du parasite par sous-population	Montrer la distinction entre stabilité et persistance d'un système : on peut avoir persistance sans stabilité. Explorer les effets de la variabilité environnementale, de la sous-division spatiale et de la migration sur la stabilité et la persistance d'un système hôte-parasite. Seules les systèmes stables persistent lorsque le taux de migration est grand.	Théorique
Pulliam 1988	Modèle multisite Modèle BIDE ² à dispersion dépendant de la densité Environnement saisonnier	Abondance de la population par patch	Définition des populations sources et puits. Calcul des abondances à l'équilibre. Montre que la niche écologique réalisée est plus vaste que la niche fondamentale. Montre que la répartition spatiale de la population ne se superpose pas forcément avec celle des habitats favorables.	Théorique
Tuck & Possingham 1994 Supriatna & Possingham 1998	Modèle à deux patches couplés par la dispersion des juvéniles Croissance logistique Modèle prédateur-proie Prédateur et proie sont exploités.	Abondances de la proie et du prédateur par patch	Trouver les stratégies d'exploitation optimale d'une métapopulation répartie dans deux patches. Il s'agit d'une stratégie à échappement constant.	Théorique
Vance 1984	Modèles à temps continu ou discret, avec différents types de dispersion Modèles déterministe et stochastique	Abondance de la population par patch	Etudier la stabilité du système sous différents modèles concernant la croissance et la dispersion de la population.	Théorique Etude mathématique
Wiener & Tuljapurkar 1994	Modèle de Leslie à deux sites Temps discret	Abondance de la population par patch	Etudier le taux de croissance d'une population de plantes d'un génotype donné en fonction des taux de migration et de dormance. Montre que la variabilité environnementale sélectionne favorablement les migrants.	Théorique
Wilson 1992	Modèle multispécifique Temps discret	Composition spécifique par patch	Examine l'effet des interactions complexes entre espèces sur les dynamiques locale et globale d'un peuplement (l'interaction entre deux espèces dépend des autres espèces présentes).	Théorique Simulations

² Birth Immigration Death Emigration

Modèles IBM, modèles de lattice (CML) et automates cellulaires

Référence	Type(s) de modèle considéré(s)	Variable décrivant la population	Objectif(s) de l'article – Résultats principaux	Théorique/ Appliqué
Baker 1996	Modèle de lattice 2D	Probabilité de survie individuelle par cellule	Etudier l'effet de la distribution spatiale de l'habitat sur les populations d'animaux sauvages en fonction du comportement de recherche de nourriture	Théorique Simulations
Bernstein et al. 1988	Modèle de lattice 2D Modèle prédateur-proie avec comportement complexe du prédateur	Abondance de chaque espèce dans chaque cellule	Etudier la distribution spatiale des prédateurs qui résulte des différents comportements : recherche de proie, interférence entre prédateurs et apprentissage du prédateur.	Théorique Simulations
Bernstein et al. 1991	idem	idem	idem en considérant de plus les coûts de déplacement et la structure spatiale de l'environnement	Théorique Simulations
Blaine & DeAngelis 1997	Modèle de lattice Modèle prédateur-proie ratio-dépendant	Abondance de la population par cellule	Examiner les conséquences d'hypothèses alternatives sur la recherche de nourriture par le prédateur sur la forme de la réponse fonctionnelle globale au niveau de la population.	Théorique Simulations
Boersma et al. 1991	Automate cellulaire (300 patches). Chaque patch est influencé par ses 8 voisins identiquement.	Proportion des patches occupée par chaque stratégie	Simulation de la dynamique d'une forêt avec plusieurs espèces en compétition différant par leurs stratégies démographiques (r et K). Les interactions spatiales ont lieu à travers les processus d'ombrage, de disponibilité des graines, de mortalité par chute d'un arbre mort, et de disponibilité des nutriments. Déterminer quels sont les facteurs importants dans la dynamique conjointe des deux espèces. Elucider l'influence de la spatialisation du modèle en le comparant avec une version non spatiale.	Simulations Théorique
Congleton et al. 1997	Modèle de lattice Modèle de migration dans un habitat hétérogène variable	Abondance de la population par cellule	Etudier l'impact des pratiques d'exploitation de la forêt sur les possibilités de déplacement de l'animal. Présentation du modèle développé dans un formalisme objet.	Application au déplacement hivernal d'une population de cerf des USA.
Darwen 1996	Automate cellulaire avec dispersion vers les 4 voisins Dynamique locale logistique	Abondance de la population par cellule	Etudier la viabilité d'une population en fonction des paramètres de migration, de reproduction et du paysage. Montre que la population peut s'éteindre si elle occupe une zone trop petite, même si les conditions locales sont favorables et même s'il n'y a pas confinement à cette zone.	

Modèles IBM, modèles de lattice (CML) et automates cellulaires (suite)

Référence	Type(s) de modèle considéré(s)	Variable décrivant la population	Objectif(s) de l'article – Résultats principaux	Théorique/ Appliqué
de Roos et al. 1991	Modèle de lattice (grille de cellules) avec au plus une proie et un prédateur par cellule Dispersion aux 8 voisins Modèle prédateur-proie	Abondance de chaque population par cellule	Etudier les patrons spatiaux générés par le système. Comparer les conséquences de mouvements dépendants ou indépendants de la densité. Montre que le comportement des individus (mouvements et interactions spécifiques) impose automatiquement une échelle spatiale caractéristique au système.	Théorique
Doebeli & Ruxton 1998	Modèle de lattice	Abondance de la population par cellule	Etudier la stabilisation et la formation de patrons spatiaux induites par l'hétérogénéité de l'habitat et une dispersion à longue portée. Montre qu'il peut aussi y avoir déstabilisation en cas de dispersion faible.	Théorique Simulations
Downing & Reed 1996	Modèle de lattice avec migration vers les 8 voisins Dynamique de reproduction et migration dans un environnement perturbé	Abondance de la population par cellule	Simuler les mouvements d'animaux en fonction de l'espèce, de l'âge et du sexe. Les animaux se déplacent dans un environnement perturbé par une marée noire dérivante. Le modèle calcule l'exposition des animaux à la pollution.	Simulations appliquées à des populations de phoque et d'ours polaires de la mer de Barents
Gaff et al. 2000	Modèle de lattice avec mouvement dépendant de la densité et de la profondeur Deux groupes fonctionnels structurés en longueur (prédateur et proie) Pas de temps de 5 jours	Densité de chaque groupe par cellule	Simuler les patrons spatiaux et temporels des densités de poissons. Evaluation de l'impact sur les densités de poisson de divers scénarios de régulation de la circulation de l'eau	Simulations appliquées au Parc des Everglades
Gathmann & Williams 1998	Modèle IBM avec patches de différentes tailles Migration dans une direction aléatoire Variabilité environnementale Dynamique locale logistique	---	Présentation d'un simulateur générique de dynamique de population spatiale. Reproduire un modèle à variable d'état qui explore l'effet de la configuration spatiale des patches sur la persistance d'une population. Deux paysages sont considérés, l'un régulier, l'autre avec des patches de différentes tailles. Dans la configuration régulière, l'extinction est rapide, alors que dans l'autre configuration, la persistance est d'au moins 300 générations dans la majorité des cas.	Théorique Simulations

Modèles IBM, modèles de lattice (CML) et automates cellulaires (suite)				
Gustafson & Gardner 1996	Modèle IBM avec paysage hétérogène Migration par marche aléatoire évitant de revenir au même endroit	---	Evaluer l'effet de changements dans l'hétérogénéité du paysage sur les probabilités de transfert entre patches. Permettre de visualiser des corridors de dispersion et des barrières tels que perçus par les individus en fonction de l'échelle des mouvements.	Théorique Simulations
Hassel et al. 1991	Modèle de lattice avec dispersion vers les 8 voisins Modèle hôte-parasite	Abondance de chaque espèce par cellule	Montre que le mouvement local dans un environnement hétérogène peut augmenter la persistance d'un système hôte-parasite, mais que les patrons spatiaux générés peuvent être très complexes, voire chaotiques.	Théorique Simulations
Pacala et al. 1990	idem	idem	En se basant sur les résultats attendus de ce modèle, anticiper les comportements dynamiques de systèmes hôte-parasite observés.	Appliqué à 34 jeux de données
Hendry et al. 1996	Modèle de lattice avec un individu par cellule Automate cellulaire (valeurs possibles réelles générées de manière déterministe)	Masse d'un individu par cellule	Examiner les effets de la compétition spatiale sur la croissance individuelle des plantes	Théorique Simulations
Hiebeler 1997	Automate cellulaire stochastique Voisinage de Von Neumann (4 voisins) Dynamique de patch (extinction-colonisation)	Proportion de patches occupés	Etudier le comportement d'un automate cellulaire selon que la dispersion est globale ou à portée limitée. Modéliser de plusieurs manières la dispersion lointaine : par propagation aux 4 voisins, et en rendant les états des sites indépendants à tout instant t (approximation du champ moyen).	Théorique
Hogeweg 1988	Automate cellulaire		Synthèse bibliographique et présentation générale du formalisme et de son utilité pour modéliser les processus écologiques spatialisés. Discussion des inconvénients et proposition de solutions pour y remédier.	Théorique
Horn et al. 1989	Modèle de lattice Dynamique de peuplement forestier		Synthèse sur les modèles de « gap », c'est à dire les modèles qui décrivent la croissance et la mortalité des arbres sur une parcelle correspondant à la zone d'influence d'un arbre dominant.	Théorique
Ives & Klopfer 1997	Modèle densité-dépendant Modèle stochastique avec dispersion vers les 8 voisins	Densité de la population (1 par cellule)	Montrer comment de la variation environnementale aléatoire dans le temps peut générer des patrons spatiaux d'abondance similaires à ceux induits par des hétérogénéités environnementales spatiales fixes.	Théorique
Keymer et al. 1998	Dynamique de patch Automate cellulaire	Proportion de patches occupés	Etudie l'extinction et la colonisation des patches pour une métapopulation, ainsi que l'émergence de patrons spatiaux.	Théorique Etude mathématique Simulations

Modèles IBM, modèles de lattice (CML) et automates cellulaires (suite)

Référence	Type(s) de modèle considéré(s)	Variable décrivant la population	Objectif(s) de l'article – Résultats principaux	Théorique/ Appliqué
Laval 1996	Vie artificielle (équivalent individu-centré) Dynamique d'une population	---	Présentation d'un modèle de simulation du développement d'une population de saupes en fonction de la température, de la salinité, de la quantité de nourriture disponible et de ses mouvements.	Appliqué
Letcher et al. 1998	Modèle IBM Dynamique de population (mâles et femelles) Dispersion dépendant de l'âge et du statut reproductif	--	Etudier les conditions de la persistance de la population en fonction des paramètres démographiques, de la distribution spatiale des habitats favorables (à la reproduction) et de leur nombre. En déduire des points importants pour la conservation de la population.	Appliqué à une espèce de pic (<i>Picoïdes borealis</i>) en danger
Liu 1993	Modèle IBM Dynamique de survie et migration	Abondance par cellule	Etudier la persistance d'une population menacée dans un habitat constitué de parcelles plus ou moins favorables à sa survie et sa reproduction.	Appliqué à un moineau du sud des USA
Liu & Ashton 1998	Modèle IBM Dynamique de peuplement forestier	--	Etudier la dynamique d'une forêt multispécifique en fonction de la fragmentation de l'habitat et de l'exploitation.	Appliqué à une réserve forestière de Malaisie (800 espèces)
Malanson & Armstrong 1996	Modèle de lattice Modèle de dynamique de peuplement forestier (JABOWA) Dispersion stochastique décroissant avec la distance	Composition spécifique de chaque cellule	Etudier comment la dispersion et la fragmentation de l'habitat affectent la diversité spécifique d'une forêt.	Théorique Simulations
McCauley, et al. 1993	Modèle individu-centré (IBM) Modèle prédateur-proie Modèle structuré en âge	Abondances globales du prédateur et de la proie	Etablir un parallèle entre les formulations IBM et le système classique d'équations différentielles couplées sous des conditions spatiales homogènes. Montre que la stabilité du système spatialisé dépend des mobilités relatives de la proie et du prédateur	Théorique
Palmqvist & Lundberg 1998	Coupled Map Lattice avec migration Reproduction et mortalité dépendant de la densité	Abondance de la population par site	Etudier la persistance d'une population sous l'effet de variation environnementale plus ou moins grande et plus ou moins autocorrélée dans l'espace.	Théorique Simulations
Paradis 1997	Coupled Map Lattice Seuil de densité au delà duquel il y a dispersion vers les 4 plus proches voisins (« stepping-stone dispersal »)	Abondance de la population par cellule	Montre que l'hypothèse de frontières absorbantes sur la grille stabilise artificiellement la dynamique de population. Montre que la stabilisation d'une dynamique chaotique dépend du type de dispersion considéré.	Théorique Simulations

Modèles IBM, modèles de lattice (CML) et automates cellulaires (suite)

Référence	Type(s) de modèle considéré(s)	Variable décrivant la population	Objectif(s) de l'article – Résultats principaux	Théorique/ Appliqué
Ruxton 1996	Automate cellulaire Modèle d'extinction-colonisation Dispersion vers les 8 plus proches voisins	---	Etudie l'impact de l'ordonnancement spatial et temporel des événements sur le comportement d'un automate cellulaire.	Théorique Simulations
Saarenma et al. 1988	Intelligence artificielle (IBM) Dynamique de forêt et comportement animal	---	Modéliser la dynamique du système caribou-forêt. Le caribou détruit la forêt en se nourrissant	Théorique Simulations
Sharpe et al. 1986	Modèle de lattice 2D Dynamique de peuplement végétal	Surface des feuilles et diamètre des troncs	Intégrer les interactions spatiales dans un modèle de compétition pour un peuplement comprenant des herbes, des buissons et des arbres.	Théorique Simulations
Smith & Urban 1988 ; Smith & Huston 1989	Modèle IBM Dynamique de peuplement forestier	Diamètre de chaque tronc	Simuler la dynamique de trois espèces avec croissance individuelle dépendant de la canopée des individus voisins, et avec mortalité aléatoire. Etudier l'effet de la taille des cellules sur les résultats.	Simulations
Tischendorf 1997	Modèle IBM Dynamique de mouvement Couplage avec un SIG	--	Présentation d'un cadre de modélisation qui permet de considérer des grilles irrégulières et à des échelles différentes pour l'environnement et les animaux. Ceci permet des mouvements autres que par saut de cellule.	Théorique
Wiegand et al. 1998	Modèle IBM Dynamique de peuplement de plantes	--	Simuler la dynamique d'un peuplement de plantes (5 espèces) en termes de colonisation, mortalité et succession. Analyse statistique des patrons spatiaux obtenus.	Application à un peuplement arbustif de zone semi-aride d'Afrique du Sud
Wilson et al. 1993	Modèle prédateur-proie de Lotka-Volterra Diffusion Modèle IBM sur lattice	Présence/absence d'un individu par population par site	Etudier l'effet de mouvements diffusifs sur la dynamique du système, à partir de simulations centrées-individu. Montre que dans un environnement homogène, ces mouvements peuvent engendrer des distributions spatiales hétérogènes des populations.	Théorique Simulations

Modèles IBM, modèles de lattice (CML) et automates cellulaires (fin)

Référence	Type(s) de modèle considéré(s)	Variable décrivant la population	Objectif(s) de l'article – Résultats principaux	Théorique/ Appliqué
Wilson 1998	Modèle IBM sur lattice Modèle prédateur-proie Modèle EDP stochastique Dispersion par noyau de transition	Abondance de chaque population à (x,t) (modèle EDP)	Etudier l'adéquation entre des résultats de simulation obtenus par modèle IBM et par modèle EDP. Prise en compte de stochasticité dans la dispersion, et dans la démographie en introduisant une taille minimale de population viable et des perturbations locales Modifier les équations et les règles de décision de manière à rendre ces résultats aussi proches que possible.	Théorique Simulations
Wu & Levin 1997	Modèle de Levin & Paine (1974) spatialisé couplé à un modèle de dynamique de population de plantes densité-dépendant	Abondance par espèce Nombre de patches par âge et par taille	Simuler les processus de dispersion, germination, survie et reproduction des graines dans un habitat dynamique perturbé représenté par les patches. Présenter un modèle où la taille, l'âge et la localisation des patches varient (le patch correspond à une unité biologique) Ce modèle est un compromis entre modèle basé sur une grille régulière et modèle IBM	Simulations Application à deux espèces de plantes herbacées des USA

Articles de synthèse ou de comparaison de modèles

Référence	Type(s) de modèle considéré(s)	Objectif(s) de l'article – Résultats principaux	Théorique/ Appliqué
Gilpin & Hanski 1991	Dynamique de patch Stepping stone	Etat de l'art sur la dynamique des métapopulations, à la fois du point de vue théorique et sur les observations de terrain	Théorique et exemples
Grimm 1999	Modèles IBM	Synthèse bibliographique sur la modélisation individu-centrée en écologie. Sur 50 articles, 16 exemples de populations marines dont 14 espèces de poissons	
Gros 2001	Modèles à temps et espace continus Modèle structuré en âge	Présentation générale des modèles à espace et à temps continus.	Théorique
Hanski 1998	Métapopulation Diffusion Dynamique de patch	Synthèse bibliographique sur les modèles de dynamique de métapopulation.	Théorique Exemples de données
Hastings 1990	Diffusion Dynamique de patch	Comparaison des modèles diffusifs et de dynamique de patch.	Théorique
Kareiva 1990	Métapopulation Stepping stone Modèle continu dans l'espace (diffusion)	Synthèse bibliographique sur les modèles spatiaux et les études expérimentales en écologie	Cite des études expérimentales et des applications de modèles
Levin 1992	Diffusion, marche aléatoire Voisinage Dynamique de patches Métapopulation	Synthèse bibliographique sur l'étude des patrons spatio-temporels en écologie	Théorique
Taylor 1990	Dynamique de patches Modèle prédateur-proie Métapopulation	Revue de l'étude des effets de la dispersion sur la persistance de métapopulations, et particulièrement dans les systèmes prédateur-proie, à la fois par des modèles et par des données de terrain.	Cite des études expérimentales

Annexe III (§ II.2)

Synthèse bibliographique sur les modèles spatialisés en halieutique

Modèles de populations subdivisées et modèles de lattice

Référence	Type de modèle considéré	Cas d'application	Objectif(s) de l'étude
Aldenberg 1975	Modèle à temps discret avec deux patches couplés par migration	Théorique	Evaluation du stock
Allen & McGlade 1986, 1987	Modèle à 7 patches à temps continu Modèle prédateur-proie avec prédateur (pêcheur) mobile et proie (ressource) sédentaire Déplacement des pêcheurs en fonction de l'attractivité de chaque cellule	Ressources démersales du plateau scotian	Présentation d'un modèle multispécifique et multiflottille. Evaluer les conséquences a) de deux types de comportement de pêcheur : les stochastiques qui prennent des risques pour explorer des nouvelles zones de pêche, et les cartésiens qui pêchent dans la zone où ils pensent que l'abondance est la plus grande, et b) de l'échange d'informations entre les pêcheurs.
Attwood & Bennett 1995	Modèle multisite continu en temps Habitat unidimensionnel : 40 patches contigus. Dispersion non orientée des larves et des individus recrutés Modèle structuré en âge Modèle stock-recrutement de type Beverton-Holt.	3 espèces de poissons côtiers endémiques de la région du Cap	Tester l'effet de réserves marines sur la production d'une pêcherie récréative. Considère trois espèces contrastées du point de vue des mouvements : a) le white steenbras (<i>Lithognathus lithognathus</i>) faiblement mobile jusqu'à la maturité ³ ; b) le galjoen (<i>Coracinus capensis</i>) dont la principale composante est résidente, et l'autre nomade (Attwood & Bennett 1994) ; c) le blacktail (<i>Diplodus sargus capensis</i>) qui est résident et se disperse par ses larves.
Beverton & Holt 1957	Modèle à temps continu avec deux patches couplés par des échanges (taux de transfert instantanés)	Théorique	Calcul de la production à l'équilibre en fonction du taux de migration et de l'intensité de la pêche dans chaque patch, avec le cas extrême d'un patch non exploité.
Bogstad et al. 1997	Modèle multispécifique avec patches reliés par des coefficients de migration (7 patches)	Populations de cabillaud, capelan, hareng, phoque du Groënland et baleine de Minke de la mer de Barents.	Simuler la dynamique des populations en prenant en compte les relations interspécifiques, afin d'améliorer la compréhension de la dynamique du système en vue de la gestion des ressources.
Botsford et al. 1993	Modèle de rendement par recrue avec exploitation par pulses périodiques Pas de temps mensuel	Population d'oursin de Californie	Analyser l'effet de contrôle de l'effort par interdiction périodique (par rotation) de certaines zones à la pêche.

