

Un modèle d'advection-diffusion-réaction forcé par l'environnement : application à la population de thons albacores (*Thunnus albacares*) de l'Atlantique

Étude du phénomène de surexploitation locale

Olivier Maury
Biologiste des pêches

Didier Gascuel
Écologue

Alain Fonteneau
Biologiste des pêches

Introduction

Le thon albacore (*Thunnus albacares*) est une espèce cosmopolite dont la répartition couvre essentiellement les eaux tropicales et subtropicales des trois océans. Dans l'Atlantique, trois flottilles principales exploitent cette importante ressource pélagique. La flottille de senneurs (principalement des bateaux français et espagnols à l'est et vénézuéliens à l'ouest) qui capture toutes les tailles d'albacores dans les eaux de surface, la flottille de canneurs qui capture surtout des jeunes poissons associés à d'autres thons tropicaux (listaos

Katsuvonus pelamis - et patudos - *Thunnus obesus* -) dans les eaux proches de la côte et la flottille palangrière qui capture des albacores âgés et des patudos dans les eaux hauturières du large. Pendant les années récentes, les captures totales d'albacores dans l'Atlantique ont oscillé autour de 150,000 MT et ont atteint un maximum de 175,000 MT en 1991 (Anon., 1997).

Outre les caractéristiques propres aux populations thonières (grande importance dans leur dynamique d'une fraction « cryptique » de la biomasse ainsi que des mouvements et des migrations massives liés à l'environnement), l'étendue géographique des pêcheries et leur grande hétérogénéité spatio-temporelle nécessite l'usage de modèles spatialisés pour représenter efficacement leur dynamique. Parmi les différentes espèces exploitées, le thon albacore (*Thunnus albacares*) est un candidat idéal à l'application d'un modèle d'advection-diffusion-réaction forcé par l'environnement. En effet, ce stock effectue d'importants mouvements à différentes échelles emboîtées qui rendent les aspects spatiaux de sa dynamique particulièrement importants et intéressants et en font des problèmes centraux pour sa gestion et sa conservation (Fonteneau, 1997; Maury, 1998).

Ces déplacements semblent être directement fonction d'un environnement très variable (Fonteneau et Marcille, 1988; Cayré *et al.*, 1988; Mendelsohn et Roy, 1986; Mendelsohn, 1991; Marsac, 1992) : les thons sont continuellement à la recherche des agrégats de micronecton dont ils se nourrissent et leur physiologie limite leur répartition (dans les trois dimensions) à des gammes environnementales mouvantes bien définies.

Les facteurs de l'environnement sont donc probablement responsables des mouvements de la population d'albacores Atlantique (Cayré, 1990). En conséquence, sa modélisation à résolution spatiale fine ne peut être abordée sans prendre en compte le forçage écologique de l'environnement sur la répartition, les déplacements et l'accessibilité des albacores. L'analyse par modélisation additive généralisée (GAM) des relations entre l'abondance des thons et l'environnement hydrologique a conduit Maury (1998) à distinguer quatre échelles essentielles dans les mouvements de la population. À chacune de ces échelles correspond un type de mouvement de la population auquel peut être associée la variabilité d'un facteur de l'environnement donné (Maury *et al.*, sous presse). Ces relations non

linéaires mises en évidence à différentes échelles sont utilisées dans le présent travail pour formuler analytiquement un modèle des préférences environnementales des albacores en fonction de leur âge. Le couplage de ce modèle à un modèle d'advection-diffusion-réaction permet de représenter les mouvements de la population d'albacores dans l'espace et dans le temps et d'envisager différentes simulations. On aborde ainsi, par la simulation, le problème de la surexploitation locale des albacores.

Modélisation spatiale de la population d'albacores de l'Atlantique

Les données océanographiques utilisées dans la présente étude (Sea Surface Temperature SST, salinité de surface, profondeur de l'isotherme 20 °C ainsi que l'indice de production secondaire -IPS6-calculé par déplacement selon les courants marins de données de chlorophylle satellitaire -Maury, 1998) sont issues de simulations du modèle OPA7.1 (Delecluse *et al.*, 1993) développé au Lodyc (Laboratoire d'océanographie dynamique et de climatologie, Paris VI) dans le cadre du projet Opera (Morlière, 1989; Morlière *et al.*, 1989). Un tel modèle numérique peut être considéré comme un très puissant interpolateur spatio-temporel d'observations océanographiques.

Les données de pêche proviennent de la base de données de la Commission internationale pour la conservation des thons de l'Atlantique (Iccat) qui centralise les données statistiques concernant la plupart des pêcheries thonières dans l'ensemble de l'océan Atlantique. Dans cette étude, nous avons utilisé les données de capture et d'effort concernant deux flottilles très différentes : la flottille de senneurs FIS (Franco-Ivoir-Sénégalais) pendant la période 1980-1991 et la flottille palangrière japonaise pendant la période 1980-1993.

Le modèle développé est un modèle à trois compartiments couplés : environnement, population et flottilles de pêche. Il est donc néces-

saire, pour pouvoir coupler la dynamique de la population d'albacores à celle de l'environnement et des flottilles, de connaître d'une part la réponse fonctionnelle de la population à l'environnement (le passage de l'hétérogénéité environnementale multivariée à la variabilité d'un unique paramètre fonctionnel caractérisant de manière synthétique la qualité de l'habitat pour les albacores : l'affinité biologique) et ses variations avec l'état physiologique des animaux et de connaître, d'autre part, les variations de leur capturabilité en fonction de l'environnement physique et de l'exploitation pour pouvoir calculer des captures théoriques utilisables pour ajuster le modèle aux captures observées (fig. 1). Les résultats obtenus (Maury, 1998 ; Maury *et al.*, 1999 et sous presse) par analyse GAM des CPUE de senneurs et de palangriers et leur interprétation permettent de formuler explicitement ces relations.

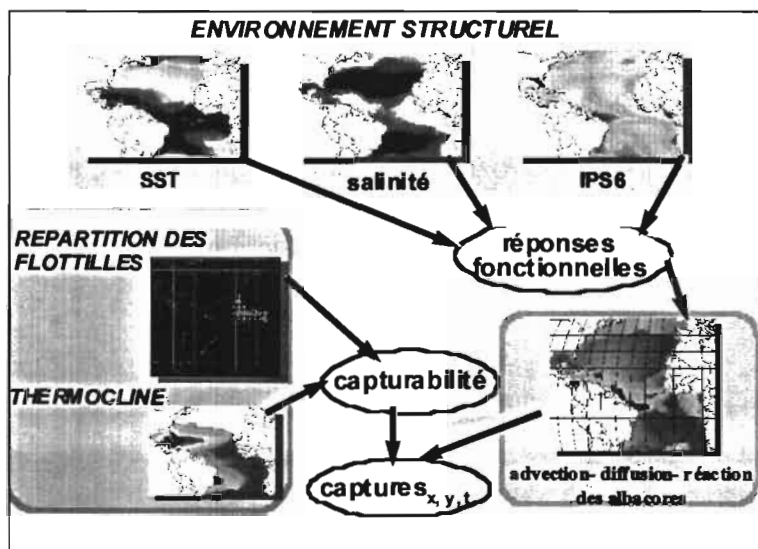


Figure 1

Principe schématique du modèle de déplacement forcé par l'environnement proposé. Le déplacement de la population est forcé par la température de surface (SST), la salinité et un indice de production secondaire (IPS6). La capturabilité est calculée en fonction de l'effort de pêche local et de la profondeur de la thermocline.

Formulation du modèle

Advection-diffusion-réaction de la population d'albacores

Une équation d'advection-diffusion est utilisée pour modéliser spatialement la population d'albacores et ses mouvements. Dans un tel modèle probabiliste, les mouvements de la population sont représentés par un terme aléatoire (diffusion) et un terme dirigé (advection) formulés à l'aide d'une équation aux dérivées partielles (EDP) continue dans l'espace et le temps (Okubo, 1980; Sibert et Fournier, 1994; Sibert *et al.*, 1996; Bertignac *et al.*, 1998; Maury et Gascuel, 1999; Sibert *et al.*, 1999). L'équation retenue est la suivante :

$$\frac{\partial N}{\partial t} = \frac{\partial \left((D + k \cdot \gamma \cdot N^r) \cdot \frac{\partial N}{\partial x} \right)}{\partial x} + \frac{\partial \left((D + k \cdot \gamma \cdot N^r) \cdot \frac{\partial N}{\partial y} \right)}{\partial y} + \frac{\partial \left(\frac{\partial ab}{\partial x} \cdot N \right)}{\partial x} + \frac{\partial \left(\frac{\partial ab}{\partial y} \cdot N \right)}{\partial y} - Z \cdot N$$

avec $N=N_{x,y,t}$ la densité de poissons de la cohorte considérée au point (x, y) au temps et à l'âge t , $D=D_{x,y,t}$ le coefficient de diffusion à l'échelle considérée (diffusivité), k et γ , des constantes permettant de caractériser la densité-dépendance de la sélection de l'habitat (plus la densité de poisson augmente, moins l'habitat est favorable, cf. Maury et Gascuel, 1999) $ab=ab_{x,y,t}$ l'affinité biotique locale du milieu (sa « favorabilité »); $F=F_{x,y,t}$ le coefficient de mortalité par pêche et $M=M_{x,y,t}$ le coefficient de mortalité naturelle.

Par souci de simplicité, la diffusion D et le coefficient de mortalité naturelle M ne varient pas avec la qualité du milieu. Le terme d'advection, par contre, est proportionnel au gradient de « favorabilité » du milieu (ab) : les albacores se dirigent vers les habitats les plus favorables. L'équation (1) est résolue numériquement grâce à un schéma de différenciation implicite sur une grille de cellules carrées d'un degré de côté de 30° sud à 50° nord. Le pas de temps est de 1 jour, les conditions aux frontières sont des frontières fermées (conditions de Neumann : $\frac{\partial N}{\partial x} = \frac{\partial N}{\partial y} = 0$ aux frontières) qui modélisent une barrière infranchissable comme un littoral par exemple.

Réponses fonctionnelles à l'environnement et calcul de l'affinité biotique ab

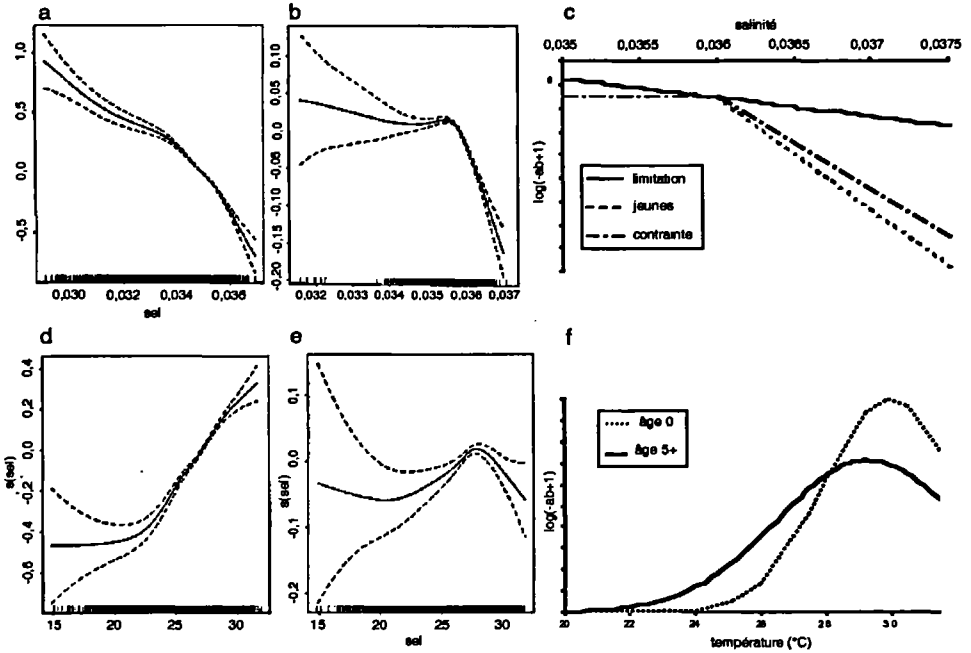
Seuls la température de surface (*SST*), la salinité (*sel*) et un indice trophique (l'indice de production secondaire *IPS₆* calculé par déplacement selon les courants marins de données de chlorophylle satellitaire - Maury, 1998 -), ont été retenus pour la modélisation de l'habitat des albacores. En effet, à eux seuls, ces trois facteurs peuvent être considérés comme des marqueurs pertinents de la répartition et des déplacements de l'albacore Atlantique à quatre échelles spatio-temporelles différentes (Maury 1998; Maury *et al.*, sous presse).

L'allure des relations GAM obtenues entre le log de l'abondance des albacores et chacun de ces facteurs par Maury 1998 permet de postuler une formulation paramétrique générale de l'affinité biotique en fonction de la *SST*, de la salinité et de l'*IPS₆*. On retient ainsi :

- une relation à seuil pour la salinité comportant deux relations linéaires différentes selon le niveau de salinité (une relation contraignante pour les faibles salinités et une relation limitante pour les forts niveaux de salinité) (cf. fig. 2);
- une relation gaussienne (compatible avec la notion d'optimum thermique) entre le log de l'affinité biotique et la température (cf. fig. 2);
- une relation linéaire avec l'*IPS₆*.