³ A partir de la maturité, cette espèce entreprend de grandes migrations pour aller se reproduire.

Modèles de populations subdivisées et modèles de lattice (suite)

Référence	Type de modèle considéré	Cas d'application	Objectif(s) de l'étude
Botsford et al. 1994	Modèle multisite à pas de temps annuel Populations locales d'adultes et de juvéniles Pool larvaire avec survie larvaire densité-dépendante Modèle de dynamique de population locale structuré en âge densité-dépendant	Populations de crabes Dungeness et d'oursin rouge de Californie	Etudier l'influence de la variabilité du transport et de la survie larvaire sur la dynamique de métapopulations par ailleurs sédentaires. Montre que la dynamique de la métapopulation dépend énormément des variations spatio-temporelles de la dispersion larvaire, qui sont largement déterminées par le forçage océanographique du système de courants californiens (température, salinité, vent...)
Caddy 1975 ; Seijo et al. 1993	Modèle avec de nombreux patches (11 fois 23) mais pas de mouvements Modèle structuré en âge Le recrutement forme des taches qui se superposent aux patches, et dont la taille et la répartition sur les patches sont aléatoires, avec la contrainte que la biomasse locale n'excède pas la capacité trophique. Recrutement instantané en début d'année	Population de pétoncles du Banc Georges (Canada)	Etudier la dynamique d'une population sédentaire structurée en sous-populations dont les dynamiques sont couplées par la dépendance de l'effort de pêche vis-à-vis de l'abondance Calcul de la production équilibrée Evaluation de la relation entre CPUE et abondance
Charles & Reed 1985	Modèle à deux patches Modèle bioéconomique avec modèle stock-recrutement compensatoire et modèle de production de Schaefer	Théorique	Trouver la stratégie de gestion optimale d'un stock exploité au large par une flottille hauturière, et dont les géniteurs sont pêchés par une flottille côtière. Etudier l'effet des paramètres économiques sur cet optimum.
Christensen & Lassen 1996	Modèle à deux patches Modèle bioéconomique de rendement par recrue à l'équilibre	Population de cabillaud de l'Islande et du Groënland	Décrire la production à l'équilibre d'une population soumise à une exploitation séquentielle. Examiner ce qui est le plus avantageux, d'une gestion coopérative ou séparée par les deux pays.
Deriso et al. 1991	Modèle à patches à pas de temps mensuel avec diffusion et advection Modèle Markovien de mouvement et équation de capture de Baranov Modèle de rendement par recrue équilibré	Population de thon albacore du Pacifique est	Quantifier les probabilités de mouvement et les capturabilités à partir de données de marquage-recapture. Etudier l'effet d'une taille minimale de capture sur le rendement par recrue par ZEE.
Fahrig 1993	Modèle à temps discret avec deux patches couplés par la migration. Dynamique de l'effort dépendant d'un niveau de biomasse en deçà de laquelle la flottille change de patch.	Théorique	Etudie l'intérêt d'une gestion conjointe ou séparée des deux patches, en fonction de la mobilité du poisson et celle de la flottille.

Modèles de populations subdivisées et modèles de lattice (suite)

Référence	Type de modèle considéré	Cas d'application	Objectif(s) de l'étude
Fletcher 1992	Modèle multisite à pas de temps mensuel 9 patches contigus (habitat unidimensionnel) Echanges entre les patches régis par un taux global de migration non-orientée et une composante saisonnière orientée pour la concentration vers la zone de reproduction. Distribution uniforme des juvéniles. Comportement agrégatif modélisé par une capturabilité fonction puissance de l'abondance locale. Modèle structuré en âge Recrutement constant ou densité-dépendant (type Beverton-Holt)	Population de sardine de l'Ouest de l'Australie	Pêcherie en développement. Trouver les paramètres de la relation stock-recrutement et de migration qui ajustent au mieux les données. Evaluer l'abondance du stock.
Foucher 1994	Modèle d'analyse des cohortes ⁴ par patch avec répartition de l'effort de pêche proportionnelle à l'abondance du patch ou uniforme sur les patches.	Thon albacore de l'Atlantique	Estimation des bilans migratoires entre les patches.
Foucher 1994	Modèle à 5 patches échelonnés le long de la côte ⁵ Dynamique d'une cohorte structurée en âge	Idem ci-dessus	Simulation des schémas de migration. Validation par système expert des résultats ci-dessus.
Francis 1977	Modèle à 3 patches à temps continu avec migration continue asymétrique entre patches Modèle de décroissance exponentielle structuré en âge avec recrutement constant continu dans les 2 patches périphériques	Population de thon albacore de l'est du Pacifique	Donne la solution analytique du système d'équations différentielles. Utilise les données de capture et d'effort pour estimer (indépendamment du modèle) les capturabilités par groupe d'âge et par trimestre. Valide le modèle par essai et erreur, en comparant ses sorties à la distribution par patch et par âge des captures entre 1969 et 1975.
Grant 1991 ; Matis et al. 1992	Modèle stochastique à temps continu avec deux patches et une émigration vers la mer ouverte Processus de Markov pour la migration (les individus migrent indépendamment, et les probabilités de migrer entre t et $t + \Delta t$ sont proportionnelles à Δt) Pas de mortalité naturelle ni par exploitation	Population estuarienne de crevette blanche (<i>Penaeus setiferus</i>) du lac Moïse (Golfe du Mexique)	Estimation des taux de migration entre patches et du taux d'émigration vers la mer. Calcul des temps de résidence dans chaque patch

⁴ Approximation de Pope.⁵ Migration limitée aux deux patches contigus.

Modèles de populations subdivisées et modèles de lattice (suite)

Référence	Type de modèle considéré	Cas d'application	Objectif(s) de l'étude
Hilborn 1989	Modèle à temps continu avec deux patches 2 populations séparées dans l'espace et présentant des échanges par transfert instantané Modèle structuré en âge	Population de thon albacore du Pacifique central et occidental	Présentation d'un modèle décrivant explicitement les échanges entre deux stocks situés à des profondeurs différentes et exploités par des flottilles différentes. Comparer les diagnostics (rendement par recrue) obtenus par les modèles spatialisé et non spatialisé.
Hilborn & Walters 1987	Modèle multisite sans échanges et à temps discret Modèle à retard de Deriso avec relation stock-recrutement de Beverton-Holt Modèle d'allocation séquentielle de l'effort	Population d'orveau de Tasmanie	Présentation d'un cadre de modélisation générique pour des populations isolées, distribuées dans l'espace et exploitées ensemble. A chaque pas de temps, l'effort de pêche est alloué à la population avec le meilleur taux de capture.
Holland 2000	Modèle multisite à pas de temps pentadaire Mouvements à chaque pas de temps vers les patches voisins : orienté (direction saisonnière) et nonorienté Modèle structuré en âge Dynamique de l'effort de pêche	Principales ressources démersales de Nouvelle-Angleterre	Prédire l'impact de zones marines protégées sur la pêche en termes de revenus, taux d'exploitation, mortalité par pêche et biomasse de géniteurs par stock., et ce en fonction des mouvements des ressources et de l'effort total. Prendre en compte la redistribution de l'effort après des fermetures de zone. Déterminer la taille et la localisation des zones à fermer.
McCall 1990, Chap. 2	Modèle multisite à 19 patches contigus (habitat unidimensionnel) et pas de temps annuel Modèle de stock-recrutement (Ricker) avec dispersion larvaire par diffusion et/ou advection Mortalité par pêche dépendant du patch	Anchois du nord de la côte Pacifique des USA	Explorer la dynamique de la ressource sous différentes hypothèses pour la population (relatives à la dispersion des larves) et pour l'exploitation (allocation spatiale de l'effort de pêche). Trouver l'allocation optimale de l'effort en termes de production. Discussion sur les conséquences sur la population de changements d'habitat.
Morgan et al. 1999	Modèle multisite structuré en longueur avec matrice de dispersion entre les sites	Population d'oursin rouge de Californie	Etudier les implications de réserves marines pour la population. Montre que cela dépend de paramètres liés au recrutement. La configuration optimale de la réserve dépend de la dispersion et de la variation spatiale de productivité de la population.
Murphy 1995	Modèle multispécifique avec 3 patches concentriques autour du continent Antarctique Patches successivement traversés par un transport passif de la proie (krill), forcé par le transport d'Ouest en Est lié aux conditions hydrologiques. Les trois espèces prédatrices ne sont pas présentes dans chaque patch.	Populations de krill, de pingouins, de phoques et de baleines de l'Océan Austral (côté Géorgie du Sud)	Etudier : - l'importance des transports horizontaux de krill sur la dynamique de l'écosystème - l'effet du couplage des dynamiques des populations prédatrices du à l'exploitation d'une ressource commune, dans des conditions où les prédateurs sont en partie séquentielles et se produisent dans différentes zones.

Modèles de populations subdivisées et modèles de lattice (suite)

Référence	Type de modèle considéré	Cas d'application	Objectif(s) de l'étude
Pelletier & Magal 1996	Modèle à deux patches et deux saisons Modèle structuré en âge avec recrutement constant ou densité-dépendant	Population de lieu noir de l'Ouest de l'Ecosse	Etudier la dynamique d'une population soumise à un effort alloué entre les patches de manière saisonnière, notamment en la comparant à une version non spatialisée du modèle. Etudier l'intérêt de mesures de gestion qui limiteraient l'effort par patch et par saison.
Pet et al. 1996	Modèle à 3 patches avec migration constante entre patches adjacents. Le coefficient de migration dépend de la taille du patch de départ Zonation en fonction de la distance à la côte Modèle structuré en longueur, à pas de temps journalier Recrutement indépendant de la densité, continu avec 2 pics par an (mai et novembre) Recrutement littoral, se dispersant vers le large	Pêcherie continentale de tilapia dans un réservoir au Sri Lanka	Prendre en compte les différences de distribution spatiale entre les adultes et les juvéniles. Etudier si un changement de maillage permet d'améliorer les rendements à terme (growth overfishing). Etudier si un report d'effort sur une espèce non exploitée (avec un petit maillage) permet de soulager la pression de pêche sur le tilapia. Simule des reports d'efforts sur chacun des patches du modèle. Montre la nécessité de contrôler le maillage minimal. Une augmentation modérée du rendement peut être obtenue en agrandissant légèrement le maillage. Par contre, le nombre de pêcheurs ne doit pas augmenter, et dans ce type de pêcherie, il ne sert à rien de limiter le nombre de filets par pêcheur. La mise en exploitation du cyprinidé aboutirait à des pertes faibles de rendement pour le tilapia, largement compensées par la production du cyprinidé
Polacheck 1990	Modèle à temps continu avec deux patches couplés par des échanges (taux de transfert instantanés) Modèle de dynamique d'une cohorte (donc à l'équilibre)	Théorique, inspiré du stock de cabillaud du Banc Georges	Calculer l'évolution d'une cohorte quand un des compartiments est interdit à la pêche. Etudier le rendement par recrue et la biomasse de géniteurs en fonction de la mortalité par pêche, de la taille du compartiment interdit, et des taux de mouvement.
Prince 1992	Modèle à 25 patches et à pas de temps annuel Mouvements des adultes : a) diffusifs vers les 4 voisins ; b) densité-dépendants (compétition trophique entre individus, représentée par un terme proportionnel à la biomasse de géniteurs) liés à la recherche de nourriture (décrit par une diffusion isotrope), et une préférence pour les faibles profondeurs. Le pêcheur tend à se concentrer sur les agrégats d'ormeau.	Population exploitée d'ormeau du Sud de la Tasmanie	Présentation d'un modèle qui prend en compte les distributions spatiales de la ressource et de l'effort de pêche. Etudier la relation entre CPUE et abondance.

Modèles de populations subdivisées et modèles de lattice (suite)

Référence	Type de modèle considéré	Cas d'application	Objectif(s) de l'étude
Quinn II et al. 1990	Modèle à 4 patches à pas de temps annuel Migration en début d'année Modèle structuré en âge, avec soit erreur d'observation sur les captures, soit erreur de modèle sur le rapport capture-abondance	Population de flétan du Pacifique	Evaluation de stock par analyse de captures par âge
Rijnsdorp & Pastoors 1994	Modèle de lattice (rectangles statistiques CIEM) avec mouvement vers les 4 voisins Pas de temps journalier Modèle de mouvement et de croissance (pas de mortalité) Modèle structuré en longueur	Population de plie de la mer du Nord	Estimer les vitesses et directions de migration par rectangle et par mois, et les taux de migration et de dispersion en fonction de la longueur. Met en évidence les migrations saisonnières entre les zones de ponte et les zones d'alimentation.
Seijo & Defeo 1994	Modèle à 4 patches côtiers et contigus sans mouvements entre patches Modèle structuré en âge Relation stock-recrutement de Ricker Recrutement saisonnier Dynamique spatiale de l'effort (cf. Chap III)	Population de mactres d'Uruguay	Analyser les dynamiques de la pêche sous différents scénarii des gestion impliquant une taille minimale de capture, un quota de capture et/ou un système de licences. Les dynamiques à l'intérieur d'une saison de pêche (échelle de temps : 2 semaines) et d'une saison de pêche à l'autre (échelle de temps : 6 mois) sont examinées.
Sibert 1984	Modèle à temps continu avec deux patches 2 populations séparées dans l'espace et présentant des échanges par transfert instantané	Population de bonite du Pacifique central et occidental	Présentation d'un modèle décrivant explicitement les échanges de poissons entre deux pêcheries exercées dans des zones différentes. Estimation des paramètres du modèle par moindres carrés à partir de données de marquage-recapture.
Stefansson & Pálsson 1997a et b	Modèle multispécifique avec patches reliés par des coefficients de migration (12 patches)	Populations de cabillaud, et de capelan autour de l'Islande	Simulation de dynamique des populations Evaluation de stock
Sparre & Willmann 1993	Modèle multisite à pas de temps mensuel avec taux de migration entre les patches Modèle structuré en longueur Modèle bioéconomique	Populations de crevettes tropicales	Calculer la production équilibrée sous différentes répartitions de l'effort de pêche entre les flottilles. La dynamique des ressources et la répartition de l'effort peuvent varier mensuellement.

Modèles de populations subdivisées et modèles de lattice (suite)

Référence	Type de modèle considéré	Cas d'application	Objectif(s) de l'étude
Tuck & Supriatna 1994 ; Supriatna & Possingham 1998	Modèle à deux patches couplés par la dispersion des juvéniles Croissance logistique Modèle prédateur-proie Prédateur et proie sont exploités.	Théorique	Etudier les stratégies de gestion optimales à échappement constant dans le cas monospécifique (Tuck), et prédateur-proie (Supriatna). Montre que pour un système source-puits, la gestion doit être plus conservatrice qu'en l'absence d'échanges entre les sous-populations. Montre qu'il faut plus protéger une sous-population source qu'une sous-population puits. Montre que si le prédateur est efficace, il faut protéger la source de proie, soit en l'exploitant moins, soit en exploitant plus le prédateur qui est dans le même patch.
Ulrich et al. 1998	Modèle à deux patches à temps discret (pas de temps annuel) sans échanges entre patches Analyse de population virtuelle (VPA)	Population de cabillaud de Manche-Ouest	Evaluer un stock dont l'aire de distribution s'étend au delà de la zone de gestion. Le stock est constitué de deux composantes, l'une locale (dans la zone de gestion), l'autre appartient à un stock global.
Walters & Bonfil 1999	Modèle multisite avec échanges et dispersion entre sites (pas de migrations) Pas de temps annuel (pas de saisonnalité) Modèle structuré en âge plus modèle « delay-difference » pour la dynamique de la biomasse Modèle stock-recrutement de type Beverton-Holt	Principales espèces exploitées par la pêche mixte démersale de Colombie Britannique	Evaluer la réponse des principales ressources à diverses mesures de gestion de la pêche au chalut, et notamment des effets sur les espèces secondaires dus à la redistribution spatiale de l'effort dictée par le modèle gravitationnel (voir § III.3)

Modèles de populations subdivisées et modèles de lattice (fin)

Référence	Type de modèle considéré	Cas d'application	Objectif(s) de l'étude
Walters et al. 1993	<p>Modèle à 250 patches, ou à 12 zones</p> <p>Modèle structuré en longueur avec un pas de temps bimensuel, et deux saisons de mue</p> <p>Etablissement des post-larves dans des eaux côtières peu profondes pendant 3 à 5 ans, migration vers le large d'animaux immatures en novembre et décembre après la mue (animaux très vulnérables à la pêche), maturation pendant 1 à 2 ans au large.</p> <p>Recrutement annuel type Beverton-Holt modifié pour intégrer une variation environnementale déterministe, puis recrutement distribué entre les saisons et les patches.</p> <p>Pêche concentrée sur les juvéniles en zone côtière, et sur les immatures en phase de migration. Les coûts et risques d'exploitation étant plus élevés au large, les animaux matures sont relativement épargnés.</p> <p>L'allocation de l'effort par zone dépend des captures des années précédentes, et la répartition de l'effort par zone entre les patches dépend de l'abondance par patch</p>	Population de langouste de l'Australie	<p>L'exploitation est contrôlée par des licences et un nombre maximal de transferts de casiers entre zones. Le modèle permet de tester plusieurs types de mesure de gestion : taille minimale, modification de la zone de régulation (addition/soustraction de patch), nombre de casiers autorisés dans chaque zone, proportion d'effort maximal (par quinzaine) autorisée dans chaque zone⁶.</p> <p>Etudier la capacité de mesures de gestion actuelles (taille minimale et limitation d'effort⁷) et nouvelles (fermetures de zones, périodes d'ouverture de la pêche) à préserver une biomasse de géniteurs suffisante ; compte tenu de l'augmentation très nette d'efficacité des engins de pêche et du savoir-faire des pêcheurs.</p> <p>Les résultats montrent qu'il est difficile, quelle que soit la mesure de gestion considérée, de limiter l'exploitation des immatures sans une perte sur les captures. Ceci est dû à la haute valeur commerciale des petites langoustes. D'un autre côté, cette valeur commerciale protège en quelque sorte les géniteurs, ainsi que leur accessibilité moindre à la pêche. Cependant, il est essentiel de veiller à ce que l'effort n'augmente pas sur les géniteurs, sinon le pseudo-équilibre actuel risque d'être rompu.</p>
Yamauchi & Matsumiya 1997	<p>Modèle avec deux chemins de migration</p> <p>Modélisation d'une cohorte à trois stades : larvaire, juvénile, adulte</p> <p>Mortalité naturelle densité-dépendante pour les stades 2 et 3 (type Beverton-Holt)</p> <p>Exploitation des adultes à taux constant</p> <p>Reproduction à la fin de la vie (taux constant)</p>	Théorique	<p>Etudier la dynamique d'une population semelpare dont la migration entre la nourricerie et la zone de présence des adultes est contrôlée soit génétiquement (cas 1), soit par un facteur environnemental (cas 2).</p> <p>Etude de l'équilibre du système en fonction des taux d'exploitation et de ségrégation.</p> <p>En déduire la stratégie optimale d'exploitation qui maximise la capture, soit indépendamment dans chaque région, soit au total en coopérant.</p> <p>Trouve que la coopération autorise des captures plus élevées notamment dans le cas , mais les résultats sont extrêmement liés à la densité-dépendance de la mortalité naturelle chez les juvéniles et dans une moindre mesure chez les adultes.</p>

⁶ permet de tester indirectement une fermeture de zone par un effort nul

⁷ Dans deux zones côtières, les nombres de licences et de casiers sont limités.