La modélisation additive généralisée correspond à une formulation additive des relations considérées. Une transformation exponentielle des relations utilisées pour caractériser l'affinité biotique (la favorabilité du milieu dont le gradient force les déplacements advectifs de la population) permet de revenir à un modèle multiplicatif plus conforme à la notion de niche écologique vue comme un hyper-volume à n dimensions environnementales (Hutchinson, 1957) :

$$\left\{ \begin{array}{l} \log(-ab_{age} + 1) = \left(\frac{\alpha_{age}}{\sigma_{age}} \cdot e^{-\left(\frac{sel - \beta_{age}}{2\sigma_{age}}\right)^2} \right) - \gamma_{age} \cdot salinite - \kappa \cdot salinite + \lambda_{age} \cdot IPS_6 \\ \gamma_{age} = 0 \text{ si } age > 3 \\ \kappa = 0 \text{ si } salinite < 0,036 \text{ kg} \cdot \text{kg}^{-1} \end{array} \right. \Leftrightarrow \left\{ \begin{array}{l} ab_{age} = \frac{e^{\left(\frac{\alpha_{age}}{\sigma_{age}} \cdot e^{-\left(\frac{sel - \beta_{age}}{2\sigma_{age}}\right)^2} \right)} \cdot e^{\lambda_{age} \cdot IPS_6}}{e^{\gamma_{age} \cdot salinite} \cdot e^{\kappa \cdot salinite}} + 1 \\ \gamma_{age} = 0 \text{ si } age > 3 \\ \kappa = 0 \text{ si } salinite < 0,036 \text{ kg} \cdot \text{kg}^{-1} \end{array} \right.$$



1 Figure 2

Relations obtenues par analyse GAM du log des abondances en fonction de la salinité (a pour les poissons d'âge 0-1 et b pour les poissons d'âge 4-5+) et de la température (d pour les poissons d'âge 0-1 et e pour les poissons d'âge 4-5+) et modélisation de ces relations (unités arbitraires) : pour la salinité (c), la relation limitante est celle qui concerne les poissons adultes et la relation correspondant aux juvéniles est la somme de la relation limitante et de la relation contraignante. Pour la température (f), on retient une relation gaussienne variable avec l'âge des poissons entre l'affinité biotique et la température.

avec $\alpha_{\text{âge}}$, le « poids » de l'effet thermique à chaque âge; $\beta_{\text{âge}}$, la température optimale pour chaque âge; $\sigma_{\text{âge}}$, la « tolérance thermique »; $\gamma_{\text{âge}}$, le poids du facteur salinité par âge; κ , le poids de l'effet limitant de la salinité qui est indépendant de l'âge et $\lambda_{\text{âge}}$, le poids du facteur IPS_6 . Cinq des six paramètres utilisés pour modéliser la réponse fonctionnelle des albacores à l'environnement varient donc avec l'âge physiologique des poissons.

Diffusion des poissons

Le coefficient de diffusion D varie avec la distance moyenne parcourue pendant un temps élémentaire par un poisson. Cette distance est proportionnelle à la vitesse de nage des poissons qui varie avec leur taille (Sharp et Dizon, 1978). Un exposant q permet de caractériser la non linéarité potentielle de cette relation (Aleyev, 1977) :

$$D = \delta \cdot l^\Theta$$

Le modèle de croissance en deux stances de Gascuel *et al.* (1992) qui est utilisé pour calculer la taille par âge est également utilisé pour exprimer la diffusion en fonction de l'âge des poissons (fig. 3).

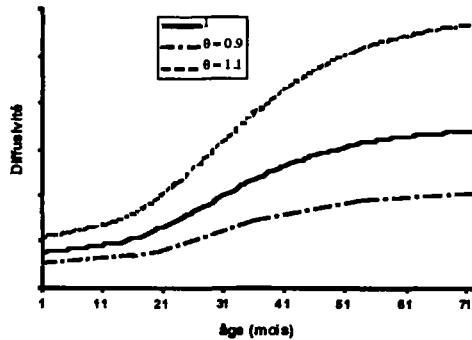


Figure 3
Modélisation de la variation du coefficient de diffusion des albacores en fonction de leur âge selon le paramètre Θ . La valeur numérique de la diffusivité n'est pas précisée *a priori* (unités arbitraires).

Mortalité naturelle

Le taux de mortalité naturelle utilisé en routine par le comité scientifique de l'Iccat est fixé arbitrairement à $0,8 \text{ an}^{-1}$ pour les âges 0 et 1 et $0,6 \text{ an}^{-1}$ ensuite. Ces deux niveaux permettent de rendre compte d'une mortalité juvénile probablement plus élevée que la mortalité des adultes. Dans le présent travail, une courbe de mortalité naturelle continue en fonction de l'âge est utilisée. L'usage d'un polynôme d'ordre deux permet d'envisager une mortalité plus élevée chez les jeunes poissons, une mortalité minimale chez les adultes de quatre ans et une légère sénescence chez les plus vieux poissons (fig. 4).

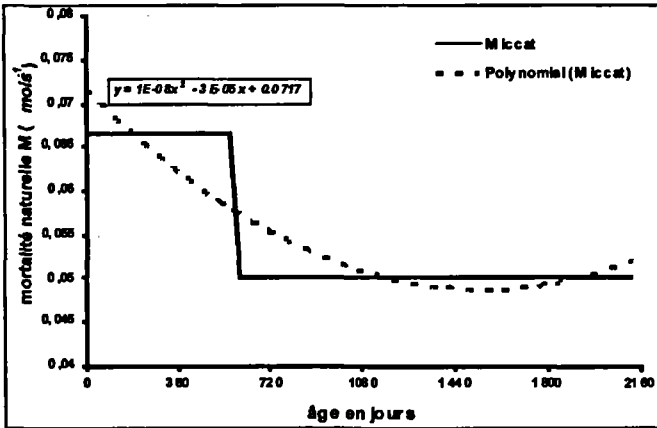


Figure 4
Mortalité naturelle mensuelle en fonction de l'âge des albacores en jours.
En trait continu, la mortalité utilisée par le comité scientifique de l'ICCAT.
En trait pointillé, la mortalité naturelle utilisée dans le présent travail.