Modèles de Diffusion-Advection-Réaction

Référence	Type de modèle considéré	Cas d'application	Objectif(s) de l'étude
Ault et al. 1999	Modèle continu en temps et en espace Transport larvaire par diffusion (marche aléatoire), nage active et advection par les courants Mouvement des autres stades advectif orienté par un indice d'habitat Modèle prédateur-proie structuré en âge	Populations de crevette rose et de truite tachetée de la baie de Biscayne en Floride	Présentation d'un modèle de dynamique de deux populations couplant le transport larvaire à un modèle hydrodynamique de circulation. Etudier les distributions spatiales de cohortes des deux populations.
Botsford et al. 1994	Modèle continue en temps et en espace Dispersion larvaire par diffusion et advection Autres stades sédentaires	Populations d'oursin rouge et de crabe Dungeness de la côte Pacifique des USA	Etudier l'influence des variations spatiales et temporelles des conditions environnementales (hydrologie) sur la dynamique de métapopulations.
Bertignac et al. 1998	Modèle avec diffusion et advection proportionnelle à un gradient d'indice d'habitat Réaction : mortalité par pêche et naturelle Modèle structuré en âge à recrutement constant	Population de bonite du Pacifique	Présentation d'un modèle de dynamique du thon où les migrations dépendent d'un indice environnemental basé sur la richesse en nourriture et la température de surface.
McCall 1990, Chap. 1	Modèle unidimensionnel continu en temps et en espace, avec migration par advection et diffusion Modèle de croissance logistique	Théorique, applicable à des petits pélagiques	Etudier la distribution spatiale d'une population avec sélection de l'habitat dépendant de la densité, et notamment les changements d'extension de son aire de répartition.
Mangel & Switzer 1998	Modèle unidimensionnel continu en temps et en espace, avec migration par advection et diffusion La dimension est dictée par la distance à la côte : le krill est transporté par les courants vers la côte. Krill : déplacement et prédation Pingouin : modèle stochastique structuré en âge Effort de pêche se déplaçant vers les fortes abondances de krill	Populations de krill et de pingouin Adélie de l'Antarctique	Etudier l'impact sur la population de pingouins (sur sa survie et le succès de la reproduction) d'une pêcherie qui exploite le krill. La flottille est contrôlée à la fois par la durée de la saison de pêche, un quota de capture correspondant et une capacité de capture limitée En raison de la complexité du modèle et du manque de connaissances sur plusieurs processus, tous les paramètres du modèle ne peuvent être réellement estimés, et les résultats consistent surtout en des analyses de sensibilité utiles pour orienter les recherches et les collectes de données.

Modèles de Diffusion-Advection-Réaction (suite et fin)

Référence	Type de modèle considéré	Cas d'application	Objectif(s) de l'étude
Maury 1998	Modèle continu en temps et en espace avec mouvement diffusif et advectif Dynamique d'une cohorte structurée en âge Advection dépendant de la favorabilité de l'habitat qui intègre l'abondance locale Dynamique de l'effort idéale libre limitée par le caractère «sédentaire» de la flottille Plusieurs échelles spatiales	Théorique avec application au thon albacore de l'Atlantique	Explorer la dynamique spatiale d'une population pélagique qui présente des migrations dépendant de l'environnement à grande échelle, et de la diffusion à petite échelle. ⁸ Etudier les incidences sur l'évaluation de ce type de stock
Mullen 1989	Modèle continu en temps et en espace Mouvement diffusif avec un coefficient saturant en fonction de l'abondance locale (compétition trophique entre les thons) Croissance logistique avec mortalité naturelle indépendante. Effort de pêche proportionnel à l'abondance locale, et dépendant des coûts et des prix	Théorique, calqué sur le thon albacore du Pacifique	Etudier les interactions entre les distributions spatiales de la ressource et de l'effort de pêche lorsque les conditions environnementales locales affectent à la fois la dynamique locale de la ressource et sa dispersion. Etudier en particulier ce qui se passe dans et autour d'une zone de forte productivité. L'exploitation se concentre où l'abondance est maximale, et qu'elle crée des « puits » qui se combleront par une immigration accrue. Cependant, immédiatement autour des zones d'abondance maximale, le modèle prévoit des minima locaux qui ne semblent pas correspondre à des faits connus.
Possingham & Roughgarden 1990	Modèle continu en temps et en espace avec diffusion des larves du large vers la côte et advection par les courants Taux d'établissement des larves diminue avec la concentration larvaire à la côte Autres stades sédentaires	Théorique avec un exemple calqué sur une population de balanes de la côte ouest des USA	Prédire la distribution spatiale de l'abondance d'une population avec un stade adulte côtier et une phase larvaire pélagique, et ce en fonction de la disponibilité de l'habitat côtier et des courants océaniques.
Sampson 1991	Modèle continu en espace (unidimensionnel : distance au port) sans mouvement de population L'abondance croît avec la distance au port Dynamique de l'effort	Théorique	Optimiser l'allocation spatiale de l'effort : l'abondance croît avec la distance au port, l'effort recherche les fortes abondances et les moindres coûts (moindre distance au port).
Sibert & Fournier 1994	Modèle continu en temps et en espace avec mouvements advectif et diffusif Modèle de capture	Théorique Simulations	Etudier la capacité du modèle et de la procédure d'estimation des paramètres à retrouver les valeurs correctes des paramètres de mouvement

⁸ Bien que la favorabilité soit liée au terme d'advection, sa modélisation en fonction de l'abondance locale la rend équivalente à un terme de diffusion avec coefficient densité-dépendant.

Modèles IBM

Référence	Type de modèle considéré	Cas d'application	Objectif(s) de l'étude
Dagorn 1994	Système multi-agent (SMA) – Vie artificielle Modèle à pas de temps journalier	Population de thons de l'Océan Indien	Décrire le comportement grégaire des thons de l'Océan Indien et le déplacement des bancs en fonction des conditions environnementales locales (température de surface). Apprentissage des règles pour reproduire des trajectoires connues de bancs de thons.
Guyomard 2001	Système multi-agent (SMA) – Vie artificielle Modèle à pas de temps journalier	Population d'espadon de l'Océan indien	Décrire le déplacement des espadons en fonction du paysage environnemental. Les stimuli environnementaux incluent la température de surface, mais aussi les structures hydrologiques océaniques (vortex, stratification, bathymétrie). Modéliser le comportement individuel à partir des résultats de marquages acoustiques Valider les simulations par comparaison aux données de pêche.
LePage 1997	Modèle IBM – Vie artificielle Modèle de reproduction et de mouvement dans un environnement artificiel. Deux stratégies : les obstinés (phylopatricité complète) et les opportunistes (recherche de conditions similaires à celles la naissance, mais pas nécessairement au même endroit).	Théorique	Etudier l'effet de la stratégie reproductive sur la viabilité de la population dans un environnement fluctuant. Les résultats montrent que la viabilité de la population est assurée dès lors qu'une faible proportion des individus est opportuniste.
Shin 1999	Modèle IBM Modèle écosystémique basé sur le spectre de taille		Etudier le rôle de la biodiversité dans la viabilité des écosystèmes marins. Explorer l'impact de zones marines protégées sur la bioiversité à partir du spectre de taille spatialisé.
Tyler & Rose 1994	Modèles DAR Modèles de métapopulation Modèles IBM		Synthèse bibliographique et réflexions sur la modélisation de populations vue sous l'angle d'un ensemble d'individus uniques vivant dans un environnement spatial hétérogène.
Tyler & Rose 1997	Modèle IBM à pas de temps journalier Dynamique de croissance, survie et mouvement d'une cohorte de juvéniles au cours de leur première année Modèle prédateur-proie		Décrire la dynamique d'une cohorte de larves, qui se nourrit de zooplankton et est mangée par un prédateur. L'environnement (quantité de zooplankton et de prédateur) est hétérogène. Etudier l'impact sur la survie des larves de cette hétérogénéité, des règles de déplacement des larves. Trouve qu'aucune des règles ne conduit à une stratégie stable du point de vue de l'évolution.

Annexe IV (§ II.4)

Construction du modèle spatio-temporel de la dynamique de population de lieu noir de l'ouest de l'Ecosse

Soit $N^{AB}(t)$ le vecteur d'abondance de la population par patch et par groupe d'âge au pas de temps t :

$$(A.IV.1) \quad {}^t N^{AB}(t) = \left(N_0^A(t), N_1^A(t), \dots, N_{n-1}^A(t), N_0^B(t), N_1^B(t), \dots, N_{n-1}^B(t) \right)$$

où n est le nombre de groupes d'âges et ${}^t N^{AB}(t)$ dénote le vecteur transposé de $N^{AB}(t)$.

Sous l'hypothèse d'un taux de recrutement constant à l'âge 1, l'évolution de $N^{AB}(t)$ peut être décrite par une matrice de Leslie L :

$$(A.IV.2) \quad N^{AB}(t+1) = L N^{AB}(t),$$

où L s'écrit en général :

$$L = \begin{pmatrix} L_A & Q_{BA} \\ Q_{AB} & L_B \end{pmatrix}$$

où les matrices par bloc L_A , L_B , Q_{AB} , et Q_{BA} correspondent respectivement à la survie et aux mouvements : a) des individus présents en A à t qui survivent et restent en A ; b) des individus présents en B à t qui survivent et restent en B ; c) des individus présents en A à t qui survivent et migrent vers B ; et d) des individus présents en B à t qui survivent et migrent vers A.

Pour construire la matrice L , on considère chaque saison séparément. On note $N^{AB}(t+l_i)$ l'abondance à la fin de la saison i , l_i étant la longueur de cette saison.

Première saison (janvier à avril)

Par convention, les individus changent d'âge juste après qu'ils soient comptés au début de l'année. La reproduction est supposée se produire avant toute autre source de mortalité, donc le nombre de jeunes de l'année à la fin de la première saison est :

$$N_0^A(t+l_1) = \sum_{a=5}^{10} b_a^* N_{a-1}^A(t)$$

où b_a^* est le coefficient de fécondité effectif à la fin de la première saison pour les individus d'âge a , c'est à dire que b_a^* intègre la mortalité naturelle des juvéniles pendant la première saison. La différence d'indices entre b_a^* et $N_{a-1}^A(t)$ provient de la convention pour le changement d'âge, ainsi les individus d'âge 4 à t ont 5 ans à $t+l_1$, donc ils se reproduisent.

Les autres groupes immatures sont confinées au patch B où ils sont exploités :

$$N_a^B(t+l_1) = N_{a-1}^B(t) \exp(-(F_1^B(a,t) + M)l_1), a = 1, \dots, 4$$

Les groupes matures sont d'abord confinés au patch A et exploités dans ce patch, puis une partie des individus migrent instantanément à la fin de la saison a) vers le patch B (fraction m), et b) vers le nord-est en dehors de la région (fraction e), si bien que les abondances s'écrivent :

$$\begin{cases} N_a^A(t+l_1) = N_{a-1}^A(t)(1-m-e) \exp(-(F_1^A(a,t)+M)l_1) \\ N_a^B(t+l_1) = N_{a-1}^A(t) m \exp(-(F_1^A(a,t)+M)l_1), \quad a=5,\dots,10 \end{cases}$$

On remarque que $m+e$ doit être inférieur à 1.

Deuxième saison (mai à décembre)

Les individus nés dans l'année subissent uniquement la mortalité naturelle. Ils migrent vers le patch B à la fin de l'année, si bien que :

$$N_0^A(t+1) = p_0 N_0^A(t+l_1),$$

où p_0 est le taux de survie des jeunes de l'année pendant la deuxième saison. A l'exception du groupe d'âge 4, les autres immatures restent dans le patch B :

$$N_a^B(t+1) = N_a^B(t+l_1) \exp(-(F_2^B(a,t)+M)l_2), a=1,\dots,3$$

A la fin de la saison, tous les futurs géniteurs migrent instantanément vers le patch A.

$$\begin{cases} N_4^A(t+1) = N_4^B(t+l_1) \exp(-(F_2^B(4,t)+M)l_2) \\ N_a^A(t+1) = N_a^A(t+l_1) \exp(-(F_2^A(a,t)+M)l_2) \\ \quad + N_a^B(t+l_1) \exp(-(F_2^B(a,t)+M)l_2), a=5,\dots,10 \end{cases}$$

Dynamique annuelle de la population

La population est comptée au début de l'année, lorsque les stades immatures et les géniteurs sont séparés, respectivement dans les patches B et A. L'abondance de la population peut être résumée par le vecteur $N(t)$ tel que :

$${}^t N(t) = (N_0^B(t), N_1^B(t), N_2^B(t), N_3^B(t), N_4^A(t), \dots, N_{10}^A(t))$$

au lieu du vecteur $N^{AB}(t)$ de l'équation (A.IV.1), et l'équation (A.IV.2) se simplifie en :

$$N(t+1) = LN(t),$$

où L est la matrice de Leslie suivante :

$$L = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & b_5 & \dots & b_{10} \\ p_1 & 0 & 0 & \dots & \dots & \dots & 0 \\ 0 & p_2 & 0 & & & & \vdots \\ 0 & 0 & \ddots & \ddots & & & \vdots \\ \vdots & & \ddots & \ddots & \ddots & & \vdots \\ 0 & & & 0 & \ddots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \dots & 0 & 0 & p_{10} & 0 \end{pmatrix}$$

avec :

$$\begin{cases} b_a = p_0 b_a^*, & a = 5, \dots, 10 \\ p_a = \exp(-(F_1^B(a, t)l_1 + F_2^B(a, t)l_2 + M)), & a = 1, \dots, 4 \\ p_a = (1 - m - e) \exp(-(F_1^A(a, t)l_1 + F_2^A(a, t)l_2 + M)) \\ \quad + m \exp(-(F_1^A(a, t)l_1 + F_2^B(a, t)l_2 + M)), & a = 5, \dots, 10 \end{cases}$$

b_a se trouve donc être le coefficient de fécondité effectif après un an. Le modèle peut être adapté pour d'autres courbes de maturité en modifiant la première ligne de la matrice de manière appropriée.

Annexe V

Etude de l'effet de l'allocation spatiale de l'effort de pêche sur la qualité des indices d'abondance – Protocole des simulations (§ III.3)

Ces simulations ont pour objectif d'explorer l'impact de l'allocation spatiale de l'effort de pêche et de la résolution spatiale des données commerciales sur le biais et la variance de l'indice global d'abondance de l'équation (III.11).

Les simulations comprennent plusieurs étapes :

- la simulation de réalisations de l'abondance ;
- la sélection des cellules sur la grille censée représenter l'allocation de l'effort de pêche ;
- le calcul à partir des CPUE individuelles simulées de la CPUE moyenne à la résolution spatiale souhaitée ;
- le calcul des moments de la distribution a posteriori de l'abondance.

Simulation de réalisations du processus d'abondance.

Le processus d'abondance $S(x)$ au point x est supposé Gaussien ; il se décompose en une moyenne régionale constante μ et ε_s une variation spatiale à petite échelle autocorrélée :

$$S(x) = \mu + \varepsilon_s(x), \text{ où } E(\varepsilon_s(x)) = 0.$$

On veut simuler le processus sur une grille de G cellules. Le but de la simulation n'est pas tant de reproduire les patrons spatiaux des données, que de garantir que chaque réalisation soit issue de la même distribution que celle qui a généré les données. Puisque ces simulations servent à explorer les propriétés de la distribution a posteriori issue de l'intégration des données commerciales, elles utilisent les paramètres de la distribution a posteriori obtenue à partir des données scientifiques, i.e. les estimations du krigeage ordinaire.

$\Sigma_{s|z}$ est une matrice symétrique définie positive $G \times G$, qui peut s'écrire comme un produit matriciel

$$\Sigma_{s|z} = \mathbf{L}\mathbf{L}^t,$$

où \mathbf{L} est une matrice triangulaire inférieure $G \times G$, qui s'obtient selon la décomposition de Choleski. \mathbf{S}_G est simulé à travers la relation (Bratley et al. 1987):

$$\mathbf{S}_G = E[\mathbf{S}_G | \mathbf{Z}_g] + \mathbf{L}\mathbf{E}$$

où \mathbf{E} est un G -vecteur de variables non corrélées, Gaussiennes et centrées-réduites.

La décomposition de Choleski permet aussi de calculer rapidement l'inverse de Σ_s si nécessaire. Pour des raisons de stabilité numérique, on passe en pratique par une décomposition en valeurs singulières de Σ_s qui revient au même.

Les réalisations du processus simulées par cette approche sont beaucoup plus variables spatialement que la carte des estimations du krigeage. En effet, le krigeage produit un lissage : de par son optimalité, il donne la carte qui passe au plus près en moyenne des données, mais une simulation reproduit mieux la variabilité estimée du processus. C'est la distinction entre l'estimation (le krigeage) et la prédiction (la simulation) d'un processus. De fait, on peut montrer que la variance d'une simulation est le double de la variance de krigeage (Journel 1977).

Les simulations réalisées sont des tirages d'une loi Gaussienne, et comportent parfois des valeurs négatives, en faible proportion (3% en moyenne). Les réalisations sont donc tronquées à 0. En conséquence, la moyenne globale des simulations vaut 349 qui est légèrement supérieur à l'estimation de l'espérance μ par la moyenne des données scientifiques, qui vaut environ 344. Le biais engendré par cette troncature sur les distributions a posteriori est faible en moyenne (quelques %), et il est légèrement plus élevé pour les allocations d'effort préférentielles que pour l'allocation aléatoire.

Allocation de l'effort.

Un modèle est nécessaire pour spécifier les probabilités de sélection d'une cellule pour chaque réalisation. Intuitivement, on imagine que le pêcheur n'est pas sensible à la valeur locale absolue de l'abondance, mais qu'il perçoit plutôt des gammes d'abondance, par ex. mauvais, moyen, bon. Dans ces simulations, 5 strates d'abondance croissante sont considérées qui reflètent la limite de perception des variations d'abondance. Les probabilités de sélection sont identiques pour les cellules d'une même strate, pour une réalisation donnée, ce qui peut représenter l'information imparfaite dont dispose le pêcheur (il ne distingue pas les variations d'abondance entre les cellules d'une même strate). De plus, **le modèle de sélection des cellules doit être consistant d'une réalisation à l'autre** sachant que l'abondance est susceptible de varier largement. On a opté pour un modèle où les probabilités de choisir une strate ne dépendent pas des abondances moyennes des strates, mais des abondances relatives, et ce d'une manière adimensionnelle.

Pour ce faire, les 875 cellules de la grille sont réparties dans 5 strates de 175 points chacune, en les ordonnant selon les valeurs de la réalisation. Ainsi, **pour chaque réalisation**, la première strate comprend les 20% de cellules présentant les abondances les plus faibles, et la cinquième les 20% de cellules avec les abondances les plus élevées. L'affectation des cellules dans les strates diffère donc à chaque réalisation. Soient les notations suivantes :

m_{sr}	abondance moyenne dans la strate s pour la réalisation r .
med_r	abondance moyenne de la strate médiane.
P_{\max}	rapport de la probabilité de sélectionner une cellule de la strate maximale sur la probabilité de sélectionner une cellule de la strate médiane.
Pr_{sr}	probabilité de choisir une cellule d'une strate s donnée pour la réalisation r .

Le seul paramètre de ce modèle est donc P_{\max} qui quantifie la préférence du pêcheur à se rendre dans une cellule de la strate la plus élevée par rapport à une abondance moyenne reflétée par la strate médiane. La probabilité Pr_{sr} de sélectionner une cellule quelconque d'une strate s donnée est alors proportionnelle à :

$$P_{sr} = \max\left(0, P_{med} + \frac{(P_{\max} - 1)}{\max(m_{sr}) - med_r}\right),$$

et s'obtient par :

$$Pr_{sr} = \frac{P_{sr}}{\sum_s P_{sr}}$$

Les probabilités de tirer chaque cellule pour une allocation donnée s'en déduisent en divisant Pr_{sr} par le nombre de cellules de chaque strate.

3 valeurs de P_{\max} sont considérées dans les simulations : 1 (allocation aléatoire), 2 (allocation préférentielle), et 10 (allocation fortement préférentielle). On notera que dans ce dernier cas, les

pêcheurs ne fréquentent quasiment que les deux strates aux abondances les plus élevées (Tableau A.VI.1).

Strate	Aléatoire	Préférence moyenne	Préférence forte
1	0.2	0.03	0
2	0.2	0.12	0
3	0.2	0.19	0.06
4	0.2	0.27	0.28
5	0.2	0.39	0.66

Tableau A.VI.1. Probabilités moyennes sur les 100 réalisations de sélectionner une cellule d'une strate donnée.

Pour une réalisation, chaque jeu de données est simulé en effectuant un tirage avec remise de 570 cellules avec les probabilités de tirer chaque cellule déduites de $\{\Pr_{sr}, s = 1, \dots, 5\}$. Chaque donnée est calculée comme la somme de la valeur locale de la réalisation et d'un terme aléatoire gaussien d'espérance nulle et de variance $\sigma_{\varepsilon_v}^2$ consistante avec l'équation (I.11) du § I.3.1. Cette variance est supposée égale à deux fois¹ l'effet de pépité estimé (voir l'analyse structurale des données scientifiques, § I.1.1), considéré correspondre à de l'erreur de mesure (variabilité du processus de capture). On s'assure ainsi que l'erreur d'observation des données commerciales simulées n'est pas inférieure à celle des données scientifiques. La procédure est un peu différente de celle utilisée pour les données commerciales réelles pour lesquelles il fallait prendre en compte l'effort à la fois dans le calcul de la CPUE individuelle, et dans celui de l'erreur d'observation associée dont la variance était inversement proportionnelle à l'effort. Ici, la CPUE simulée est standardisée dès le départ par rapport aux données scientifiques.

Calcul des CPUE par cellule/bloc.

A partir des données individuelles, on calcule la CPUE moyenne par cellule ou par bloc, correspondant à la variable \bar{Y}_b de l'équation (I.16) du § I.3.1. Compte tenu de la standardisation de l'effort, une moyenne simple est calculée. Pour ce qui est de la variance V_b utilisée pour le calcul de la distribution a posteriori (équation (I.17) du § I.3.1), le calcul doit tenir compte de la résolution spatiale. Lorsque cette dernière est dégradée par rapport à celle de la grille initiale, chaque élément de \bar{Y}_b est obtenu à partir de CPUE individuelles provenant de cellules distinctes mais appartenant à un même bloc. La valeur de la réalisation étant différente d'une cellule à l'autre, la variance de \bar{Y}_b comporte, outre l'erreur d'observation individuelle, un terme supplémentaire lié à la **variance du processus à l'intérieur du bloc**. Ce terme peut être vu comme une erreur d'observation qui prend en compte les différences d'abondance entre les cellules du bloc. Il quantifie le coût en imprécision lié à la dégradation de la résolution spatiale. Cette variance de dispersion est :

$$V_{rai}^{DISP}(\bar{Y}_i) = \frac{\sum_{j \in \text{bloc } i} \Pr_{raj} (\bar{Y}_{rai} - \bar{R}_{ri})^2}{\sum_{j \in \text{bloc } i} \Pr_{raj}},$$

¹ Cette valeur a été déterminée d'après la variabilité des données réelles.

où \Pr_{raj} est la probabilité de sélectionner la cellule j (parmi toutes les cellules de la grille) pour la réalisation r et l'allocation a , \bar{Y}_{rai} est la CPUE moyenne du bloc i pour la réalisation r et l'allocation a , et \bar{R}_{rai} est l'espérance de la CPUE sur le bloc i pour l'allocation a , conditionnellement à la réalisation r :

$$\bar{R}_{rai} = \frac{\sum_{j \in \text{bloc } i} \Pr_{raj} R_{rj}}{\sum_{j \in \text{bloc } i} \Pr_{raj}}$$

où R_{rj} est la valeur de la réalisation r du processus dans la cellule j .

V_{rai}^{DISP} dépend de l'allocation de l'effort du fait que les cellules d'un même bloc n'ont pas la même probabilité de sélection en cas d'allocation préférentielle de l'effort.

Finalement, pour une réalisation r et une allocation s données, la matrice de covariance conditionnelle V_b des CPUE simulées est diagonale $B \times B$ d'élément i égal à :

$$V(\bar{Y}_i) = \frac{V_{rai}^{DISP}(\bar{Y}_i) + \sigma_{\varepsilon_Y}^2}{Nb_i}$$

où $\sigma_{\varepsilon_Y}^2$ est la variance de l'erreur d'observation locale et Nb_i est le nombre de cellules du bloc i .

Calcul de la distribution a posteriori.

Pour chaque réalisation et chaque allocation, 100 jeux de données commerciales sont ainsi simulées et une distribution a posteriori est obtenue à partir de l'équation (I.17) du § I.3.1. La distribution étant gaussienne, elle est entièrement décrite par son espérance et sa matrice de covariance. L'espérance peut être représentée sous forme de carte, ainsi que la diagonale de la matrice de covariance.

Annexe VI (§ IV.2)

Exemples de ZMP référencés dans la littérature

Références	Réserve	Ecosystème / Biotope	Objectifs de gestion	Histoire de la réserve	Taille ¹	Niveau de contrôle	Contrôle/Gestion
Zones tropicales - Philippines							
Alcala 1988 Russ & Alcala 1999	Sumilon Island Philippines	récif corallien	conservation, éducation, recherche, préservation des ressources pour les résidents, tourisme	1974-1984 : pêche interdite dans la réserve 1988-1992 : pêche interdite sur tout le récif 1992-1998 : pêche autorisée partout	12.5 ha	1974-1984 : pêche illégale dans la réserve 1984-1985 : pêches destructrices ² illégales sur tout le récif 1988-1992 : bon contrôle 1992 : pêche intensive	administration locale et université, mais pas par les résidents
Alcala 1988	Apo Reef, Philippines	récif corallien	conservation, éducation, recherche, préservation des ressources pour les résidents, tourisme	1982-1985 : réserve informelle 1986- : réserve + parc autour protection totale dans la réserve interdiction des pêches destructrices sur le reste du récif et pêche réservée aux résidents	10 ha dans une zone de 680 ha	bon contrôle	1982-1985 : résidents 1986- : résidents, administration, université et armée
Alcala 1988	Calauit Game Preserve and Wildlife Sanctuary Philippines	récif corallien herbiers mangrove	protection des habitats, des dugongs et des tortues	réserve depuis les années 1980 : pêche vivrière pour gestionnaires du parc	900 ha	bon contrôle	résidents, administration locale, fondation privée
Alcala 1988	El Nido, Philippines	récif corallien	tourisme	réserve depuis 1985 : interdiction des pêches destructrices et des captures de dugongs et de tortues	10000 ha	bon contrôle	résidents, administration locale, organisation privée
Alcala 1988	Carbin, Balicasag Philippines	récif corallien	non spécifié	réserve depuis les années 1980	10 et 8 ha	bon contrôle	résidents, administration locale

¹ surface de la partie marine de la zone, le cas échéant

² pêche à l'explosif, muro-ami (pêche où les pêcheurs rabattent le poisson vers une grande poche en tapant sur le corail avec des pierres), pêche au poison, pêche électrique

Références	Réserve	Ecosystème / Biotope	Objectifs de gestion	Histoire de la réserve	Taille ³	Niveau de contrôle	Contrôle/Gestion
Zones tropicales – Zone Caraïbe							
Rakitin & Kramer 1996 ; Chapman & Kramer 1999, 2000	Barbade, Antilles	récif corallien	préservation des ressources et de l'environnement	réserve depuis 1981 : pêche interdite sauf filets à petits pélagiques	130 ha	un peu de braconnage (lignes, chasse)	commission de conservation (ministère du tourisme et de l'environnement)
Chiappone et al. 2000 ; Chiappone & Sealey 2000 ; Stoner & Ray 1996	Exuma Cays Land and Sea Park, Bahamas	récif corallien	préservation du patrimoine naturel	1958-1986 : pêche modérée autorisée 1986- : pêche interdite	442 km ²	un peu de braconnage	ONG depuis 1958 gardien depuis 1989 bénévoles et armée
Ehler & Basta 1993 ; Chiappone et al. 2000	Florida Keys	récif corallien	non spécifié	interdiction des casiers depuis 1980 sanctuaire marin national depuis 1990 : quotas et tailles minimales de capture deux espèces protégées depuis 1990 comprend des réserves écologiques où la pêche est interdite	9515 km ²	non spécifié	administration fédérale
Chiappone et al. 2000	Parque Nacional del Este, Rép. dominicaine	récif corallien	non spécifié	parc national depuis 1975	120 km ²	pêche artisanale (chasse, lignes, casiers)	--
Davis 1977	Fort Jefferson, Dry Tortugas, Floride	récif corallien	préservation du patrimoine naturel	monument national depuis 1935 : pêche récréative modérée autorisée (langouste)	190 km ²	non spécifié	non spécifié
Davis 1977 Davis & Dodrill 1989	Everglades, Floride	mangrove herbier	préservation du patrimoine naturel protection des nourriceries de langouste	parc national depuis 1947 pêche commerciale interdite en 1951 pêche récréative modérée autorisée (langouste) sanctuaire sur les nourriceries de langouste depuis 1980	950 km ²	non spécifié	administration fédérale des parcs
Gitschlag 1986	Tortugas shrimp sanctuary	nourricerie à crevettes	protection des nourriceries de crevette rose	sanctuaire depuis 1980 : interdiction du chalutage	Fig. 2 de l'article	non spécifié	administration fédérale

³ surface de la partie marine de la zone, le cas échéant

Références	Réserve	Ecosystème / Biotope	Objectifs de gestion	Histoire de la réserve	Taille ⁴	Niveau de contrôle	Contrôle/Gestion
Zones tropicales – Zone Caraïbe (fin)							
Jonhson et al. 1999	Merritt Island, Florida	zone estuarienne	-conservation du patrimoine -sécurité : proximité du centre spatial	-refuge de Merritt Island : accès public -22% du refuge fermé depuis 1962 : tout accès interdit	-180 km ² -40 km ²	bon contrôle	administration fédérale
Arias-Gonzales 1998	Sian Ka'an, Mexique et Belize, mer Caraïbe	récif corallien	préservation du patrimoine naturel et des habitats	réserve de biosphère depuis 1986 : usage restreint des harpons et des filets, mais 10 licences commerciales autorisées (langouste, requin, crabe)	120 km ² + 37 km ² depuis 1998	non spécifié	non spécifié
Zones tropicales – Zone Océan Indien							
Epstein et al. 1999	Eilat Coral Beach Reserve	récif corallien	préservation de l'habitat tourisme	réserve depuis 1992 ; accès aux scientifiques (à la nage !)	1.6 ha	bon contrôle	administration des parcs nationaux
McClanahan et al. 1999	Kisite, Kenya-Tanzanie	récif corallien	non spécifié	parc national marin depuis 1974 : pêche interdite	10 km ²	patrouilles régulières	administration du parc
McClanahan et al. 1999	Chumbe Island, Zanzibar	récif corallien	non spécifié	parc depuis 1974 : pêche interdite	0.5 ha	patrouilles régulières	administration du parc
McClanahan & Kaunda-Arara 1996	Mombasa, Kenya	récif corallien herbier		2 sites en réserve depuis 1970 parc national marin (PNM) depuis 1987, mais pêche interdite seulement depuis 1991 réserve marine au sud du PNM plus récente : pêche traditionnelle tolérée	n.s. 10 km ² 15 km ²	bon contrôle braconnage surtout en 1991, réduit depuis août 1992 peu à peu respecté	administration du parc
Letourneur 1996	Mayotte	récif corallien	préservation des ressources exploitées	réserve depuis 1990, effective depuis 1992	4.5 km ²	non spécifié	service des pêches

⁴ surface de la partie marine de la zone, le cas échéant

Références	Réserve	Ecosystème / Biotope	Objectifs de gestion	Histoire de la réserve	Taille ⁵	Niveau de contrôle	Contrôle/Gestion
Zones tropicales – Zone Océan Indien (fin)							
Jennings et al. 1996	Cousin Island, Seychelles	récif corallien et granitique	préservation des ressources pour la pêche et pour le tourisme protection de l'habitat, des tortues et des oiseaux	réserve spéciale depuis 1968 : protection totale	1.2 km ²	plus de braconnage depuis 1990	Bird Life International gardien
Jennings et al. 1996	Ste Anne, Seychelles	récif corallien et granitique	préservation des ressources pour la pêche et pour le tourisme	parc national marin depuis 1973 : pêche interdite sauf aux résidents tourisme (plongée autorisée)	10 km ²	bon contrôle depuis 1975, mais du braconnage	gouvernement
Jennings et al. 1996	Baie Ternay, Seychelles	récif corallien	préservation des ressources pour la pêche et pour le tourisme	parc national marin depuis 1979	0.8 km ²	peu de contrôle	gouvernement
Jennings et al. 1996	Curieuse, Seychelles	récif granitique	préservation des ressources pour la pêche et pour le tourisme	parc national marin depuis 1979	10.8 km ²	bon contrôle de jour, amélioration en 1995	gouvernement

⁵ surface de la partie marine de la zone, le cas échéant

Références	Réserve	Ecosystème / Biotope	Objectifs de gestion	Histoire de la réserve	Taille ⁶	Niveau de contrôle	Contrôle/Gestion
Zones tropicales – Pacifique et autres							
Gribble & Robertson 1998	Grande Barrière de Corail, Australie	récif corallien	protection du patrimoine naturel en autorisant une exploitation durable de la région	parc national comprenant un plan de zonage de la partie nord depuis 1985 : pêche restreinte à certaines zones pêche interdite dans 10% de la zone partie nord interdite à la pêche depuis 1985	348700 km ² 10000 km ²	chalutages occasionnels dans la zone interdite	survol de jour irréguliers par l'administration du parc (Great Barrier Reef Marine Park Authority) et celle des pêches
Wantiez et al. 1997	Lagon sud-ouest de Nouméa : Amédée Signal Larégnère Maître Bailly	récifs coralliens sauf Bailly (rocheux)	protection du patrimoine naturel	réserves provinciales depuis 1989 : pêche interdite	2.8 km ² 4.3 km ² 8.5 km ² 9 km ² 1.5 km ²	non spécifié	administration de la province
Holland et al. 1996	Coconut Island, Hawaï	récif corallien	préservation du patrimoine naturel et des ressources	réserve depuis 1966 : pêche interdite	13.7 ha	bon contrôle	non spécifié

⁶ surface de la partie marine de la zone, le cas échéant

Références	Réserve	Ecosystème / Biotope	Objectifs de gestion	Histoire de la réserve	Taille ⁷	Niveau de contrôle	Contrôle/Gestion
Zones tempérées - Méditerranée⁸							
Bell 1983	Banyuls-Cerbère	récif rocheux	préservation du patrimoine naturel et recherche	réserve depuis 1974 : chasse sous-marine interdite zone centrale : toute pêche interdite depuis 1979	6.5 km ² ca. 1.5 km ²	non spécifié	administration de la région
Garcia-Rubes & Zabala 1990	îles Medes	récif rocheux	préservation du patrimoine naturel	réserve depuis nov. 1983 : pêche interdite, plongée autorisée	2 ha	non spécifié	non spécifié
Harmelin et al. 1995	Carry-le-Rouet	récif rocheux et herbiers	protection de l'environnement marin	réserve depuis 1982 : pêche, ancrage et plongée interdites	85 ha	non spécifié	non spécifié
Francour 1994	Scandola	récif rocheux et herbier	protection de l'environnement marin et recherche	réserve naturelle (plongée interdite partout) comprenant une réserve intégrale et une zone partiellement protégée autour (pêche professionnelle et tourisme autorisés)	10 km ²	non spécifié	administration du parc naturel régional
Ciriaco et al. 1998	Miramare, Italie	côte rocheuse	conservation, recherche et éducation	non spécifié	121 ha	non spécifié	WWF Italie
Zones tempérées - Pacifique							
Yamasaki & Kuwahara 1990	Kyoto	n.s.	réhabilitation du stock de crabe Zuwai	réserve établie en 1983, pêche interdite depuis 1985	13.7 km ²	non spécifié	non spécifié
Armstrong et al. 1993	Baie de Bristol, mer de Bering	n.s.	protection des juvéniles de crabe et de flétan	sanctuaire jusqu'en 1981 : interdiction permanente du chalut de fond zone plus petite fermée depuis 1986 : interdiction permanente de tout chalut	160-165°W et 55-58°N 160-162°W et 56-58°N	non spécifié	non spécifié
Wallace 1999	Vancouver Island, province	n.s.	protection des invertébrés	réserve provinciale depuis 1990 : pêche des invertébrés interdite	n.s.	bon contrôle	surveillant en permanence
Wallace 1999	Vancouver Island, prison	n.s.	accès interdit à cause de la prison	accès interdit depuis 1958	n.s.	bon contrôle	surveillé en permanence

⁷ surface de la partie marine de la zone, le cas échéant

⁸ voir d'autres exemples dans Badalamenti et al. (2000), Tableau 1

Références	Réserve	Ecosystème / Biotope	Objectifs de gestion	Histoire de la réserve	Taille ⁹	Niveau de contrôle	Contrôle/Gestion
Zones tempérées – Pacifique							
Ehler & Basta 1993 ; Engel & Kvitek 1998 ; Paddock & Estes 2000	Monterey Bay, Californie ¹⁰	forêt de kelp	préservation du patrimoine naturel et recherche	sanctuaire marin national depuis 1992, comprend : -Hopkins Marine Life Refuge : pêche interdite depuis 1984 -Pt Lobos State Reserve : pêche interdite depuis 1973 -Big Creek Marine Ecological Reserve : pêche interdite depuis 1994 -Zone des 3 mn : interdiction du chalutage	15743 km ² 2 km ² 4 km ² 32 km ²	braconnage régulier dans toutes les réserves dérogations depuis 1970 pour le chalutage dans les 3 mn	California Department of Fish and Game Université de Californie
Murray et al. 1999	Orange County, Californie	côte rocheuse	préservation du patrimoine naturel et recherche	7 refuges et 1 réserve écologique établis entre 1968 et 1973 1 refuge établi en 1994 toute pêche interdite	environ 20 km de côte	peu de contrôle beaucoup de collecte d'animaux	gardiens de parc en théorie
Castilla & Bustamante 1989	Las Cruces, Chili	côte rocheuse	recherche	fermeture à tout accès public depuis 1982	44 ha	non spécifié	université
McCormick & Choat 1987 Kelly et al. 2000	Leigh, N ^{elle} -Zélande	forêts de kelp et laminaires et zones à oursins	n.s.	réserve depuis 1977 : pêche interdite	549 ha	bon contrôle	non spécifié
Kelly et al. 2000	Tawharanui, N ^{elle} -Zélande		n.s.	parc marin depuis 1984 : pêche interdite	350 ha	non spécifié	non spécifié
Kelly et al. 2000	Cathedral Cove & Tuhua, N ^{elle} -Zélande		n.s.	réserves depuis 1995 : pêche interdite	n.s.	non spécifié	non spécifié
Edgar & Barrett 1997, 2000	Maria Island Ninepin Pt (Tasmanie)	côte rocheuse	préservation de l'habitat laboratoire naturel réserves de ressources	réserves depuis 1991 : pêche interdite	7 km de côte 1 km de côte	un peu de braconnage	non spécifié

⁹ surface de la partie marine de la zone, le cas échéant

¹⁰ ces auteurs recensent 103 zones marines protégées en Californie

Références	Réserve	Ecosystème / Biotope	Objectifs de gestion	Histoire de la réserve	Taille ¹¹	Niveau de contrôle	Contrôle/Gestion
Zones tempérées – Pacifique et Afrique du Sud							
Edgar & Barrett 1997, 2000	Tinderbox Governor Island (Tasmanie)	côte rocheuse	plaisance (plongée)	réserves depuis 1991 : pêche interd	2 km de côte 1 km de côte	un peu de baconnage	non spécifié
Buxton & Smale 1989	Tsisikamma, Afrique du Sud	côte rocheuse exposée	non spécifié	réserve établie en 1964	300 km²	non spécifié	non spécifié
Bennett & Attwood 1991 ; Attwood & Bennett 1994	De Hoop, Afrique du Sud	côte rocheuse et sableuse exposée	protection des ressources	réserve établie en 1986 : pêche interdite avant, certaines zones privées (pêche limitée aux propriétaires) et d'autres publiques	46 km de côte	non spécifié	non spécifié
Zones tempérées – Atlantique							
Rogers 1997	Lundy Island, Canal de Bristol, Royaume-Uni	non spécifié	protection de l'environnement et de sites archéologiques	seule réserve où toute pêche est interdite au Royaume-Uni (depuis 1986)	63 ha	bon contrôle	non spécifié
Rogers 1997	autres ZMP, Royaume-Uni	non spécifié	protection des ressources	interdiction des : -engins traînants et/ou sennes -ou des filets fixes et dérivants	non spécifié	non spécifié	administration des pêches Comités locaux des pêcheries
Rogers 1997	Logan Bay et zone côtière des 12 mn à l'est de la mer d'Irlande	non spécifié	protection des frayères et nourriceries de hareng	interdiction permanente de la pêche au hareng depuis 1980	non spécifié	non spécifié	administration européenne
Rogers 1997	Côte sud-ouest de l'Angleterre	non spécifié	protection des zones d'hivernage et des nourriceries de maquereau	ZMP depuis 1981, étendue en 1989 : interdiction d'avoir plus de 15% de maquereau dans les captures capture du maquereau seulement au filet maillant ou à la ligne	67000 km²	non spécifié	administration européenne

¹¹ surface de la partie marine de la zone, le cas échéant

Références	Réserve	Ecosystème / Biotope	Objectifs de gestion	Histoire de la réserve	Taille ¹²	Niveau de contrôle	Contrôle/Gestion
Zones tempérées – Atlantique (fin)							
Rogers 1997	plusieurs ZMP au Pays de Galles	non spécifié	protection des nourriceries de bar	ZMP depuis 1994 : diverses restrictions à la pêche en mer du bar	non spécifié	non spécifié	administration des pêches
Jennings 1999 Horwood et al. 1998	box à tacaud norvégien, mer du Nord	plateau continental	protection des juvéniles de Gadoïdes		95000 km ²		
Sanchez & Trujillo 1999	ZMP à merlu ¹³ , La Corogne Asturies (Espagne)	plateau continental nourricerie de merlu	protection des juvéniles de merlu de l'année	ZMP établies en : 1983 : interdiction du chalut au 4 ^{ème} trimestre et depuis 2000 de sept. à mars 1996 : interdiction du chalut de septembre à mars	2000 km ² , étendue en 2000 560 km ²	non spécifié	administration des pêches
Anonyme 1999 Pastoors et al. 2000	Box à plie, mer du Nord	fonds sableux	réduire la mortalité des juvéniles de plie	ZMP établie en 1989 : chaluts à perche et otter trawls de puissance >300cv interdits d'avril à août (1989-1993), puis d'avril à décembre (1994), puis toute l'année depuis 1995 taille minimale de capture	38000 km ²	non spécifié	administration des pêches
Halliday 1988 ; Bishop & Brodie 1997	Plateau scotian, Canada	n.s.	protection de la reproduction de l'églefin protection des nourriceries	interdiction de la pêche démersale et benthique de mars à avril depuis 1970 modifications successives des périodes de fermeture fermeture permanente d'une zone depuis 1990	n.s. Fig. 2 de Halliday (1988)	n.s.	n.s.