Recrutement

Le modèle d'advection-diffusion-réaction utilisé ne s'intéresse qu'à la phase recrutée. Il ne représente pas explicitement le processus de recrutement qui est l'état initial de la dynamique de chaque cohorte. La répartition spatiale du recrutement est obtenue ici à l'aide d'un algorithme simple. Pour chacune des sept cohortes modélisées, les niveaux de recrutement sont calculés par une VPA à pas de temps mensuels. Ils sont ensuite répartis spatialement dans les zones de l'Atlantique tropical où la salinité le premier janvier 1980 est inférieure à une valeur seuil fixée à $0,03 \text{ kg.kg}^{-1}$. Ces zones, supposées être des zones de nurserie moyennes, sont essentiellement réparties le long des côtes du Golfe de Guinée ainsi qu'au large de l'embouchure de l'Amazonie (fig. 5). Bien que la salinité soit légèrement variable d'une année sur l'autre (notamment la zone favorable au large de l'Amazonie est en général légèrement plus étendue les autres années, ce qui pourrait conduire à un recrutement plus élevé à l'ouest), seule l'année 1980 a été utilisée en raison du caractère de toute façon arbitraire du choix de ces zones.



Figure 5

Zones de nurserie utilisées pour répartir spatialement le recrutement calculé par VPA. Ces zones correspondent aux zones où la salinité était inférieure à $0,03 \text{ kg.kg}^{-1}$ le 1er janvier 1980.

La population « pré-recrutée » ainsi répartie est ensuite redistribuée par advection et diffusion pendant cinq pas de temps en fonction des conditions environnementales au mois de janvier de l'année correspondante et en utilisant les préférences environnementales des albacores d'âge 0. Cette redistribution conduit à un état stationnaire (extinction des transitoires) de la répartition des albacores d'âge 0 en fonction de leur environnement qui est utilisé pour initialiser les simulations.

Formulation de la fonction de capturabilité des senneurs FIS

L'étude par modélisation additive généralisée des CPUE de senneurs FIS et son interprétation permet de proposer un modèle des variations de capturabilité des albacores pour les senneurs FIS pendant la période considérée (1980-1991) en fonction de l'effort de pêche et de la profondeur de la thermocline (approximée par la profondeur de l'isotherme $20 \text{ }^{\circ}\text{C}$). Pour rendre compte de l'augmentation de la capturabilité locale quand l'effort local augmente et de l'existence d'un plateau (Maury 1998; Maury *et al.*, 1998; Maury et Gascuel, soumis), on utilise une fonction non linéaire pouvant

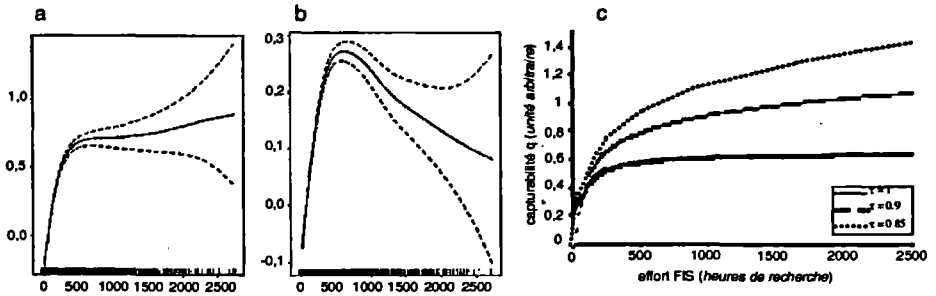


Figure 6

Relations obtenues par analyse GAM du log de la capturabilité en fonction de l'effort de pêche pendant la période 1980-1991 (a pour les poissons d'âge 0-1 et b pour les poissons d'âge 4-5+) et modèle retenu (c) pour représenter ces relations entre la capturabilité des albacores aux senneurs FIS et l'effort de pêche.

présenter un plateau (fig. 6). La partie croissante de la courbe correspond à l'augmentation de capturabilité des senneurs quand l'effort de pêche augmente (phénomène de coopération et d'espionnage des navires entre eux). La partie décroissante de la courbe observée chez les poissons adultes étant interprétée comme un phénomène de surexploitation locale (Maury *et al.*, 1998; Maury et Gascuel, soumis), celle-ci ne doit théoriquement pas être prise en compte dans le terme de capturabilité du modèle (on a donc $\tau \geq 1$ dans l'équation suivante).

L'effet de la profondeur de la thermocline sur la capturabilité des albacores aux senneurs est considéré comme étant négativement linéaire et variable avec l'âge des poissons. En conséquence, le modèle de capturabilité s'exprime de la manière suivante :

$$\ln(q+1) = \frac{\mu \cdot f}{(1+\omega \cdot f)^\tau} - \rho \cdot Z20 \quad \text{soit} \quad q = \frac{e^{\frac{\mu \cdot f}{(1+\omega \cdot f)^\tau}}}{e^{\rho \cdot Z20}} - 1$$

avec q le coefficient de capturabilité, f l'effort de pêche, μ , le paramètre caractérisant l'importance de l'accroissement de capturabilité; ω , le paramètre caractérisant la saturation de cet effet; τ , permettant de faire varier la forme générale de la relation et r caractérisant l'importance de « l'effet thermocline ».

Calibration, ajustement et validation du modèle

Calibration et ajustement du modèle aux CPUE des senneurs FIS

Le modèle présenté comporte un grand nombre de paramètres ($\alpha_{\text{âge}}$, $\beta_{\text{âge}}$, $\sigma_{\text{âge}}$, $\gamma_{\text{âge}}$, κ , $\lambda_{\text{âge}}$, D , θ , τ , μ , ω , ρ , soit 37 paramètres) dont les effets sont plus ou moins indépendants. Le très grand nombre d'observations de CPUE disponibles pour la présente étude (35 725 observations à la résolution 1 degré/quinzaine) permet de disposer d'un nombre de degrés de liberté suffisant pour envisager l'ajustement du modèle. Néanmoins, le temps de calcul rédhibitoire nécessaire à l'ajustement d'un tel modèle nous a conduit à calibrer « manuellement » le modèle (par tâtonnements successifs) et à n'ajuster, à chaque « run », que deux paramètres ($\mu_{\text{âge } 0}$ et $\mu_{\text{âge } 2, 3, 4}$ et $5+$) concernant la capturabilité. L'ajustement de ces deux paramètres liés à la capturabilité permet de disposer, à chaque étape de la calibration, d'un critère statistique caractérisant l'ajustement du modèle aux données. Toujours pour des raisons de temps de calcul, seule la cohorte 1986 est utilisée pour l'ajustement de ces paramètres, sans les âges 0 qui ne sont que partiellement recrutés. Le jeu de données finalement utilisé pour la calibration et l'ajustement comporte 13 560 observations).

Le critère statistique utilisé pour l'ajustement des deux paramètres de capturabilité et pour guider la calibration est un critère des moindres carrés. Pour symétriser la répartition fortement dissymétrique des CPUE, on utilise le $\ln(\text{CPUE}+1)$. En supposant que les $\ln(\text{CPUE}_k+1)$ observés (avec $k=1\dots n$ observations) sont une réalisation du vecteur aléatoire $[\ln(\text{CPUE}+1)]_k$, le modèle statistique de régression s'écrit donc de la manière suivante :

$$\left[\ln(\text{CPUE}_{i,j,t} + 1) \right]_k = f(x_{i,j,t}, \theta) + \varepsilon_{i,j,t} \quad k = 1 \dots n$$

avec f une fonction déterministe dépendant du vecteur de variables x et du vecteur de paramètres θ et $\varepsilon_{i,j,t}$, les erreurs supposées indépendantes pour chaque observation.

La série des $\ln(\text{CPUE}+1)$ observés étant fortement hétéroscédastique (pas d'homogénéité de la variance qui dépend de la valeur de $\ln(\text{CPUE}+1)$, (cf. fig. 8), on utilise, comme critère d'ajustement, la

somme des carrés des écarts pondérés par l'inverse de la variance par quinzaine du $\ln(\text{CPUE}+1)$ observé sur la cohorte 1986. Cette pondération permet de donner un poids équivalent à tous les âges :

$$SCE = \sum_{i=1}^n \frac{(\ln(U+1) - \ln(\hat{U}+1))^2}{\sigma_{qz}^2}$$

L'analyse des résidus de l'ajustement est une étape essentielle. Sous l'hypothèse de répartition normale et d'indépendance des erreurs de mesure des variables, l'estimateur du maximum de vraisemblance de q est celui des moindres carrés (Bard, 1974). Si le modèle choisi est correct, les résidus pondérés réduits

$$e_k = \frac{f(x_k, \hat{\theta}) - [\ln(\text{CPUE}_k + 1)]_{obs}}{\hat{\sigma}_{qz}}$$

doivent donc se comporter comme une suite de variables aléatoires indépendantes $N(0,1)$. L'hypothèse d'indépendance des erreurs étant supposée vérifiée, nous nous intéressons à l'hypothèse de normalité et d'homoscédasticité des résidus. L'examen graphique des résidus réduits en fonction des valeurs estimées de la variable réponse $f(x_k, \theta)$ (fig. 7) permet de constater qu'à l'exception des structures diagonales caractéristiques des variables positives, les résidus forment grossièrement une bande horizontale centrée sur 0.

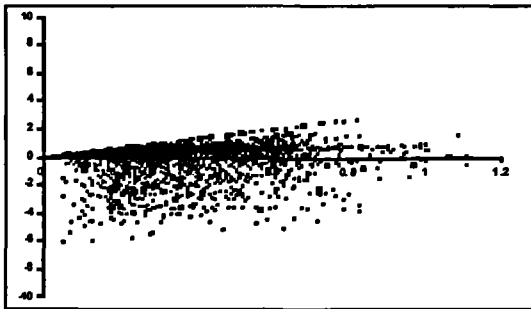


Figure 7
Résidus réduits en fonction des valeurs estimées de la variable réponse $f(x_{i,j,t}, \theta)$.

Par contre, l'hypothèse de normalité (aux zéros près) des résidus n'est visiblement pas respectée, la distribution de $\ln(PUE+1)$ restant très dissymétrique. Le critère des moindres carrés utilisé ne correspond donc pas au maximum de vraisemblance du modèle.

Préferendii		Capturabilité	
α_{0-1-2}	2,0	μ_{0-1}	10-6
α_{3-4-5+}	5,2	$\mu_{2-3-4-5+}$	3.10-6
β_{0-1-2}	30 °C	$\omega_{0-1-2-3-4-5+}$	0,02
β_{3-4-5+}	29,7 °C	$\tau_{0-1-2-3-4-5+}$	1,0
σ_{0-1-2}	2,0	$\rho_{0-1-2-3-4-5+}$	0,1
σ_3	2,6		
σ_{4-5+}	2,8	diffusion	
γ_0	6,0	δ	72nm ² .jour ⁻¹ .cm ⁻¹
γ_1	4,0	θ	1.05
γ_2	0,5		
γ_{3-4-5+}	0		
κ	50,0		
$\lambda_{0-1-2-3-4-5+}$	0,1		

I Tableau 1
Valeurs des paramètres estimés par calibration du modèle.

Validation du modèle, cohérence des résultats

Le caractère non linéaire du modèle étudié rend la calibration délicate. En effet, plusieurs combinaisons différentes des valeurs des paramètres peuvent conduire à des ajustements très proches d'un point de vue statistique. Ainsi, même en disposant d'un grand nombre d'observations, l'estimation des paramètres d'un tel modèle non linéaire comportant un grand nombre de paramètres reste problématique et doit rester soumise à son interprétation écologique. Il est donc particulièrement important que la validation du modèle soit fondée sur des sources d'information indépendantes de celles utili-

sées pour son ajustement. Les données de la pêche palangrière dont les caractéristiques (et notamment la répartition spatiale) sont très différentes de celles de la pêche à la senne utilisée pour l'ajustement sont donc utilisées pour évaluer le comportement global du modèle. La cohérence des résultats du modèle est analysée par comparaison visuelle de la répartition spatiale mensuelle moyenne des albacores adultes (âges 4 et 5+) estimée en cumulant les captures de la pêche palangrière toutes flottilles confondues de 1956 à 1993 avec les prédictions du modèle concernant les âges 5+ (représentatifs des captures palangrières) pour la cohorte recrutée en 1986 considérée comme étant une cohorte « normale » (fig. 8). Ce mode de validation empirique globale concerne donc essentiellement la répartition spatiale à grande échelle des poissons adultes.

Malgré le peu de précision du mode de validation globale utilisé (les cartes des captures palangrières sont des estimations moyennes des abondances soumises à une importante incertitude qu'on compare aux estimations du modèle concernant une année particulière), les résultats du modèle semblent cohérents et reproduisent bien la répartition spatiale et les mouvements à grande échelle de la population d'albacores adultes (âges 4 et 5+). Ses résultats semblent également cohérents avec les connaissances concernant la répartition spatiale et les déplacements des poissons juvéniles (âges 0 et 1). Le point qui demeure problématique concerne les albacores d'âge intermédiaire (2 et 3) qui sont peu présents dans les captures des senneurs Est Atlantique alors qu'ils semblent pourtant, d'après les résultats du modèle, être présents en grande quantité dans cette zone, comme les albacores plus âgés. Deux hypothèses doivent être envisagées pour expliquer cela :