¹² surface de la partie marine de la zone, le cas échéant

¹³ de nouvelles zones ont été fermées en 2000

Annexe VII (§ IV.3)

Etudes empiriques référencées dans la littérature

Protocole expérimental

Référence	Espèces observées	Moyen d'observation	Echelles d'observation		Variables observées	Design et taille de l'échantillon
			spatiale	temporelle		
Zones tropicales - Philippines						
Alcala 1988 (Russ 1984, 1985)	poissons de récif corallien	comptages visuels sous-marins	Sumilon, Apo réserve, Apo non réserve et Balicasag	n.s.	abondance et biomasse par espèce richesse spécifique	n.s.
Alcala 1988 (Alcala 1980, 1981)	poissons de récif corallien	CPUE de pêcheurs traditionnels	-Sumilon non réserve -Apo non réserve -Pamilacan non réserve	déc. 1985 à déc. 1986	capture par espèce, engin et temps de pêche	-Sumilon exhaustif -Apo enquêtes -Pamilacan : 2j/mois
Alcala & Russ 1990	poissons de récif corallien	comptages visuels sous-marins	-Sumilon réserve et non réserve, Apo réserve et non réserve -1 station = 1 zone de 875 m² (50x17.5m)	déc. 1983 et déc. 1985	densités de 80 espèces (15 familles) (exhaustif)	6 stations-réplicats sur le tombant à chaque site et chaque période
Alcala & Russ 1990	poissons de récif corallien	CPUE de pêcheurs traditionnels	Sumilon	1) 1976-août 1984 2) déc. 1985 à déc. 1986	capture par espèce, engin et temps de pêche	1) 6j/mois 2) exhaustif
Russ & Alcala 1996a, b et 1998a, b	poissons de récif corallien	comptages visuels sous-marins	-Sumilon réserve et non réserve, Apo réserve et non réserve -1 station= 1 zone de 50x20m	déc.83, 85, 88, et 90-93	richesse spécifique densité de 178 espèces (18 familles), longueur individuelle (exhaustif)	6 réplicats par site et par année (mêmes stations d'une année à l'autre, à 10m près)
Zones tropicales – Zone Caraïbe						
Rakitin & Kramer 1996	poissons de récif corallien	1) pêche au casier (avec relâcher) 2) comptages visuels sous-marins	-dedans (5 récifs) /dehors (8 récifs) la réserve de la Barbade -1 station= 1 zone de 240 m²	août et déc. 1992	1) capture par espèce et longueur individuelle 2) nombre par espèce et classe de longueur 89 espèces (36 familles)	1) 2 à 5 casiers par récif 2) 2 ou 3 stations par récif selon la taille du récif (1 par biotope)
Chapman & Kramer 1999	poissons de récif corallien	comptages visuels sous-marins	-2 récifs dans la réserve, 2 récifs en dehors -1 station=20x20m²	nov. 1995 – juin 1996	densité par classe de longueur par espèce (38 espèces exploitables)	-3 réplicats par station -5 stations par récif, échelonnées le long de la côte
Chapman & Kramer 1999	poissons de récif corallien	observations sous-marines	-idem ci-dessus -1 transect=14m	juin 1996	compositions biotique et abiotique, rugosité du substrat, profondeur	3 transects par station, mesures tous les 20 cm

Référence	Espèces observées	Moyen d'observation	Echelle d'observation		Variables observées	Design et taille de l'échantillon
			spatiale	temporelle		
Zones tropicales – Zone Caraïbe (suite)						
Chapman & Kramer 2000	poissons de récif corallien	marquages-recaptures et recaptures visuelles	-2 récifs dans la réserve, 2 récifs en dehors -1 station=20x20m²	fév. – mai 1996	1443 poissons marqués et mesurés (35 espèces) recaptures par casier recaptures visuelles : comptages par station	1 casier au centre de chaque station pour marquages et recaptures
Chiappone & Sealey 2000 (Sluka et al. 1997)	poissons de récif corallien (Serranidés)	comptages visuels sous-marins	-55 sites le long des Exuma Cays (sur 90 km) dans la réserve et en dehors -1 station=1 transect de 20x5m	1995	richesse spécifique, densité, biomasse (8 espèces de Serranidés dont 1 exploitée)	10 transects par site (3 habitats par site)
Chiappone et al. 2000	poissons de récif corallien (Serranidés)	comptages visuels sous-marins	-3 zones dans Exuma Cays : deux avec pêche modérée, une dans la réserve -2 zones avec pêche intensive/peu de gestion (Cuba, Rép. Dominicaine) -1 zone avec pêche intensive encadrée (Florida Keys) -1 station=1 transect de 20x5m	1995-1997	densité, biomasse (8 espèces de Serranidés dont 1 exploitée)	-10 à 20 transects par site dans sites à fond dur, plusieurs sites par zone (Tableau 1 de l'article) -10 transects par site dans les Exuma Cays -en tout 70 sites et 958 transects
Davis 1977	langouste (<i>Panulirus Argus</i>)	casiers comptages visuels sous-marins marquages-recaptures	-3 sites : réserve, zone 1 à pêche récréative, zone 2 à pêche commerciale -1 station=20 casiers pendant 2 nuits	avril 1971-mars 1974 (début de la saison de reproduction, fin de la saison de pêche)	-nb. par casier, longueur et sexe par individu, condition reproductive pour chaque femelle -nb. de terriers occupés et vides, abondance par terrier -profondeur et position au marquage	-réserve : 9 stations -zone 1 : 19 stations -zone 2 : 8 stations -2 répliquats par station et par année (entre 1 e 10 jours d'intervalle)
Davis & Dodrill 1989	langouste (<i>Panulirus Argus</i>)	-captures manuelles -marquages-recaptures	7 sites de marquage dans le parc des Everglades	1) chaque mois de juin 78-août 79 2) chaque semaine	1) longueur, sexe, condition reproductive, condition de mue 2) température et salinité	7 sites x 14 mois

Référence	Espèces observées	Moyen d'observation	Echelle d'observation		Variables observées	Design et taille de l'échantillon
			spatiale	temporelle		
Zones tropicales – Zone Caraïbe (suite)						
Davis & Dodrill 1989	langouste (<i>Panulirus Argus</i>)	enquêtes	dans le parc	1979-1980	nombre et longueur des captures et effort de la pêche récréative	n.s.
Gitschlag 1986	crevette rose (<i>Peneus duorarum</i>)	-captures par chalut -marquages et recaptures commerciales	-différents sites de marquage dans la zone -4 sites principaux de relâcher dont 1 dans le sanctuaire	nov. 1982-mars 1983	-longueur et sexe pour chaque échantillon de capture scientifique -mouvements -effort de pêche commercial en nb de jours et position sur une grille	~10000 marquages par mois (42129 crevettes marquées)
Stoner & Ray 1996	lambi (<i>Strombus gigas</i>)	comptages visuels sous-marins : 1) tuba 2) plongée	-dans la réserve des Exuma Cays 1) 1 station=1 transect de 4km sur 6 m 2) 7 strates de profondeur le long des transects	1994	1) nb d'adultes et nb d'agrégats et leur position 2) nb d'adultes et longueur pour un échantillon de 50 ind./strate de profondeur	1) 12 transects (28 ha observés) 2) 6 transects avec 7 profondeurs (36 plongées)
Stoner & Ray 1996	lambi (<i>Strombus gigas</i>)	comptages visuels sous-marins	dans la réserve des Exuma Cays et en dehors	-réserve : chaque été de 88 à 94 -en dehors : en 91	-nb d'agrégats de juvéniles et leur position -zone couverte par les agrégats	n.s.
Stoner & Ray 1996	lambi (<i>Strombus gigas</i>)	chalutages de plancton	-dans la réserve des Exuma Cays et en dehors -côté banc : 1 strate de prof. côté large : 3 strates de prof.	-juin à août 5 dates en 93 3 dates en 94 -traits de 15'	-nb de larves/10m ³ d'eau -longueurs sur un sous-échantillon de 10% (3 classes de longueur)	dans chaque site : 2 stations côté banc et 2 stations côté large
Arias-Gonzales 1998	poissons de récif corallien	comptages visuels sous-marins	3 sites : 2 semi-protégés et 1 non protégé 3 biotopes par site : arrière-récif (8m), récif (2m) et tombant extérieur (20-30m)	mars, mai et juillet 1997	richesse spécifique, densité et longueur par espèce	n.s.

Référence	Espèces observées	Moyen d'observation	Echelle d'observation		Variables observées	Design et taille de l'échantillon
			spatiale	temporelle		
Zones tropicales – Zone Caraïbe (fin)						
Johnson et al. 1999	poissons	captures au trémail	-3 sites protégés (dans la partie interdite) et 3 sites exploités -chaque site est divisé en cellules de 1/3'x1/3'	chaque mois de nov. 86 à oct. 88, 4fs/an de nov. 88 à jan. 90	-nombre de poissons et taille par espèce (50 espèces observées, 26 familles) -profondeur, température de surface, nature et couverture végétale du substrat	-cellules tirées aléatoirement pour chaque site et chaque période : 653 opérations de pêche -mensurations de 25 poissons par espèce et par opération de pêche
Johnson et al. 1999	poissons	marquages-recaptures	dans le refuge	nov. 86-avril 88	-nombre de poissons -position ,date et taille par individu	12949 poissons marqués (14 espèces)
Zones tropicales – Zone Océan Indien						
Epstein et al. 1999	corail	observations sous-marines	-3 sites : 2 ouverts au public et 1 à usage scientifique -1 zone de 400m² par site quadrats de 1 m² par zone	avril-mai 1998	-hauteur, longueur et largeur des colonies de corail -état de dégradation -% des parties mortes	-48 et 51 quadrats dans les 2 sites ouverts -69 quadrats dans la réserve
McClanahan & Kaunda-Arara 1996	poissons de récif corallien	comptages visuels sous-marins	-7 sites dont 2 réserves et 5 non protégés -1 transect=500m²	mai 1988-déc. 1994	densité et classe de longueur par famille (8 familles + 1 groupe divers)	-8 transects par réserve -18 à 20 transects dans les autres sites
McClanahan & Kaunda-Arara 1996	poissons de récif corallien	captures des pêcheurs	zone adjacente à la réserve	jan. 1991-déc. 1994 (8 mois avant création du parc, 24 mois après)	-captures mensuelles et nb de bateaux et de pêcheurs -surface exploitée	plus ou moins exhaustif (n.s.)
McClanahan et al. 1999	faune benthique de récif corallien	observations sous-marines	-3 zones non protégées avec 4, 4 et 2 sites par zone -2 zones protégées avec chacune 2 sites -1 site=100x30m² -1 station=1 transect aléatoire	1996	-type de macrofaune benthique (9 catégories) -taille de la couverture -nb de genres de corail	9 stations de 10m par site

Référence	Espèces observées	Moyen d'observation	Echelle d'observation		Variables observées	Design et taille de l'échantillon
			spatiale	temporelle		
Zones tropicales – Zone Océan Indien (fin)						
McClanahan et al. 1999	oursins de récif corallien	comptages visuels sous-marins	-idem ci-dessus -1 station=1 quadrat de 10m²	1996	densité par espèce	9 stations par site
McClanahan et al. 1999	poissons de récif corallien	comptages visuels sous-marins	-idem ci-dessus -1 station=1 transect circulaire de 100x5 m²	1996	-densité par espèce et par classe de longueur -richesse spécifique	2 stations par site
Letourneur 1996	poissons de récif corallien	comptages visuels sous-marins	-2 sites (passes), l'un exploité, l'autre en réserve -1 quadrat=50x4m²	fév.-mars 1995	-richesse spécifique -densité par espèce -taille des espèces exploitées (239 espèces de 41 familles)	-3 stations par site, réparties le long de la passe, sur le tombant -1 station=3 quadrats
Jennings et al. 1996	poissons de récif	comptages visuels sous-marins	-4 réserves -1 station=1 zone circulaire de 7 m de rayon	n.s.	-nb et taille par espèce -richesse spécifique (115 espèces de 16 familles)	16 stations par site réparties de 3 à 13 m de profondeur
Zones tropicales – Pacifique et autres						
Wantiez et al. 1997	poissons de récif corallien	comptages visuels sous-marins	-5 réserves -lagon non protégé -1 station=2 transects perpendiculaires de 50m	1985-1990 et 1994 1990 et 1994	-nb et taille par espèce -richesse spécifique (205 espèces importantes, 20 familles)	-28 et 16 stations -6 stations
Holland et al. 1996	carangue bleue	marques acoustiques	animaux capturés et relâchés dans la réserve de Coconut Island	suivi pendant 120h	position et date	5 m. acoustiques : suivi toutes les 15'
Holland et al. 1996	carangue bleue	marquages-recaptures	animaux capturés et relâchés dans la réserve de Coconut Island	marquages en août-déc. 91	position et date de recapture	410 individus marqués (de 17 à 73 cm)

Référence	Espèces observées	Moyen d'observation	Echelle d'observation		Variables observées	Design et taille de l'échantillon
			spatiale	temporelle		
Zones tempérées - Méditerranée						
Bell 1983	poissons de roche	comptages visuels sous-marins	-2 sites : dans la réserve et en dehors -2 strates de profondeur -1 station=1 transect de 150x4 m²	20 oct-15 déc. 1980	-richesse spécifique -densité et classe de longueur (3 catégories) par espèce (35 espèces observées)	8 stations par site et par strate de profondeur
Garcia-Rubies & Zabala 1990	poissons de roche	comptages visuels sous-marins	-1 site dans la réserve et 2 sites adjacents à la réserve -1 station=1 transect de 50x5 m²	juil.-août 88	classe de densité (8) et classe de longueur (3) par espèce (44 espèces rencontrées)	-réserve : 3 prof., autres sites : 2 profondeurs -5 stations par site et par profondeur
Francour 1994	poissons de substrat rocheux et herbiers	comptages visuels sous-marins	-3 zones : réserve intégrale, zone semiprotégée et zone non protégée -1 station=1 transect de 20x2m dans les herbiers, 1 zone circulaire de 10 à 15 m sur le substrat rocheux	8 expériences de 1988 à 1992, 3 en hiver, 5 en été	abondance par classe de longueur (petit, moyen, large) (28 espèces les plus communes)	-2 stations dans la réserve intégrale, 3 dans la zone semiprotégée et 2 en zone nonprotégée - >20 réplicats par station
Dufour et al. 1995	poissons de roche	comptages visuels sous-marins	-2 sites : dans la réserve et en dehors -2 strates de profondeur -1 station=1 transect de 50x4 m²	1992	-densité (5 classes de densité pour les bancs), classe de longueur (3) par espèce -profondeur, rugosité, nature du substrat (41 espèces observées)	3 stations par site et par strate de profondeur
Harmelin et al. 1995	poissons de roche	comptages visuels sous-marins	-2 sites : réserve et site adjacent non protégé -1 station=1 transect de 25x5 m² -1 quadrat =1 m²	2 fs/saison entre 1990 et 1993	-densité (6 classes de densité pour les bancs), classe de longueur (3) par espèce -profondeur, rugosité, nature du substrat	-4 stations fixes par site et par période -30 quadrats par station

Référence	Espèces observées	Moyen d'observation	Echelle d'observation		Variables observées	Design et taille de l'échantillon
			spatiale	temporelle		
Zones tempérées – Méditerranée (fin)						
Ciriaco et al 1998	poissons de roche	comptages visuels sous-marins (directs et par caméra)	2 sites : réserve et site adjacent non protégé	1 semaine en mai 1995	fréquence et densité par espèce	-12 plongées -n.s.
Ciriaco et al. 1998	<i>Gobius cruentatus</i> <i>Tripterygion delaisi</i> et <i>Chromis chromis</i>	comptages visuels sous-marins (directs et par caméra)	-2 sites : réserve et site adjacent non protégé -1 station=1 transect de 25x5m² à une profondeur de 4-7 m	pendant et après la saison de reproduction	distribution des nids par espèce	-5 stations dans la réserve -1 station en dehors
Zones tempérées - Pacifique						
Armstrong et al 1993	crabe royal rouge	chalutages	-2 zones : 1 interdite au chalutage et 1 ouverte -stations sur une grille de 20x20mn	chaque année de 1981 à 1990	CPUE (nb de crabes capturés par mille nautique)	10 stations par zone pendant 10 ans
Babcock et al. 1999	poissons prédateurs	caméra sur un enclos appâté	-2 zones avec chacune une zone adjacente non protégé -Leigh : 6 et 6 sites -Tawharanui : 3 et 3 sites	oct.-nov. 1997 30' de vidéo par station	densité et taille des poissons prédateurs	4 stations par site
Babcock et al. 1999	langouste	comptages visuels sous-marins	-idem ci-dessus -1 station=1 transect de 50x10m²	oct. 1995	densité et tailles des langoustes	5 stations par site
Babcock et al. 1999	algues	comptages visuels sous-marins	-idem ci-dessus - Leigh : 6 et 6 sites -Tawharanui : 3 et 3 sites -3 sites plus au sud -1 station=1 transect de 50x1m²	déc. 1997	-espèce recouvrante -profondeur	3 à 4 stations par site
Babcock et al. 1999	kelp et oursins	comptages visuels sous-marins	-dans la réserve de Leigh -quadrats aléatoire de 1m²	1)1977-1978, 2)1994 3)1996	-densité et taille de 3 espèces de kelp et une espèce d'oursin	1) 26 quadrats 2) 9 quadrats 3) 14 quadrats

Référence	Espèces observées	Moyen d'observation	Echelle d'observation		Variables observées	Design et taille de l'échantillon		
			spatiale	temporelle				
Zones tempérées – Pacifique (suite)								
Edgar & Barrett 1997	poissons et macrofaune benthique	comptages visuels sous-marins	-4 réserves : Maria Island, Tinderbox, Ninepin Point, Governor Island -1 station=4 transects de 500 m² (grands poissons) -1 station=4 transects de 50 m² (petits et macrofaune)	4 suivis de 3 semaines entre mars 92 et oct. 93	densité par espèce longueur pour les grands poissons, l'ormeau et le homard	site\ nb	dedans	à côté
						M. Isl.	6	10
						Tinder	2	2
						Ninep.	2	1
						Gov.	2	2
Edgar & Barrett 1997	macroalgues	observations sous-marines	-4 réserves ci-dessus -1 station=5 quadrats de 0.25 m² le long des transects de 50 m²	idem ci-dessus	fréquence de chaque espèce	idem ci-dessus		
Edgar & Barrett 1999	poissons, macrofaune benthique et macroalgues	comptages visuels sous-marins	-4 réserves ci-dessus -transects idem deux précédents	oct. 92-97 mars 92-97	idem deux précédents	idem ci-dessus, mais seulement 6 sites à côté à Maria Island (au lieu de 10)		
McCormick & Choat 1987	une espèce de poisson de roche (<i>Cheilodactylus spectabilis</i>)	comptages visuels sous-marins	-2 sites : réserve et zone adjacente -3 habitats -1 station=1 transect de 100 m²	18 jours en 1985	densité et structure de taille	-réserve : 10 jours, zone adjacente : 8 jours -8 stations par plongée, 3 plongées par jour -allocation optimale par habitat		
Cole et al. 1990	poissons et macrofaune benthique	comptages visuels sous-marins	-dans la réserve -3 habitats -1 station=1 transect de 50x10 m²	1975-1988	-densité et structure de taille des poissons	-1975-1982 : 4 à 6 sites choisis aléatoirement, 1 habitat par site, 5 stations par site -1978-1988 : 10 sites fixes		