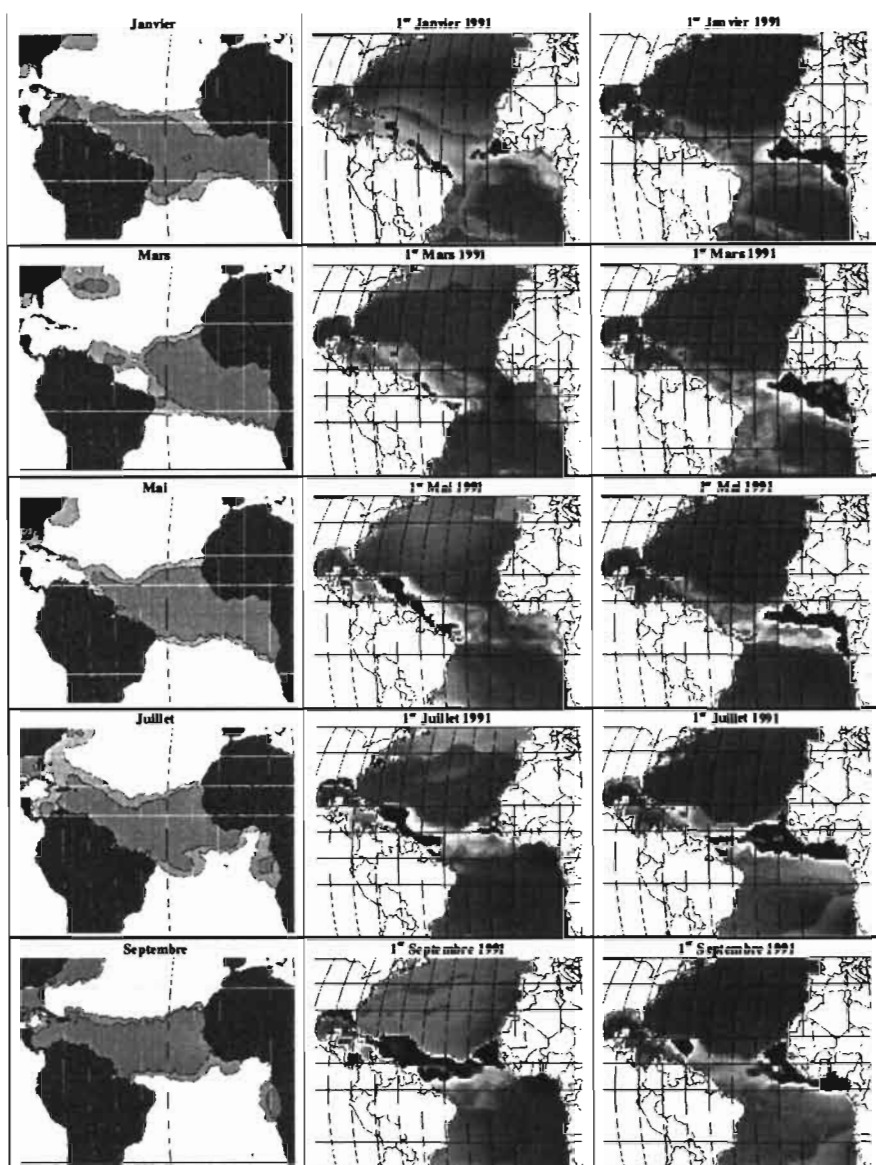
- le modèle ne rend pas bien compte de la répartition des pré-adultes d'âge 2 et 3 qui seraient répartis de manière beaucoup plus diffuse dans l'ensemble de l'océan et beaucoup moins sur la façade Est ;
- conformément aux prédictions du modèle, les poissons seraient présents sur la zone, mais, pour des raisons comportementales, ils seraient dispersés dans le milieu et leur capturabilité demeurerait beaucoup plus faible que celle des juvéniles, qui forment des bancs importants près de la surface, et que celle des adultes qui forment de grandes concentrations reproductives. En faveur de cette hypothèse, il est intéressant de noter que les tailles absentes des diagrammes de fréquences de tailles des captures de senneurs de

l'Atlantique Est sont pourtant présentes dans les histogrammes de captures des barques capverdiennes, également situées sur la façade Est Atlantique (Santa Rita Vieira, 1991).

■ Analyse de simulations : la surexploitation locale du stock d'albacores

De manière générale, le phénomène de surexploitation locale semble exister chez les thonidés (Fonteneau et Soubrier, 1996; Fonteneau *et al.*, 1997). En ce qui concerne l'albacore de l'Atlantique, l'usage d'une méthode de VPA spatialisée a permis de mettre en évidence des taux de mortalité par pêche locaux très élevés en début d'année appliqués aux poissons adultes présents dans la zone Est de l'océan (Maury, 1998). D'après ces résultats, ces taux de mortalité trimestriels pourraient atteindre 0.8 au premier trimestre (l'équivalent de 3.2 annuellement !). De tels niveaux de mortalité sont susceptibles d'entraîner d'importantes déplétions locales des poissons adultes. La comparaison de deux simulations concernant les poissons d'âge 5+, avec et sans pêche illustre clairement ce phénomène de surexploitation locale qui touche essentiellement les poissons âgés (fig. 8). Pour les poissons d'âge inférieur ou égal à 3, le phénomène est à peine visible et la répartition des poissons est très proche de ce qu'elle aurait été sans pêche.

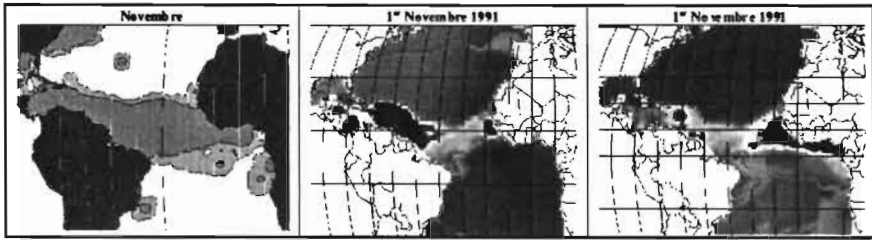
En tenant compte des captures des senneurs FIS, d'importantes déplétions locales apparaissent dans la population d'albacores. On retrouve alors pour les poissons d'âge 5+, à différentes périodes de l'année, le phénomène de « blessure » et de « cicatrisation » décrit de manière théorique par Maury et Gascuel (soumis) (le phénomène est moins marqué si on considère les poissons d'âge 4). Les plus fortes déplétions locales ont lieu en février, mars et avril, au large du Golfe de Guinée. En mai, la population d'adultes « cicatrise » avant de connaître à nouveau des épuisements locaux à partir de juillet au fond du Golfe de Guinée. Les poissons sont suffisamment



■ Figure 8

À gauche, interpolation spatiale des captures palangrières cumulées toutes flottilles confondues de 1956 à 1993.

Au milieu et à droite, simulations concernant la répartition des albacores d'âge 5+ en 1991. Deux simulations sont réalisées : l'une en tenant compte des captures réalisées par les senners FIS (au milieu) et l'autre sans en tenir compte (à droite).



■ Figure 8 (suite)

concentrés au large du Sénégal à ce moment-là pour rester nombreux malgré les fortes captures réalisées dans ces eaux. À partir du mois de juillet et jusqu'à la fin de l'année, le Golfe de Guinée est, dans une large mesure, vidé par la pêche des poissons d'âge 5+. Cette disparition des poissons âgés du Golfe de Guinée expliquerait les très faibles captures palangrières observées dans cette zone d'août à novembre (fig. 8).