Référence	Espèces observées	Moyen d'observation	Echelle d'observation		Variables observées	Design et taille de l'échantillon
			spatiale	temporelle		
Zones tempérées – Pacifique (suite)						
Cole et al. 1990	poissons et macrofaune benthique	comptages visuels sous-marins	-2 zones : réserve et zone adjacente -3 habitats 1)1 station=1 transect de 25x5 m² 2)1 quadrat = 1 m² 3) 1 quadrat = 10x10 m²	1988	1) densité et structure de taille des poissons 2) densité des oursins 3) densité des langoustes	1)5 stations par habitat dans la réserve, 3 stations par habitat dans la zone adjacente 2)50 quadrats aléatoires par site dans un des habitats 3)12 quadrats dans un des habitats
Kelly et al. 2000	langouste	comptages visuels sous-marins	-4 réserves d'âge variable (3 à 21 ans) -2 strates de profondeur -1 station=1 transect de 50x10 m²	n.s.	densité, longueur, biomasse et production d'oeufs	-4 sites par réserve (2 en zone protégée, 2 en zone non protégée) -2 stations par profondeur et par site
Castilla & Bustamante 1989	algues brunes	comptages visuels et échantillons	-côte : 2 zones de 500m, l'une dans la réserve, l'autre dans la zone exploitée -plusieurs petites îles dans la réserve et dans la zone exploitée -1 station=1 transect de 50m	-2 fs/an entre mai 81 et déc. 84, puis 4 fs/an entre mars 85 et mars 87 -4 fs/an entre mars 85 et mars 87	densité, taille et largeur de la ceinture de kelp	6 stations aléatoires par zone, à marée basse
Engel & Kvitek 1998	peuplement benthique	logbooks	-2 sites, l'un où le chalutage est interdit, l'autre où il est autorisé -blocs de 10 mn² (logbooks)	1987-1992	capture et effort de pêche	bloc (plus ou moins exhaustif, mais n.s.)
Engel & Kvitek 1998	caractéristique s physiques et biologiques du fond	photos vidéos depuis un submersible	-2 sites ci-dessus -1 station=2 ou 3 plongées de 15' à suivre	oct. 1994	photos et vidéos	-5 plongées dans chaque site -15 photos/plongée dans le site peu chaluté, 5 dans l'autre

Référence	Espèces observées	Moyen d'observation	Echelle d'observation		Variables observées	Design et taille de l'échantillon
			spatiale	temporelle		
Zones tempérées – Pacifique (fin)						
Engel & Kvitek 1998	endofaune benthique	prélèvements	-2 sites ci-dessus -1 station=1 prélèvement	oct. 1994 déc. 1995	structure du peuplement, densité et biomasse	4 par site en 1994 6 par site en 1996
Engel & Kvitek 1998	contenus stomacaux des principales espèces	chalutages expérimentaux	-2 sites ci-dessus	sept. 1996	poids et composition par groupe de proies	3 traits par site
Paddock & Estes 2000	poissons des forêts de kelp	comptages visuels sous-marins	-3 réserves : 1 site protégé et 2 sites adjacents non protégés par réserve -1 station=1 transect de 50x4m	1994-1996	1) densités de 10 espèces communes 2) composition et densité de la couverture algale, densité de kelp, catégorie de substrat, profondeur	1) 6 à 30 stations par site 2) 1 quadrat de 1 m² par 5 m de transect
Wallace 1999	ormeau	comptages visuels sous-marins	-8 sites : 2 réserves et 6 sites non protégés -6 sites non protégés	-mars 1996 fév. 1997 -82, 85 et 86	densité et longueur individuelle	n.s.
Yamasaki & Kuwahara 1990	crabe (<i>Chionoecetes opilio</i>)	casiers expérimentaux	-réserve/non réserve -1 station=1 ligne avec 12 casiers	chaque mois de 1983 à 1988	nb de crabes et longueur (3 catégories : petit, moyen, grand)	35 stations en tout
Yamasaki & Kuwahara 1990	crabe (<i>Chionoecetes opilio</i>)	marquages	n.s.	mars, mai et juillet 1985	date et position de recapture	n.s.
Yamasaki & Kuwahara 1990	crabe (<i>Chionoecetes opilio</i>)	captures commerciales (logbooks)		-1983-1988 -1979-1982		8 à 15 logbooks des 24 patrons de la pêche 1 à 4 logbooks des patrons de la pêche

Référence	Espèces observées	Moyen d'observation	Echelle d'observation		Variables observées	Design et taille de l'échantillon
			spatiale	temporelle		
Zones tempérées – Afrique du Sud						
Buxton & Smale 1989	3 espèces de Sparidés	comptages visuels sous-marins	-2 zones éloignées de 150 km : une réserve et une zone exploitée -1 transect en croix de 2 fs 60x10m² -1 cercle de 8m de rayon aux extrémités et au milieu de chaque transect	nov. 1984-avril 1986	-densité et structure de taille par espèce -profondeur, température et nature du substrat	-76 transects à 3 sites dans la réserve -38 transects dans la zone exploitée
Bennett & Attwood 1991	poisson de roche (zone exposée)	-CPUE de canne à pêche	-2 sites dans une réserve, éloignés de 15 km : Koppie Alleen (KA) et Lekkerwater (L)	-mai 84-sept. 85 (KA), oct 85-fév. 88 (KA), mars. 88-août 90 (KA, L) -périodes de 4 jours à 8 semaines d'intervalle	-nb de captures et longueur par espèce -temps de pêche (29 espèces échantillonnées)	4 à 6 pêcheurs pendant 53 périodes
Attwood and Bennett 1994	galjoen (<i>Coracinus capensis</i>)	marquages-recaptures	idem ci-dessus	4 à 5 jours par mois d'oct. 87 à juil. 93	nombre de poissons, longueur, position et date	-capture par canne à pêche -marquage des poissons de longueur supérieure à 25 cm -63 relâchers sur l'ensemble des deux sites

Annexe VIII (§ IV.3)

Etudes empiriques référencées dans la littérature

Méthodologie d'analyse

Référence	Variables considérées			Niveau de l'analyse	Méthode statistique		
	variables à expliquer	variables de contrôle	variables auxiliaires		Questions	M/U	Outils utilisés
Zones tropicales – Philippines							
Alcala 1988 (Russ 1984, 1985)	densité et richesse spécifique	-site	non	familles taxonomiques	comparaison de moyennes entre sites	U	descriptif
Alcala 1988 (Alcala 1980, 1981)	CPUE	-site -2 années pour Sumilon (pendant/après protection)	non	familles taxonomiques	comparaison de moyennes entre sites et avant/après pour Sumilon	U	descriptif
Alcala & Russ 1990	CPUE densité	-2 années pour Sumilon (pendant/après protection)	non	familles taxonomiques	comparaison de CPUE et de densités moyennes	U	descriptif
Russ & Alcala 1996a, b	densité et biomasse	-4 sites -6 années	age de la réserve en années et distance à la réserve	grands prédateurs : <i>Serranidae</i> , <i>Lutjanidae</i> , <i>Lethrinidae</i> , <i>Carangidae</i>	*comparaisons des densités, richesses spécifiques *régressions : -densité réserve =f(âge de la réserve) -densité non réserve =f(distance à la réserve)	U	-ANOVA à 2 facteurs sur log(données) -test de Newman-Keuls -régressions linéaire et exponentielle
Russ & Alcala 1998a	log densité classée en 8 catégories	-4 sites -6 années	non	19 familles-groupes trophiques	*classification des stations selon les assemblages spécifiques *comparaisons des densités, richesses spécifiques	M U	-CAH -ANOVA à 2 facteurs sur log(données) -test de Newman-Keuls
Russ & Alcala 1998b	densité et biomasse	-4 sites -6 années	non	19 familles-groupes trophiques	comparaisons des densités, richesses spécifiques	U	-ANOVA à 2 facteurs sur log(données) -test de Newman-Keuls

Référence	Variables considérées			Niveau de l'analyse	Méthode statistique		
	variables à expliquer	variables de contrôle	variables auxiliaires		Questions	M/U	Outils utilisés
Zones tropicales – Zone Caraïbe							
Rakitin & Kramer 1996	CPUE moyenne par récif densité moyenne par station	-statut -récif	capturabilité et mobilité de l'espèce	*sur l'ensemble des espèces *espèce par espèce	*comparaison des densités et tailles moyennes dans et en dehors de la réserve et selon les récifs *effet de la capturabilité sur la CPUE et la taille moyenne des captures effet de la distance à la réserve sur la densité	U	*t-test, U-test de Mann-Whitney, test de Spearman ANOVA *régression linéaire sur les log(données)
Chapman & Kramer 1999	densité moyenne par site	-statut -récif	non		*évaluation de l'effet récif *comparaison des densités et tailles dans et en dehors de la réserve	U	*données log-transformées ANOVA avec facteur récif emboîté dans facteur réserve *ANOVA à 1 facteur (réserve) régression multiple
Chapman & Kramer 2000	nombre de recaptures distance parcourue		non	par espèce (recaptures visuelles) ou par individu (recaptures)	*estimation de la mobilité de chaque espèce *estimation de la distance moyenne de recapture par espèce	U	
Chiappone & Sealey 2000 (Sluka et al. 1997)	densité moyenne	statut	non	par espèce de Serranidé	comparaison de densités et de biomasses moyennes, et de distributions de longueur dans et en dehors de la réserve	U	-F-tests, G-tests -pas d'ANOVA à plusieurs facteurs
Chiappone et al. 2000	1) densité, biomasse 2) proportion de 1) par espèce 3) taille (moyennes)	1) et 2) 6 zones 3) en fonction de l'intensité de la pêche	caractéristiques de croissance	-par espèce de Serranidé -par groupe d'espèce selon la vitesse de croissance (3 groupes)	comparaison entre zones de densités, de biomasses, et de longueurs moyennes, et de proportions de densité par espèce	U	-ANOVA param. et nonparam. (Kruskal-Wallis) (1 facteur zone) transformation des données -comparaisons multiples par test de Tukey et analogue nonparam.

Référence	Variables considérées			Niveau de l'analyse	Méthode statistique		
	variables à expliquer	variables de contrôle	variables auxiliaires		Questions	M/U	Outils utilisés
Zones tropicales – Zone Caraïbe (suite)							
Davis 1977	distribution de longueur distance parcourue	-3 sites -dans la zone récréative : avant et après la pêche	profondeur	langouste	*comparaison des distributions de longueur dans les trois sites *estimation de la distance moyenne de recapture *comparaison des densités moyennes avant et après une saison de pêche récréative	U	pas de tests, descriptif
Davis & Dodrill 1989	distribution de longueur taux de croissance distance parcourue	7 sites	non	langouste	*comparaison des distributions de longueur selon les sites et les saisons *taux de croissance en fonction du sexe et de la saison *estimation des distances moyennes parcourues	U	pas de tests, descriptif
Gitschlag 1986	distance parcourue et vitesse temps de résidence	statut	non	crevettes adultes et juvéniles	estimation des directions de mouvement, des distances parcourues, des temps de résidence au large, des taux de transfert estimation du taux de retour par effort	U	-t-tests, sinon descriptif -analyse des mouvements
Stoner & Ray 1996	1) densité et distribution 2) % surface couverte par les agrégats 3) densité de larves	-statut -strate de profondeur	non	1) adultes par longueur et âge 2) juvéniles 3)larves	1) comparaison des distributions de longueur et d'âge comparaison des densités entre strates de profondeur et entre sites 2) comparaison des proportion de zone couvertes par les agrégats 3) densité de larves par stade	U	-test nonparam. Kolmogorov-Smirnov -test d'homogénéité des variances -ANOVA à 2 facteurs sur log(densités), test de Tukey
Johnson et al. 1999	CPUE, taille moyenne, nb d'occurrence, densité moyenne sur les occurrences, recaptures	-statut -mois -saison	présence/absence de couverture végétale, température, profondeur, salinité	-groupe des espèces pêchées par la pêche de plaisance (18) -par espèce pour 5 espèces importantes	-comparaison des CPUE entre sites -comparaison des CPUE et des tailles moyennes selon statut -homogénéités de la zone exploitée et de la zone protégée -comparaison de courbes de richesse spécifique cumulées selon statut -analyse des mouvements		-ANOVA à 2 facteurs et + (transformation racine des CPUE) -régression stepwise -utilisent la distribution delta pour les zéros

Référence	Variables considérées			Niveau de l'analyse	Méthode statistique		
	variables à expliquer	variables de contrôle	variables auxiliaires		Questions	M/U	Outils utilisés
Zones tropicales – Zone Caraïbe (fin)							
Arias-Gonzales 1998	-biomasse -densité -taille moyenne	-site -biotope	régime alimentaire	7 groupes fonctionnels (trophiques)	-comparaison des richesses spécifiques, densités et tailles moyennes entre sites -évaluer structures trophiques et flux d'énergie et les comparer selon le statut	–	-descriptif -ECOPATH (Christensen & Pauly 1992)
Zones tropicales – Zone Océan Indien							
Epstein et al. 1999	densité moyenne	-3 sites -statut	non	corail (total et par classe de taille)	comparaisons entre sites et selon statut	U	ANOVA sur log(données)
McClanahan & Kaunda-Arara 1996	abondance	-statut -année	non	famille taxonomique	-comparaison selon statut -évolution au cours des années	U	descriptif
McClanahan & Kaunda-Arara 1996	-nb de pêcheurs -surface exploitée -CPUE	avant et après instauration de la réserve	non	famille taxonomique engin de pêche	comparaison entre les périodes avant et après instauration de la réserve	U	test de Mann-Whitney
McClanahan et al. 1999	-% de couverture par substrat et par algues -biomasse, richesse spécifique	-statut	non	-ouverture par catégorie -algues par genre -oursins par espèce -poissons par famille	comparaisons selon statut	U M	-ANOVA à 1 facteur -ANOVA de Welsch -test nonparam. de Wilcoxon classifications
Letourneur 1996	-richesse spécifique -densité -biomasse	-site -station		famille taxonomique + 6 espèces exploitées	-comparaison des variables par site et par station -comparaison des structures de taille	U	-ANOVA à 2 facteurs -tests de Newman-Keuls -test de Chi-2
Jennings et al. 1996	-richesse spécifique -densité -biomasse	-site	site granitique/ corallien	famille taxonomique	-comparaison de nb d'espèces, de biomasses entre sites	U	-ANOVA à 1 facteur -test de Tukey

Référence	Variables considérées			Niveau de l'analyse	Méthode statistique		
	variables à expliquer	variables de contrôle	variables auxiliaires		Questions	M/U	Outils utilisés
Zones tropicales – Pacifique							
Wantiez et al. 1997	richesse spécifique densité biomasse	-avant/ après -statut	non	famille taxonomique espèce	-comparaison entre les périodes avant et après instauration des réserves -comparaison des structures de taille des principales espèces -structure du peuplement	U M	-test de Wilcoxon-Mann-Whitney -test de Chi-2 -analyse des correspondances sur log(densités)
Holland et al. 1996 (marques acoustiques)	-distribution spatiale -distance parcourue	—	non	5 adultes	-estimation des activités, des distances parcourues, pour chaque individu -analyse des mouvements	--	descriptif
Holland et al. 1996 (marquages-recaptures)	-position et date de recapture -distance parcourue	—	non		-estimation des activités, des distances parcourues, pour chaque individu -analyse des mouvements	--	descriptif
Zones tempérées - Méditerranée							
Bell 1983	1) richesse spécifique, diversité (Shannon) 2) densité	-site -profondeur	non	1) global 2) par espèce et par classe de taille	-comparaison des richesses spécifiques, diversités -comparaison des densités globales par station -effet de la réserve sur la densité par classe de taille (à une profondeur donnée)	U M U	-ANOVA à 2 facteurs (site, prof.) -ANOVA sur résultats d'ACP sur dissimilarité des stations, et t-test -ANOVA à 2 facteurs (taille, site)
Garcia-Rubies & Zabala 1990	-richesse spécifique, diversité (Shannon) -densité -structure de taille	-site -profondeur	non	-toutes espèces confondues -34 espèces fréquentes -espèces exploitées, par famille taxon.	-comparaison des richesses spécifiques et des diversités selon le site et la profondeur -séparer les échantillons selon les peuplements -comparaison des densités et structures de taille selon statut et profondeur		-ANOVA à 1 facteur -ACP+classification hiérarchique sur dissimilarité (Czechanovski) -ANOVA à 2 facteurs sur log(densités)

Référence	Variables considérées			Niveau de l'analyse	Méthode statistique		
	variables à expliquer	variables de contrôle	variables auxiliaires		Questions	M/U	Outils utilisés
Zones tempérées – Méditerranée (fin)							
Dufour et al. 1995	-richesse spécifique, diversité (Shannon) -densité	site	non	-espèce -classe de longueur	-comparaison avec les résultats de Bell (1983) : richesse, densité, taille moyenne -comparaison des échantillons -comparaison entre réserve et non réserve	M M U	-ordination des dissimilarités des stations, puis corrélation des espèces avec les 2 premiers axes -analyse des correspondances sur les densités en 1980 et en 1992 -test de Mann-Whitney
Harmelin et al. 1995	-richesse spécifique, -densité -structure de taille	site	non	-espèce -classe de longueur	-comparaison des richesses spécifiques et des densités entre la réserve et la zone adjacente -courbe cumulée d'apparition des espèces au cours des observations successives	U U	-test de Student
Francour 1994	-diversité (Shannon) -densité -structure de taille	-3 niveaux de protection	-habitat (rocheux/ herbier) -profondeur (2 niveaux) -hiver/ été	famille taxonomique	-comparaison des densités entre saisons -effet de la profondeur, du site	U	-test de Kruskal-Wallis et test de Newman-Keuls -descriptif
Ciriaco et al. 1998	-fréquence (5 catégories) -densité (7 catégories)	statut	non	n.s.	comparaison entre intérieur et extérieur de la réserve	n.s.	descriptif
Ciriaco et al. 1998	densité de nids	statut	non	espèce	comparaison entre intérieur et extérieur de la réserve	n.s.	descriptif

Référence	Variables considérées			Niveau de l'analyse	Méthode statistique		
	variables à expliquer	variables de contrôle	variables auxiliaires		Questions	M/U	Outils utilisés
Zones tempérées - Pacifique							
Armstrong et al. 1993	différence d'abondance	avant/ après interdiction	non	par sexe	comparaison des différences avant et après interdiction du chalutage	U	différence entre dedans et dehors des moyennes des log(CPUE)
Babcock et al. 1999	densité	-statut -saison -site	non		comparaison des densités de poisson selon statut	U	-ANOVA à 2 facteurs fixes saison et statut, et un facteur aléatoire site emboîté dans statut
Edgar & Barrett 1997	-densité moyenne -% de couverture algale	1) statut 2) statut, année et saison	non	1) densité par espèce et % couverture végétale 2) -nb d'espèce -densité et taille moyenne de 5 espèces importantes (transformées en log)	1) comparaison des structures des peuplements selon statut 2) comparaison des richesses spécifiques, densités, tailles entre la réserve de Maria Island et la zone adjacente	M U	1)scaling multidimensionnel et classification sur matrice de dissimilarité (Bray-Curtis) (sur log(densités)) 2)-ANOVA mixte à 3 facteurs fixes (statut, année, saison) et un facteur aléatoire site emboîté dans statut -ANOVA à 2 facteurs fixes saison et statut
Edgar & Barrett 1999	-densité moyenne -% de couverture algale	1) réserves/ sites non protégés 2) statut (dedans/ dehors), année et saison	non	-nb d'espèce -densité et taille moyenne de 5 espèces importantes (transformées en log)	1) comparaison des richesses spécifiques, densités, tailles entre la réserve de Maria Island et la zone adjacente 2) évaluation des tendances temporelles	U	1)-ANOVA mixte à 3 facteurs fixes (statut, année, saison) et un facteur aléatoire site emboîté dans statut -ANOVA à 2 facteurs fixes saison et statut 2) test des rangs de Spearman
McCormick & Choat 1987	densité et structure de taille	-site (2) -habitat (3)	non	—	comparaison des densités et distributions de taille selon les sites et les habitats	U	-ANOVA à 2 facteurs -test de Tukey
Cole et al. 1990	densité	statut	année	1) densité par espèce et par site pour 6 espèces communes 2) densité des oursins et des langoustes	1) évolution temporelle dans la réserve en fonction de l'année 2) comparaison entre la réserve et la zone adjacente	U	1) test de corrélation de Spearman 2) test de Student

Référence	Variables considérées			Niveau de l'analyse	Méthode statistique		
	variables à expliquer	variables de contrôle	variables auxiliaires		Questions	M/U	Outils utilisés
Zones tempérées – Pacifique (suite)							
Kelly et al. 2000	log(densité) biomasse	-réserve statut (dedans/ dehors) -profondeur -année	âge de la réserve	–	comparaison des densités et biomasses selon la réserve, la profondeur et le statut	U	1)-ANOVA mixte à 3 facteurs fixes (statut, année, profondeur) et 2 facteurs aléatoires réserve et profondeur
Castilla & Bustamante 1989	-densité -biomasse -diamètre moyen -poids moyen	-statut -habitat (côte, île)	non	pour deux espèces : <i>D.antartica</i> and <i>L.nigrescens</i>	-comparaison des distributions de densité et de biomasse entre réserve et non réserve -comparaison des diamètres moyens et poids moyens selon le statut et l’habitat -effet du temps, du statut, de l’habitat sur la taille et le poids des algues	U	-test de Smirnov -test de Tukey -ANOVA à 3 facteurs
Engel & Kvitek 1998	voir 6 ^{ème} colonne	site peu chaluté/ site très chaluté	non		comparaison entre sites des pressions de pêche, des CPUE, des fréquences de chalutages, des sédiments, des traces de chalutages, des densités d’épifaune benthique, des compositions stomacales des poissons commerciaux	U	test de Student
Paddack & Estes 2000	densité et taille moyennes	-réserve (lieu) -statut	composition du substrat	par espèce de poisson	-comparaison des assemblages spécifiques entre sites -relation entre densité de poisson et substrat -différence de distributions de longueur entre site protégé et non protégé pour chaque réserve	M	-classification hiérarchique -régression linéaire stepwise -test de Kolmogorov-Smirnov
Wallace 1999	densité et taille moyennes	réserve 1, réserve 2 et sites non protégés	non	classe de taille	comparaison entre sites	U	-ANOVA à 1 facteur -test de Bonferroni -descriptif
Yamasaki & Kuwahara 1990	CPUE commerciale s et scientif.	statut	non	par sexe et par classe de taille	-évolution au cours du temps	–	descriptif

Référence	Variables considérées			Niveau de l'analyse	Méthode statistique		
	variables à expliquer	variables de contrôle	variables auxiliaires		Questions	M/U	Outils utilisés
Zones tempérées – Pacifique (fin)							
Yamasaki & Kuwahara 1990	recaptures	–	–	par sexe	-analyse de la dispersion	–	descriptif
Zones tempérées – Afrique du Sud							
Buxton & Smale 1989	densité	-statut -profondeur -température -rugosité du substrat	non	par espèce et par classe de longueur	-comparaison des densités de chaque espèce en fonction du statut, de la profondeur, de la température et de la rugosité du substrat	U	-pour chaque espèce, ne gardent que les densités non nulles -tests nonparam. de Kruskal-Wallis et Mann-Whitney
Bennett & Attwood 1991	CPUE	-période d'observation (3 niveaux) -site (2)	non	10 des 29 espèces échantillonnées	-comparaison des assemblages spécifiques des 53 échantillons -comparaison des variances des CPUE entre les 3 périodes -comparaison des CPUE entre périodes	M	-classification hiérarchique sur dissimilarités (Bray-Curtis) (transformation racine) -test d'homogénéité des variances (Bartlett) -ANOVA à 1 facteur et test de Tukey, ou test de Kruskal-Wallis
Attwood & Bennett 1994	nb de marquages et de recaptures, position et date	14 cellules de 50 km le long de la côte	non	une espèce	-estimation des paramètres de mouvement -sélection d'un modèle de mouvement approprié à l'espèce	–	-modèle de Hilborn (1990) ajusté par maximum de vraisemblance -sélection de modèles emboîtés par test de rapport de vraisemblance et critère d'Akaike

Annexe IX (§ IV.3)

Etudes empiriques référencées dans la littérature

Principaux résultats

Référence	Effets dans la réserve	Effets à l'extérieur de la réserve
Zones tropicales – Philippines		
Alcala 1988	<ul style="list-style-type: none"> -densités plus élevées dans le site protégé depuis le plus longtemps (Sumilon) pour tous les groupes, mais surtout Serranidés -richesses spécifiques analogues entre sites -pas de différences à Apo dedans et en dehors de la réserve (réserve trop récente) - Sumilon après ouverture à la pêche : voir article suivant Apo et Pamilacan : pas d'effet significatif (trop récentes) Sumilon : -augmentation globale de densité de poissons entre 1983 et 1985 	
Alcala & Russ 1990		<p>Sumilon après ouverture à la pêche :</p> <ul style="list-style-type: none"> - comptages visuels : pas de changement de richesse spécifique globale, mais déclin de densité globale (-50%), pour tous les groupes, surtout les Lutjanidés et les Lethrinidés (-94%), les Caesionidés, Carangidés et Labridés (~ -65%) puis déclin des CPUE entre 83-84 et 85-86 (-30 à -50% selon l'engin) - CPUE : forte baisse entre 83-84 et 85-86 (-30 à -50% selon l'engin)
Russ & Alcala 1996a, b	<p>Pour les grands prédateurs :</p> <p><u>Sumilon</u> :</p> <ul style="list-style-type: none"> -densité maximale en 1983 après 9 ans de réserve -baisse des densités (-88%) et des biomasses (-92%) entre 83 et 93 -1991 : protection de la pêche pendant 5 ans : augmentation des densités, mais pas des biomasses (croissance lente). La biomasse n'augmente pas linéairement avec l'âge de la réserve. Le taux de régénération est lent et peut-être inversé rapidement (5-10 ans de protection annulés par 1-2 ans de pêche) <p><u>Apo</u> :</p> <p>la densité a augmenté d'un facteur 7 entre 83 et 93. La densité augmente linéairement avec l'âge de la réserve</p>	<p>Pour les grands prédateurs :</p> <p><u>Sumilon</u> :</p> <p>variations de densité analogues à celles de la réserve, mais de faible amplitude</p> <p><u>Apo</u> :</p> <ul style="list-style-type: none"> -densité et biomasse ont légèrement augmenté dans la zone exploitée à partir de 1990 -régression significative de la densité hors réserve en fonction du temps -densité hors réserve dépend de la distance à la réserve
Russ & Alcala 1998a	<ul style="list-style-type: none"> -biomasse totale plus grande dans les zones de réserve, très affectée par la pêche -densité totale pareil, mais moins sensible à la pêche -richesse spécifique totale varie, mais ne semble pas liée à la pêche -structure du peuplement : les 4 sites (île x statut) diffèrent. A Sumilon, la structure a changé suite à l'ouverture de la pêche (notamment dû aux techniques destructrices) : moins de grands prédateurs, plus de Scaridés 	

Référence	Effets dans la réserve	Effets à l'extérieur de la réserve
Zones tropicales – Philippines (fin)		
Russ & Alcala 1998b	<p>*<u>grands prédateurs</u> : effet marqué de la pêche sur densité, biomasse et richesse spécifique (voir Russ & Alcala 1996)</p> <p>*<u>Caesionidés</u> : densité et richesse spécifique affectées par la pêche à deux sites. Densité a baissé de 60% à Sumilon entre 1983 et 1985, et a réaugmenté ensuite. N'a pas changé dans les non-réserves. Densité a doublé à Apo entre 1983 et 1991.</p> <p>*<u>Chaetodontidés</u> : densité et richesse spécifique affectées par la pêche à deux sites. Densité a baissé de 77% à Sumilon entre 1983 et 1985, puis a augmenté d'un facteur 3.6 entre 1985 et 1990.</p> <p>*<u>Acanthuridés</u>, <u>Scaridés</u>, <u>Pomacentridés</u> : affecté par la pêche, mais pas marquant</p> <p>*<u>Mullidés</u> : tendance inverse des grands prédateurs</p> <p>*<u>Labridés</u>, <u>Anthiiné</u>s : variations peu complexes, pas en relation avec la pêche</p>	<p>*<u>Caesionidés</u> : densité stable sur la période d'étude à Apo et Sumilon</p> <p>*<u>Chaetodontidés</u> : la densité a augmenté d'un facteur 6 dans le site de Sumilon non réserve, et a baissé de 60% quand la pêche a repris dans la réserve.</p> <p>Les rangs d'importance des familles sont identiques dans les captures et dans les comptages</p>
Zones tropicales – Zone Caraïbe		
Rakitin & Kramer 1996	<p>*<u>CPUE</u> : Toutes espèces confondues, les captures et les densités observées sont plus élevées dans la réserve. Espèce par espèce, densités plus élevées, mais résultats peu significatifs (seulement 2 espèces plus abondantes dans la réserve)</p> <p>*<u>Comptages visuels</u> : pas de différence entre les récifs. L'abondance totale des espèces capturables est significativement plus élevée dans la réserve. Espèce par espèce, la densité de 2/3 des espèces les plus communes est plus élevée dans la réserve.</p> <p>Les résultats varient selon le biotope (platier, tombant, ...)</p> <p>Les tailles moyennes sont plus grandes dans la réserve</p> <p>Pas d'effet significatif de la mobilité et de la capturabilité sur l'abondance et la taille observées.</p> <p>La CPUE globale décroît quand on s'éloigne de la réserve.</p> <p>L'abondance observée ne décroît pas significativement.</p>	
Chapman & Kramer 2000	<p>-46% des poissons recapturés au moins une fois et 989 recaptures visuelles sur 1443 marqués, pour la plupart au site de marquage.</p> <p>-peu de mouvements entre récifs</p>	

Référence	Effets dans la réserve	Effets à l'extérieur de la réserve
Zones tropicales – Zone Caraïbe (suite)		
Chapman & Kramer 1999	<p>*<u>densité</u> totale plus élevée dans la réserve sur 26 espèces communes aux sites, 24 (resp. 23) ont une densité (resp. longueur) moyenne plus élevée dans la réserve, mais significatif pour une seule (resp. 5) espèce</p> <p>*<u>habitat</u> similaire dans et en dehors de la réserve</p> <p>-relation entre log(densité) et variables d'habitat significative, mais peu explicative, pour l'ensemble des espèces et pour 18 espèces</p> <p>-pas de relation entre log(densité) et mobilité</p> <p>*<u>densité</u> : pour 22 espèces, pas d'effet réserve une fois l'effet habitat contrôlé</p> <p>*<u>longueur</u> : pour 21 espèces, effet réserve positif une fois l'effet habitat contrôlé</p>	
Chiappone & Sealey 2000 (Sluka et al. 1997)	<p>-pour toutes les espèces de Serranidés, différence entre la réserve et au dehors</p> <p>-pour les espèces exploitées, densité dans la réserve supérieure à celle à l'extérieur de la réserve</p> <p>-pour les espèces non exploitées, c'est le contraire</p>	
Chiappone et al. 2000	<p>*différences significatives entre les 6 zones</p> <p>*<u>dans la réserve et les zones peu exploitées</u> :</p> <p>-espèces ciblées (grandes espèces) plus abondantes, par ex. <i>E. striatus</i> 6 fois plus abondante dans la réserve</p> <p>-proportion des grandes espèces plus élevée, par ex. 30% d'<i>E. striatus</i> dans la réserve (entre 10 et 35%)</p> <p>-proportion des petites espèces entre 53 et 82%</p> <p>-pas de comparaison des tailles moyennes entre zones à cause des différences biogéographiques</p> <p>-dans les Exuma Cays, taille moyenne plus élevée dans la réserve (de 6 cm)</p>	<p><u>dans les zones très exploitées</u> :</p> <p>espèces non ciblées plus abondantes (>85% de la densité)</p> <p>proportion des petites espèces plus élevée (85 à 100% de la densité totale)</p> <p>proportion des grandes espèces entre 0 et 6%</p>
Davis 1977	<p>7.3% de recaptures, toutes locales. Pas de mouvement ni des adultes, ni des juvéniles de langoustes en dehors de l'atoll. Toutes les recaptures à moins de 10 km du relâcher</p> <p>mise en évidence de patrons saisonniers de mouvements : concentration dans zone peu profonde en été, dispersion vers zone profonde en hiver</p> <p>adultes moins mobiles que les juvéniles</p> <p>proportion d'adultes plus élevée dans la réserve</p>	<p><u>zone récréative après la saison de pêche</u> :</p> <p>-CPUE baisse de 58% (pas de baisse dans la réserve et CPUE stable dans la zone commerciale)</p> <p>-densités observées baissent de 76%</p> <p>-proportion de terriers occupés passe de 60 à 12%</p> <p>la pêche récréative semble disperser les langoustes hors de leur terrier</p> <p><u>zone récréative 1 an après</u> :</p> <p>ne retrouve pas le niveau de CPUE précédent, ni la proportion de terriers occupés : les langoustes sont revenues dans leur terrier, mais densités moindres</p>

Référence	Effets dans la réserve	Effets à l'extérieur de la réserve
Zones tropicales – Zone Caraïbe (suite)		
Davis & Dodrill 1989	<p>distribution de la langouste : seulement dans le sud et l'est de Florida Bay, coïncide avec salinité moyenne. Juvéniles dans les algues, adultes dans les herbiers et les fonds rocheux.. Animaux solitaires (45%) ou en petit groupe (24%). La distribution de longueurs varie selon les sites et les saisons.</p> <p>taux de croissance de la langouste : Longueurs de carapace de 37 à 105 mm, taux de croissance ~0.76 mm/semaine.</p>	<p>mouvements de la langouste : 596 animaux recapturés sur 3570 marqués. Les immatures se dispersent du parc vers les zones adjacentes (ex. Dry Tortugas, à 210 km). Taux de recapture des juvéniles est de 24%, contre 8% pour les adultes. 83% des recaptures à moins d'un km. Mouvement hivernal du parc vers le large. Floriday Bay est une nourricerie où les immatures passent 2 à 3 ans, jusqu'à une taille de 90 mm.</p>
Stoner & Ray 1996	<p><u>*adultes :</u></p> <ul style="list-style-type: none"> -différences de densité significatives entre dedans et dehors la réserve, entre les strates de profondeur -pour chaque strate de prof., densité des adultes plus élevée dans la réserve (de 3 à 31 fois selon la strate) -distribution moins profonde dans la réserve -biomasse estimée : 174100 (réserve : surface 3,2 km²) et 6816 (en dehors : surface 4 km²) -distribution de longueur dépend de la profondeur. pas de résultats clairs sur les différences entre réserve et non réserve <p><u>*juvéniles :</u></p> <ul style="list-style-type: none"> -côté banc : zone de densité maximale des juvéniles. Surface occupée 3.84% dans la réserve, 1.62% en dehors -côté large : pas de différence entre réserve et non réserve. <p><u>*larves :</u> densités plus élevées dans la réserve (un ordre de grandeur plus élevé)</p>	
Gitschlag 1986		<ul style="list-style-type: none"> -13% de recaptures -distance minimale parcourue : <9km (62%), <18km (83%), <27km (91%) -recaptures au sud plus proches du site de relâcher qu'au nord -temps de recapture : <20j (49%), <60j (93%) -marquages dans la réserve : % de juvéniles dans les recaptures similaire dedans et en dehors du sanctuaire -mouvement principal vers le nord et l'ouest du sanctuaire : <i>les juvéniles du sanctuaire sont recrutées dans les zones de pêche au nord et à l'ouest</i>

Référence	Effets dans la réserve	Effets à l'extérieur de la réserve
Zones tropicales – Zone Caraïbe (fin)		
Johnson et al. 1999	<p>-richesse <u>spécifique</u> significativement plus grandes dans la zone protégée</p> <p>-<u>CPUE</u> (par espèce et par groupe) significativement plus grandes dans la zone protégée : (de 2 à 13 fois selon les espèces), dû à la protection et à un environnement plus favorable (moins profond et salinité plus faible)</p> <p>-<u>taille médiane</u> significativement plus élevée dans la zone protégée pour 4 des espèces principales</p>	<p>-moins de 1% de recaptures au bout de 18 mois</p> <p>-pas vraiment de résultats marquants</p>
Arias-Gonzales 1998	<p><u>richesse spécifique</u> : différences entre les sites et selon le biotope (tombant plus riche), piscivores plus diversifiés dans un site semi-protégé</p> <p><u>taille moyenne</u> : plus élevée dans les sites semi-protégés</p> <p><u>structure trophique</u> :</p> <p>-pour chaque biotope, flux plus diversifié dans le site non protégé</p> <p>-arrière-récif : flux maximal dans le site non protégé dû aux herbivores et carnivores</p> <p>-récif : flux maximal dans un site semi-protégé (production de biomasse 3 fois plus élevée) dû aux herbivores, piscivores et carnivores, d'où pour ces groupes, production 5 fois plus élevée qu'ailleurs. Productions élevées de benthos : effet de cascade</p> <p>-tombant : flux maximal dans un site semi-protégé (production primaire maximale sur les trois sites)</p> <p><i>-pas d'effet évident de la pêche pour expliquer les différences observées (manque de contraste ?)</i></p> <p><i>-le site nonprotégé, plus diversifié, avec des espèces plus grandes, semble plus propice à l'établissement d'une réserve, alors qu'une pêche sélective épargnant le récif pourrait être développée dans les autres sites</i></p>	
Zones tropicales – Zone Océan Indien		
Epstein et al. 1999	<p>densité moyenne plus élevée dans la réserve</p> <p>pas de différence entre les deux sites ouverts au public</p> <p>proportion de grandes colonies plus élevée dans la réserve</p> <p>proportion de petites colonies plus élevée dans les sites ouverts au public</p> <p>surface couverte par l'espèce 3 fois plus grande dans la réserve</p> <p>nombre de colonies dégradées plus faible dans la réserve : 79% des grandes colonies dégradées dans les sites ouverts au public contre 17% dans la réserve</p> <p>proportion de parties mortes plus grande dans la réserve</p>	

Référence	Effets dans la réserve	Effets à l'extérieur de la réserve
Zones tropicales – Zone Océan Indien (suite)		
McClanahan & Kaunda-Arara 1996	<u>comptages visuels</u> : -grandes différences de densité entre sites protégés et non protégés -richesse spécifique : peu différentes à l'échelle des familles (-> pêche non sélective) -densités (en poids) plus élevées d'un ordre de grandeur dans les sites protégés pour tous les groupes sauf Diodontidés -multiplication par ~10 des densités (en poids) au cours de la période dans la réserve nouvellement créée, mais les densités restent inférieures de 25 à 50% par rapport à celles des réserves anciennes	<u>données de pêche</u> : -à la création de la réserve, réduction de 65% du nb de pêcheurs et de la surface exploitée (donc densité de pêcheurs constante) et de 35% des captures, et doublement de la CPUE -au bout d'un an, les CPUE reviennent au niveau antérieur à la création -les pêcheurs exclus viennent pêcher à la lisière de la réserve -CPUE plus élevée de 25% en bordure du parc par rapport aux sites non protégés
McClanahan et al. 1999	<u>*macrofaune benthique</u> : -couverture corallienne 20% plus faible dans les zones non protégées -différence entre les compositions spécifiques en corail selon les sites -couverture algale variable selon les sites <u>*oursins</u> : -biomasse 6 fois plus élevée dans zones non protégées -diversité et taux de prédation des oursins 2 fois plus élevés dans zones protégées -2 espèces dominantes et abondantes dans les zones non protégées <u>*poissons</u> : -biomasse 3.5 fois plus élevée dans les sites protégés -pour la plupart des familles, biomasse plus élevée dans les sites protégés, mais le contraire pour les demoiselles (Pomacentridés) et les Labridés -par espèce : 27 sur 134 ont des densités significativement différentes entre les sites protégés et non protégés, densités toujours plus faibles dans ces derniers -diversité réduite dans certaines familles dans les sites non protégés par rapport aux sites protégés, mais le contraire dans d'autres : globalement pas de différence significative	