Seules les captures des senneurs FIS ont été prises en compte dans nos simulations. Si on avait pris en compte les captures de toutes les flottilles et particulièrement celles, très importantes, des senneurs espagnols, le phénomène de déplétion locale des poissons âgés aurait été encore plus marqué, peut-être trop pour rester réaliste.

Quatre hypothèses alternatives sont donc à étudier dans des travaux futurs :

- soit le phénomène de surexploitation des vieux albacores est effectivement extrêmement marqué ;
- soit notre modèle concentre insuffisamment la population de vieux albacores dans le Golfe de Guinée pour expliquer les très fortes captures qui y sont observées ;
- soit la « viscosité » de la population d'albacores est trop importante dans le modèle et serait responsable d'une « cicatrisation » trop lente des déplétions locales de la population d'individus âgés ;
- soit les effectifs globaux dérivés du recrutement estimé par VPA sont insuffisants pour expliquer les fortes captures locales. La VPA sous-estimerait donc les effectifs totaux du stock en prenant mal en compte l'existence potentielle d'une importante biomasse cryptique par exemple ;

Rien ne permet, aujourd'hui, de choisir une de ces hypothèses plutôt qu'une autre. Néanmoins, même si le phénomène de blessure et de cicatrisation est exagéré par notre simulation, il est vraisemblablement manifeste et de grande importance chez les poissons âgés. En dehors des problèmes liés à l'usage des CPUE comme indices d'abondance, l'existence de tels phénomènes d'épuisements locaux pose la question de leur impact sur le long terme. En effet, « empêcher » les animaux de se reproduire massivement dans le golfe de Guinée ne risquerait-il pas, à terme, de provoquer un phénomène de sélection artificielle des individus se reproduisant dans des frayères marginales ?

Chercher à répondre à cette question renvoie à une autre question. Les albacores de l'Atlantique ont-ils un comportement de reproduction opportuniste les conduisant à se reproduire dans les conditions les moins mauvaises rencontrées, quelles qu'elles soient ? Ou, au contraire, ont-ils un comportement de reproduction obstiné les conduisant à rechercher toujours les mêmes conditions pour frayer ?

Conclusion

Les résultats du modèle d'advection-diffusion-réaction de la population d'albacores de l'Atlantique forcé par l'environnement semblent cohérents. Les déplacements de la population semblent, en effet, bien représentés à différentes échelles. Au-delà de son apport didactique, un tel modèle est un outil d'évaluation et d'exploration d'hypothèses concernant les mouvements des albacores et de leurs comportements en fonction de l'environnement. Il permet également d'envisager l'étude fine de la dynamique des pêcheries et de l'interaction entre flottilles. Grâce à différentes simulations, nous avons ainsi pu étudier différents points importants concernant le phénomène de surexploitation locale qui semble extrêmement marqué pour les albacores âgés à l'est de l'Atlantique. D'autres simulations non présentées ici (Maury, 1998) ont également permis d'étudier le homing reproductif saisonnier des albacores adultes vers le Golfe de Guinée où ils se reproduisent au premier trimestre de chaque année ainsi que l'impact des

conditions environnementales particulières des années 1983-1984 qui provoquent, dans le modèle, de profondes modifications de la répartition spatiale des animaux qui, associées à l'enfoncement concomitant de la thermocline, permettent d'expliquer les faibles rendements réalisés par les senneurs en 1984.

La mise en œuvre d'un tel modèle forcé par l'environnement est complexe et plusieurs enseignements peuvent être tirés de l'expérience réalisée ici :

Malgré un certain nombre de limitations, les données issues de la pêche commerciale sont souvent le seul moyen d'estimer la répartition spatiale des thons à grande échelle. L'identification des facteurs susceptibles de modifier la capturabilité et leur modélisation explicite est une étape essentielle à l'usage des CPUE. Dans cette perspective, les flottilles thonières de l'Atlantique ont l'avantage d'être relativement homogènes et de couvrir de grandes surfaces et des biotopes variés. En outre, le caractère antagoniste des différents forçages environnementaux sur la répartition des thons requiert une analyse non linéaire. Les modèles GAM se sont montrés très utiles pour mener efficacement une telle analyse exploratoire des CPUE commerciales, préliminaire à la modélisation analytique présentée ici.

Un certain nombre d'améliorations sont en cours de développement pour améliorer la pertinence du modèle. Parmi celles-ci, citons :

- intégration d'un terme de diffusion variable avec la favorabilité du milieu (Mullen, 1989, Bertignac *et al.*, 1998). Il est en effet vraisemblable que la diffusion des poissons augmente quand la favorabilité du milieu diminue ;
- une étude plus approfondie du rôle de la salinité qui semble poser des problèmes en interdisant certaines zones aux albacores dans le modèle alors qu'ils y sont manifestement présents dans la réalité. Une formulation alternative du modèle s'appuie sur une absence de limitation par la salinité accompagnée d'une modification de la fonction de favorabilité thermique empêchant les albacores de trop s'éloigner de l'optimum. La fonction gaussienne utilisée pour représenter la relation avec la SST est alors remplacée par une fonction de type parabole comme dans SHADYS (Maury, 1998) ;
- l'indice IPS est un indice moyen qui doit être affiné en utilisant les champs de courant de chaque année et sa sensibilité au coefficient de diffusion employé devrait être testée ;

- le modèle doit prendre en compte toutes les captures réalisées dans l'Atlantique et pas seulement les captures de senneurs FIS.

Enfin, et c'est un point essentiel, la calibration réalisée est extrêmement grossière. En toute rigueur, un ajustement de l'ensemble des paramètres (y compris du recrutement) par la méthode du maximum de vraisemblance doit être utilisé.

Bibliographie

- ALEYEV Y.G., 1977 —
Nekton. Dr. W. Junk b.v., Publishers,
The Hague. VI, 435 p.
- ANON., 1997 —
Report of the working group
on tropical tunas. *Rec. Doc. Scient.*
SCRS, ICCAT Madrid.
- BARD Y., 1974 —
Non linear parameter estimation.
Academic Press, New York, 341 p.
- BERTIGNAC M., LEHODEY P.,
HAMPTON J., 1998 —
A spatial population dynamics
simulation model of tropical tunas
using a habitat index based on
environmental parameters. *Fish*
Oceanogr., 7 : 326-334.
- CAYRÉ P. 1990 —
Les migrations : un comportement
déclenché par l'environnement.
Rec. Doc. Scient. ICCAT.
Vol. XXXII, 158-168.
- CAYRÉ P., BARD F.X.,
DIOUF T., 1988 —
« Les migrations des thonidés de
l'Atlantique ». *In* : Fonteneau and
Marcille (eds.). *Ressources, pêche et*
biologie des thonidés tropicaux de
l'Atlantique. FAO Tech. Doc. 292 :
111-156.
- CAYRÉ P., AMON KOTHIAS J.B.,
STRETTA J.M., DIOUF T., 1988 —
« Biologie des thons ». *In* :
Fonteneau and Marcille (eds.).
Ressources, pêche et biologie des
thonidés tropicaux de l'Atlantique.
FAO Tech. Doc. 292 : 157-264.
- DELECLUSE P., IMBARD M., LÉVY C.,
MADEC G., 1993 —
OPA Ocean General Circulation
Model, reference manual, 93/03.
- FONTENEAU A., 1997 —
Introduction aux problèmes
des relations thons-environnement
dans l'Atlantique. *In* : proceedings of
the ICCAT Symposium, Les Açores,
Juin 1996.
- FONTENEAU A., MARCILLE J., 1988 —
Ressources, pêche et biologie
des thonidés tropicaux de l'Atlantique
Centre-Est. FAO document technique
sur les pêches. Fonteneau A. Et
Marcille J. (eds.). *FAO Tech. Doc.*
292, 391 p.
- FONTENEAU A., GASCUEL D.,
PALLARES SOUBRIER P., 1997 —
Vingt-cinq ans d'évaluation des
ressources thonières dans l'Atlantique :
quelques réflexions méthodologiques.
in : Ouvrage du Symposium ICCAT,
Les Açores, Juin 1996.

- FONTENEAU A.,
PALLARES SOUBRIER P., 1995 —
Interactions between tuna fisheries :
a global review with specific
examples from the Atlantic ocean.
In Status of interaction
of Pacific tuna fisheries in 1995.
Shomura, Majkowski and Harman
(eds.). Proceedings of the second
FAO expert consultation on
interactions of pacific ocean tuna
fisheries. *FAO fisheries technical
paper*. 365 : 84-123.
- GASCUEL D., FONTENEAU A.,
CAPISANO C., 1992 —
Modélisation d'une croissance en deux
stades chez l'albacore (*Thunnus
albacares*) de l'Atlantique est. *Aquat.
Living Resour.*, 5 (3) : 155-172.
- MARSAC F. 1992 —
*Étude des relations entre
l'hydroclimat et la pêche thonière
haitienne tropicale dans l'Océan
Indien*. Thèse de doctorat. Université
de Bretagne Occidentale, 353 p.
- MAURY O., 1998 —
*Modélisation spatiale en halieutique.
Approche par simulateur sous SIG.
Application à la modélisation
hiérarchique de la population de thons
albacore (Thunnus albacares) de
l'Atlantique tropical*. Thèse de doctorat
de l'Ensar, Rennes, France, 350 p.
- MAURY O., GASCUEL D., 1999 —
SHADYS (Simulateur halieutique de
dynamiques spatiales), a GIS based
numerical model of fisheries.
Example application : the study of a
marine protected area. *Aquat. Living
Resour.*, 12 (2) : 77-88.
- MAURY O., GASCUEL D., soumis. —
« Local overfishing » and fishing
tactics. Theoretical meaning and
applied consequences on
assessment. *Aquat. Living Resour.*
- MAURY O, GASCUEL D., FONTENEAU A.,
DE ROSA A.L., sous presse —
Hierarchical Organisation of Non
Linear Processus Relating Yellowfin
Tuna Distribution to the Environment.
Can. J. Fish. Aquat. Sci.
- MAURY O, Gascuel D.,
Fonteneau A., 1998 —
Analyse non paramétrique
des influences de l'environnement
et de l'effort sur l'estimation
des biomasses locales de thons
albacore (*Thunnus albacares*)
dans l'Atlantique.
Utilisation des méthodes GAM.
XXXe Journées de Statistique,
Session biométrie et halieutique,
Rennes, 25-29 mai 1998, 4 p.
- MENDELSSOHN R., 1991 —
« Relating fisheries to the
environment in the Gulf of Guinea :
information, causality and long term
memory ». *In* : P. Cury and C. Roy
eds. *Pêcheries Ouest Africaines.
Variabilité, instabilité et changement*.
Orstom Editions : 446-465.
- MENDELSSOHN R., ROY C., 1986 —
« Environmental Influences on the
French, Ivory-Coast, Senegalese and
Moroccan Tuna Catches in the Gulf
of Guinea ». Proceedings of the
ICCAT conference on the
international skipjack year program.
P.E.K. Symons, P.M. Miyake and G.T.
Sakagawa eds : 170-188.
- MORLIERE A., 1989 —
Climatologie mensuelle d'une
simulation de l'océan Atlantique
tropical, *Rapp Int. LODYC 89/07*,
76 p.
- MORLIERE A., DELECLUSE P.,
ANDRICH P., CAMUSAT B., 1989 —
Une évaluation des champs
thermiques simulés par un modèle de
circulation générale océanique dans
l'Atlantique tropical, *Oceanol. Acta.*,
12 (1) : 9-22.
- MULLEN A.J., 1989 —
Aggregation of fish through variable
diffusivity. *Fishery Bulletin*,
87 (2) : 353-362.

- OKUBO A., 1980 — Diffusion and ecological problems : mathematical models. *Biomathematics* Vol.10. Springer-Verlag, 254 p.
- SANTA RITA VIEIRA M.E., 1991 — Saison de ponte et sex-ratio des albacores captures au Cap Vert. *In* Rapport de l'année albacore. *Rec. Doc. Scient. ICCAT*. Vol. XXXVI : 564-586.
- SHARP G.D., DIZON A.E., 1978 — *The physiological ecology of tunas*. Sharp and Dizon (eds.). Academic Press, New York, 485 p.
- SIBERT J., HAMPTON J., FOURNIER D.A., 1996 — Skipjack movement and fisheries interaction in the western Pacific. *In* Status of interaction of Pacific tuna fisheries in 1995. Proceedings of the second FAO expert consultation on interactions of pacific ocean tuna fisheries. Shomura, Majkowski and Harman (eds.). *FAO fisheries technical paper*, 365 : 402-424.
- SIBERT J. R., FOURNIER D.A., 1994 — Evaluation of Advection-Diffusion Equations for Estimation of Movement Patterns from Tag Recapture Data. Proceedings of the first FAO expert consultation on interactions of pacific ocean tuna fisheries. Vol. 1. R. S. Shomura, J. Majkowski and S. Langi (eds) *FAO fisheries technical paper* 336/1, 326 p.
- SIBERT J., HAMPTON J., FOURNIER D.A., BILLS P., 1999 — An advection-diffusion-reaction model for the estimation of fish movement parameters from tagging data, with application to skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 56 : 925-938.