Référence	Effets dans la réserve	Effets à l'extérieur de la réserve
Zones tropicales – Zone Océan Indien (fin)		
Letourneur 1996	<p><u>*richesse spécifique</u> :</p> <p>-totale : similaire entre les sites et les stations</p> <p>-par famille : 8 familles sont plus diversifiées dans la réserve (Serranidés par ex.) et 3 dans le site exploité</p> <p><u>*densité</u> :</p> <p>-totale : similaire entre les sites</p> <p>-espèces exploitées : plus abondantes dans la réserve (Serranidés, Lutjanidés, Lethrinidés, Caesionidés) (plus de 2 fois plus élevée)</p> <p>-espèces plus abondantes dans le site exploité : Mullidés, <i>Chromis</i>, Labridés</p> <p><u>tailles</u> : pas de différences significatives de taille moyenne par espèce entre les deux sites</p>	
Jennings et al. 1996	<p><u>*richesse spécifique</u> :</p> <p>-totale : plus grande dans les réserves effectives</p> <p>-par famille : différences entre sites</p> <p><u>*biomasse</u> :</p> <p>-plus élevée dans les réserves effectives</p> <p>-par famille : les groupes exploités ont une biomasse plus élevée et dominant en proportion dans les réserves effectives</p>	
Zones tropicales – Pacifique		
Wantiez et al. 1997	<p>-globalement : augmentations de la richesse spécifique (+67%), de la densité (+160%) et de la biomasse (+246%)</p> <p>-par réserve : les trois variables augmentent sur Amédée, Larégnère et Maître</p> <p>-par famille : richesse, densité et biomasse augmentent significativement sauf pour les Lutjanidés et les Acanthuridés. Ces augmentations reflètent celles des 10 espèces les plus abondantes (dont 4 ne sont pas exploitées)</p> <p>-tailles moyennes : résultats variables selon l'espèce</p> <p>-distributions de taille ont changé, mais variable selon l'espèce</p> <p>-la structure de l'assemblage spécifique a changé : après réserve, caractérisée par plus d'espèces dont des espèces grandes et exploitables</p>	lagon non protégé de 1990 à 1994 : pas de changement de richesse spécifique et de biomasse totales et par famille, mais augmentation de densité (surtout Chaetodontidés et Labridés)
Holland et al. 1996	<p>-tous les animaux se rassemblent au nord de l'île la nuit</p> <p>-fidélité élevée à un site des adultes et des immatures à échelle de plus d'un an</p> <p>-dispersion très limitée (75% (89%) des recaptures des recaptures à moins de 0.5 km (2 km)</p>	

Référence	Effets dans la réserve	Effets à l'extérieur de la réserve
Zones tempérées - Méditerranée		
Bell 1983	<p><u>richesse et diversité</u> : pas d'effet de site, ni de profondeur</p> <p><u>densité</u> :</p> <ul style="list-style-type: none"> -analyse multivariée : axe 1=profondeur, axe2=site sur axe 1 -effet de la profondeur sur plusieurs espèces abondantes, existence d'un préférendum pour chaque espèce -effet du site : plus d'espèces dans la réserve. Ce sont les espèces cibles, leur densité est toujours plus élevée dans la réserve sauf pour une espèce. Certaines espèces non exploitées ont aussi une densité plus élevée dans la réserve, notamment des espèces grégaires. Individus plus grands dans la réserve. 	
Garcia-Rubies & Zabala 1990	<p><u>-richesse spécifique</u> significativement plus grande dans la réserve, pour tous les sites, différences plus marquées dans les zones exposées, effet de la profondeur</p> <ul style="list-style-type: none"> -pas de différences significatives des indices de diversité -ACP et classification séparent clairement les échantillons dans et en dehors de la réserve -<u>densité</u> : toutes les espèces sauf 2 (mulet et <i>Serranus cabrilla</i>) significativement plus abondantes dans la réserve. Pour <i>S. cabrilla</i>, s'explique par le comportement territorial dépendant de la taille. -<u>taille</u> : la profondeur et le statut influencent les structures de taille 	
Francour 1994	<p><i>résultats partiels, descriptifs, difficiles à résumer, problème de pseudoréplication (profondeur, saison)</i></p> <ul style="list-style-type: none"> -globalement : densité dans la réserve intégrale plus élevée que dans la zone semi-protégée, elle-même plus élevée que dans la zone non protégée -densité des Sparidés maximale dans la réserve et minimale dans la zone non protégée -herbiers peu profonds : densité des Serranidés plus élevée dans la réserve 	
Dufour et al. 1995	<p><u>*densité par espèce :</u></p> <ul style="list-style-type: none"> -différences significatives pour 13 espèces entre réserve et zone adjacente (dont 6 plus abondantes dans la réserve) -ACP ne sépare pas les effets du statut et de la profondeur sur les deux premiers axes (différent de Bell 1983) -strate peu profonde : 5 espèces (dont 3 pêchées) significativement plus abondantes dans la réserve, pas d'espèce plus abondante dans la zone exploitée -strate profonde : 9 espèces (dont 4 pêchées !) sont plus abondantes dans la zone exploitée, et 4 espèces (dont 3 pêchées) sont plus abondantes dans la réserve <p><u>*densité par classe de longueur :</u></p> <ul style="list-style-type: none"> -par espèce, résultats variables selon la profondeur, peu significatifs en général -seule la densité des grands individus des espèces pêchées est significativement plus grande dans la réserve 	densité globale en dehors de la réserve plus élevée en 1980

Référence	Effets dans la réserve	Effets à l'extérieur de la réserve
Zones tempérées – Méditerranée (fin)		
Harmelin et al. 1995	<p><u>*au niveau du peuplement :</u></p> <ul style="list-style-type: none"> -richesse spécifique significativement plus grande dans la réserve et plus élevée en été et en automne -abondance totale significativement plus grande dans la réserve (2 fois plus) -pas de différence significative entre assemblages spécifiques dans la réserve et à côté, mais plus d'espèces macrocarnivores dans la réserve (absence des grands piscivores dans la zone adjacente) <p><u>*espèces vulnérables à la chasse sous-marine :</u></p> <ul style="list-style-type: none"> -densité moyenne trois fois plus élevée dans la réserve -pas de variations interannuelles ni dans la réserve, ni à côté -Sparidés significativement plus abondants dans la réserve, mais pas les Labridés -sars (<i>Diplodus spp.</i>, Sparidé) et <i>Symphodus spp.</i> (Labridé) sont les genres les plus représentatifs des deux familles : toutes les classes de taille de <i>Diplodus</i> sont plus abondantes dans la réserve, et surtout les grands individus, <i>Symphodus</i> est plus abondant dans la zone adjacente, du fait de nombreux juvéniles et immatures, les densités des adultes étant similaires <p><u>*espèces vulnérables à la pêche à la ligne :</u></p> <ul style="list-style-type: none"> -serran chèvre (<i>Serranus cabrilla</i>, Serranidé) : densité moyenne 2.7 fois plus élevée dans la réserve (37 fois pour les grands individus), densité plus variable dans la zone adjacente -labre (<i>Coris julis</i>) : densité et taille moyennes significativement plus élevées dans la réserve 	
Ciriaco et al. 1998	<ul style="list-style-type: none"> -densité des grands individus plus élevée dans la réserve -densité de nids plus élevée dans la réserve 	

Référence	Effets dans la réserve	Effets à l'extérieur de la réserve
Zones tempérées - Pacifique		
Armstrong et al. 1993	pas de différence significative entre les abondances avant et après interdiction du chalutage, ni pour les mâles ni pour les femelles	
Cole et al. 1990	<p>*densité de poissons au cours du temps dans la réserve :</p> <p>-de 1976-1982, 4 corrélations significatives entre densité et année (sur 40 site x espèce) : 3 augmentations et 1 diminution</p> <p>-de 1978 à 1988, pas de différences significatives.</p> <p>*<u>densités des invertébrés (pas de tests statistiques)</u> : densités des oursins et des langoustes plus élevées dans la réserve</p> <p>*<u>densité de poissons dans la réserve et dans la zone adjacente</u> :</p> <p>-pb d'hétéroscédasticité</p> <p>-sur 26 cas (habitat x espèce), 13 montrent une densité plus significativement plus élevée dans la réserve, et 4 sont dans le cas contraire</p> <p>-variabilité selon les habitats</p>	
Babcock et al. 1999	<p>*<u>densité et taille de la principale espèce de poisson observée (<i>Pagrus auratus</i>) (54% des observations)</u> :</p> <p>-densité de 5 à 8 fois plus abondante et taille moyenne beaucoup plus élevée dans la réserve</p> <p>-densité et taille : pas d'interaction entre statut et réserve, et effet statut significatif</p> <p>*<u>mise en évidence de la prédation des oursins par <i>Pagrus auratus</i></u></p> <p>*<u>densité et taille des langoustes</u> :</p> <p>-significativement plus grandes dans la réserve</p> <p>-densité dépend de la profondeur</p> <p>*% couverture algale plus faible dans la réserve (13% contre 39% à l'extérieur)</p> <p>*<u>densités de kelp et d'oursins</u> :</p> <p>-augmentation de la densité de kelp depuis la création de la réserve</p> <p>-forte diminution de la densité d'oursin depuis la création de la réserve (initialement dominant)(densité divisée par 3 depuis 1978)</p> <p>-les « déserts à oursin » occupent 14% de la surface dans les réserves contre 40% dans les sites non protégés.</p>	
Edgar & Barrett 1997	<p><u>structure du peuplement</u> :</p> <p>-les sites d'une même zone se ressemblent, qu'ils soient en réserve ou pas, sauf 4 sites dans la zone exploitée à Maria Island (sites exclus des analyses suivantes)</p> <p><u>richesse spécifique</u> : interaction entre saison et statut</p> <p><u>densités et tailles pour les 5 espèces importantes</u> :</p> <p>-abondances comparables au début de l'étude entre l'intérieur et l'extérieur des réserves sauf une espèce plus abondante (double) dans la réserve au départ</p> <p>-variation résiduelle entre transects importante, pas assez de transects pour une puissance satisfaisante</p>	-abondance des oursins et taille des ormeaux diminuent au cours de l'étude dans les sites exploités

Référence	Effets dans la réserve	Effets à l'extérieur de la réserve
Zones tempérées – Pacifique (suite)		
Edgar & Barrett 1999	<p><u>richesse spécifique</u> :</p> <ul style="list-style-type: none"> -Maria Island : globalement augmentation de 5% dans la réserve et réduction de 23% en dehors, dû aux grandes espèces. Invertébrés et algues augmentent respectivement de 25 et 11% dans la réserve et diminuent de 7 et 5% à l'extérieur -richesse plus grande en automne -dans les petites réserves, pas d'évolution significative, mais augmentation des grands poissons dans la réserve à Tinderbox <p><u>densités et tailles pour les 5 espèces importantes</u> :</p> <ul style="list-style-type: none"> -Maria Island : densités des grands poissons et du homard augmentent de 243% et 260% dans la réserve et restent stables à l'extérieur, densité des petits poissons diminue dans la réserve et à l'extérieur, la densité d'une espèce augmente d'un facteur 100 dans la réserve alors qu'elle est rare à l'extérieur. Taille moyenne et biomasse de homard augmente énormément dans la réserve. Taille moyenne des ormeaux augmente, mais pas la densité -Tinderbox : densité des grands poissons augmente de 300% dans la réserve, densité et taille moyenne de homard augmente aussi dans la réserve -autres réserves : pas d'augmentation de densité des grands poissons -toutes les réserves : diminution de la densité des petits ormeaux <p><u>algues</u> : évolution de la couverture variable selon les réserves et les espèces</p>	
McCormick & Choat 1987	<ul style="list-style-type: none"> -densités significativement différentes entre réserve et zone adjacente, et entre habitats -pas d'interactions entre habitat et statut -dans la réserve, proportion de grands individus plus élevée 	
Kelly et al. 2000	<p><u>densité</u> :</p> <ul style="list-style-type: none"> -modèle sélectionné : réserve*profondeur+(âge de la réserve)*profondeur -effet significatif de l'âge de la réserve <p><u>taille</u> :</p> <ul style="list-style-type: none"> -modèle sélectionné : réserve*profondeur+âge de la réserve -effet significatif de l'âge de la réserve <p><u>biomasse et production d'oeufs</u> :</p> <ul style="list-style-type: none"> -modèle sélectionné : réserve+(âge de la réserve)*profondeur 	

Référence	Effets dans la réserve	Effets à l'extérieur de la réserve
Zones tempérées – Pacifique (fin)		
Castilla & Bustamante 1989	<i>D. antartica</i> : -grande augmentation depuis la création de la réserve -différences significatives en termes de nb de plantes et de biomasse entre réserve et non réserve à partir du 17 ^{ème} mois après la création de la réserve -sur les îles, pas de différences significatives entre réserve et non réserve pour les densités, mais pour les biomasses (plantes plus grandes dans la réserve)	<i>D. antartica</i> : -augmentation depuis la création de la réserve dans la zone non protégée, moindre que dans la réserve
Engel & Kvitek 1998	-CPUE similaires dans les deux sites -fréquence de chalutage : 4fs/an dans site très chaluté, 1fs/3ans dans l'autre -composition du substrat identique dans les deux sites -densités de l'épifaune benthique plus élevée dans le site peu chaluté, surtout couteaux, étoiles de mer, anémones, nudibranches, et <i>Chloeia pinnata</i> , mais oligochètes, nématodes et ophiuridés plus denses dans le site très chaluté. Pas de différences pour les crustacés. -régime alimentaire des poissons dominé par <i>C. pinnata</i> , % plus important dans les poissons capturés dans le site très chaluté	
Paddack & Estes 2000	-composition spécifique diffère entre les sites, mais pas dû au statut, car similaire entre site protégé et non protégé -densité plus élevée dans la réserve mais pas significatif (pb de puissance ?) -aucune des densités par espèce ne diffère entre site protégé et non protégé -distributions de longueur significativement différentes entre site protégé et non protégé seulement pour la réserve la plus ancienne	
Wallace 1999	-densité maximale dans 1 site non protégé, mais correspond à un terrain militaire (montre la quantité de pêche illégale) -plus de grands individus dans la réserve	pas assez d'ormeaux observés dans les sites non protégés pour faire des comparaisons statistiques
Yamasaki & Kuwahara 1990	-fortes variations saisonnières, densités élevées entre mai et juin -augmentation du pic de CPUE des mâles (+40%) entre 83 et 88 -augmentation de la proportion de grands crabes mâles de 10% en 83 à 42% en 88 -augmentation du pic de CPUE des femelles (+100%) entre 83 et 88, surtout à partir de 86	-fortes CPUE commerciales de mâles près du site protégé -pas de tendance des captures globales sur la zone -dispersion isotrope des crabes mâles en dehors du site protégé, à une distance moyenne de recapture de 6 à 8 mn -dispersion plutôt vers des profondeurs inférieures à 260 m

Référence	Effets dans la réserve	Effets à l'extérieur de la réserve
Zones tempérées – Afrique du Sud		
Buxton & Smale 1989	<ul style="list-style-type: none"> -effet significatif de la profondeur pour une espèce et de la température pour une autre -pour deux espèces, abondance plus élevée dans la réserve et pour une de ces espèces, taille moyenne plus grande dans la réserve -pour les trois espèces, taille maximale plus élevée dans la réserve 	
Bennett & Attwood 1991	<ul style="list-style-type: none"> -deux espèces dominantes dans les captures : <i>Coracinus capensis</i> (58%) et <i>Diplodus sargus</i> (33%), les 10 espèces retenues forment 99% des captures -<u>assemblages spécifiques</u> : tous les échantillons se ressemblent sauf ceux de Koppie Allen pendant la première période qui forment un groupe à part : dû à des CPUE beaucoup plus faibles des 2 espèces dominantes -<u>CPUE</u> : différences entre sites et entre périodes : les CPUE de 6 espèces augmentent significativement, résultats non significatifs pour les autres -<u>longueur</u> : pour 8 des 10 espèces, pas de différences de taille significative entre périodes et entre sites. Pour <i>C. capensis</i> et <i>D. sargus</i>, augmentation des tailles moyennes et évolution des structures de taille, mais s'ajoutent des effets de cohorte 	
Attwood & Bennett 1994		<ul style="list-style-type: none"> -9.1% de recaptures sur la période, 82% des recaptures au site de relâcher, le reste à plus de 25 km du site de relâcher -10% des recaptures sont des recaptures multiples -dispersion : assez rapide pour certains poissons, pas de direction, pas de changement au cours des années et des saisons -plusieurs comportements de dispersion dans la population : environ 20% de nomades et 80% de résidents (polymorphisme ?)

Résumé

Les pêcheries constituent des systèmes complexes de par le couplage des dynamiques spatio-temporelles des populations et des différents modes d'exploitation. L'objectif de ce travail est de développer des outils statistiques et mathématiques pour la caractérisation et la modélisation de la dynamique spatiale et saisonnière des populations marines et des pêcheries qui les exploitent, notamment dans le but d'évaluer les performances de mesures de gestion par Zones Marines Protégées (ZMP). On s'intéresse dans un premier temps à la caractérisation des distributions spatiales et saisonnières des populations à partir de l'analyse de données commerciales et/ou scientifiques de capture et d'effort, avec des applications à des populations de la mer Celtique et du Pacifique Nord. Ensuite, on discute de la modélisation spatiale en dynamique des populations, et on présente un modèle de la dynamique du lieu noir de l'Ouest de l'Ecosse qui permet d'analyser l'effet de la répartition spatiale et saisonnière de l'effort de pêche sur la population et les captures. L'allocation spatio-temporelle de l'effort de pêche, sa caractérisation et ses conséquences pour l'évaluation des stocks, vues sous l'angle de la relation entre effort de pêche et mortalité par pêche, font l'objet de la troisième partie. La dernière partie concerne l'évaluation du potentiel des Zones Marines Protégées (ZMP) pour la gestion et la conservation des ressources marines. On s'intéresse d'abord à l'évaluation de l'impact de ZMP sur les populations et les peuplements marins à partir de données expérimentales, au travers d'une revue de la littérature et d'une analyse de l'effet réserve dans le cas du lagon de Nouméa. La suite du travail est consacrée à l'évaluation de l'impact des ZMP à partir de modèles mathématiques exploratoires. Après une revue des modèles existants, on présente un modèle générique de dynamique de pêche complexe destiné à quantifier et à comparer l'impact de différents types de mesures de gestion, et en particulier de ZMP avec différentes configurations.

Mots-clés : dynamique de population exploitée – distribution spatiale et saisonnière – cycle de vie annuel – effort de pêche – modélisation mathématique et statistique – gestion des pêches - évaluation de stock – ressources benthiques et démersales

Abstract :

Fisheries are complex systems in that the spatio-temporal dynamics of populations and fishing activities depend upon each other. The objective of this work is to develop statistical and mathematical tools for characterizing and modelling the spatial and seasonal dynamics of marine populations and corresponding fisheries, in particular with the aim of evaluating the performance of Marine Protected Areas (MPA) as management measures. In a first step, we are interested at characterizing the spatial and seasonal distributions of exploited populations from the analysis of commercial and scientific catch and effort data with applications to populations from the Celtic Sea and the Northern Pacific. In a second step, we discuss population modelling issues and present a model of the dynamics of saithe in the West of Scotland, which allows us to analyse the consequences of the spatial and seasonal distribution of fishing effort upon population abundance and catch. In a third part, we focus on the allocation of fishing effort over time and space and study consequences for stock assessment from the standpoint of the relationship between fishing effort and fishing mortality. The last part of the work deals with the evaluation of the performance of MPAs for the management and conservation of marine resources. We first consider the assessment of MPA impact on populations and fish communities from field data, based on a literature review and an analysis of MPA impact in the case of the Noumea lagoon. We then present mathematical exploratory models for evaluating MPA impact. After reviewing existing models, we propose a generic model for the dynamics of complex fisheries. This model is used to quantify and compare the performances of a range of management measures including MPA with different designs.

Key-words : dynamics of exploited populations – spatial and seasonal distribution – life cycle – relationship between fishing effort and fishing mortality – mathematical and statistical modelling – fisheries management – stock assessment – benthic and demersal resources

