

P. NIVAL, J. BOUCHER & M. BHAUD. — III^e Colloque du Programme national sur le déterminisme du recrutement.

UTILITÉ DU SYSTÈME EXPERT *CLIMPROD* POUR LA CONNAISSANCE DU DÉTERMINISME DU RECRUTEMENT

PAR

Pierre FRÉON⁽¹⁾, Bodgan KWIECINSKI⁽²⁾ et Dario LOPEZ⁽³⁾

MOTS-CLÉS : Crevette
Modèle de production
Effets de l'environnement
Dynamique des populations
Remontées d'eau profonde

KEY-WORDS : Shrimp
Production model
Environmental effects
Population dynamics
Upwelling

Résumé

Abstract

Efficiency of the CLIMPROD software in studies on recruitment variability

Une vingtaine de modèles globaux de production comportant une variable climatique ont été proposés (FRÉON, 1986). CLIMPROD est un système expert qui permet de choisir, parmi ces modèles, le mieux adapté au stock considéré en fonction de critères objectifs ou empiriques. Le modèle retenu est ensuite ajusté aux données par régression non-linéaire, puis validé par des tests non-paramétriques (jackknife). A partir de quelques exemples pris dans des régions de remontées d'eau profonde, on montre les possibilités du logiciel, son intérêt et ses limites. L'exemple du stock de crevettes du Panama est analysé plus en détail.

Twenty surplus production models including an environmental variable have been proposed (FRÉON, 1986). CLIMPROD is an expert-system which helps the user to select the model best adapted to his case according to both scientifically accepted knowledges and empirical criteria. The software fits the models to the data set using a non-linear regression routine, assesses the fit with parametric and non-parametric (jackknife) tests, and provides a graphic presentation of the results. Several examples from upwelling areas are given, demonstrating the capacities and limits of the software. The case of the Panama shrimp fishery is analysed in more detail.

(1) Centre ORSTOM, BP 5045, 34032 Montpellier, France.

(2) Centro de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad de Panamá, Ciudad Universitaria Octavio Méndez Pereira, Panamá, República de Panamá.

(3) Dirección General de Recursos Marinos, Ministerio de Comercio e Industrias, Panamá, República de Panamá.

INTRODUCTION

Dans sa phase actuelle, le Programme national sur le déterminisme du recrutement doit permettre d'identifier pour certains stocks le(s) mécanisme(s) du déterminisme du recrutement. La validation des hypothèses ne peut se faire que sur le long terme. Elle nécessite évidemment de disposer pour chacun des stocks concernés d'au moins deux longues séries chronologiques : l'une concernant la (les) variable(s) climatique(s) prédominante(s), l'autre le recrutement, les séries chronologiques intermédiaires (premiers stades larvaires, pré-recrutement) ne pouvant être collectées indéfiniment en raison des coûts de l'échantillonnage généralement mis en œuvre.

L'obtention d'un indice de recrutement est aisée pour les stocks exploités dont on connaît avec précision la structure d'âge des captures. Dans le cas contraire, on sera contraint d'utiliser un modèle global de production prenant en compte l'effet cumulatif des variations du recrutement sur plusieurs classes d'âges exploitées simultanément. C'est dans ce dernier cas que le logiciel CLIMPROD peut fournir une aide appréciable.

Une vingtaine d'équations permettant l'introduction d'une variable climatique dans les modèles globaux de production ont été proposées (FRÉON, 1986, 1988, 1991). Cette variable apparaît dans les équations soit au niveau de l'abondance du stock, soit au niveau de sa capturabilité. CLIMPROD est un système expert qui,

en utilisant les techniques de l'intelligence artificielle, permet de choisir parmi tous les modèles globaux le mieux adapté au stock considéré. Cette sélection se fonde sur des critères objectifs et/ou empiriques, généralement reconnus par la communauté scientifique. Après une description statistique et graphique du jeu de données, le programme pose de façon interactive des questions concernant la biologie de l'espèce et la structure du stock, afin d'appliquer certaines règles de décision pré-établies. Le modèle retenu est ensuite ajusté aux données par régression non-linéaire, puis statistiquement "validé" par des tests non-paramétriques (jackknife). Une présentation graphique des résultats est enfin proposée.

A partir de quelques exemples sur des stocks de poissons pélagiques côtiers et de crevettes, pris dans des régions d'upwelling (résurgence côtière d'eau profonde riche en sels nutritifs), on montre les possibilités du logiciel, son intérêt et ses limites. L'exemple du stock de crevettes du Panama, moins documenté que les autres, est ici plus particulièrement développé.

Cette communication reprend, dans sa première partie, une communication en anglais présentée au Symposium de Sendai (Japon) (FRÉON *et al.*, 1991), sur la variabilité à long terme des populations de poissons pélagiques et de leur environnement. Les deux autres parties, en particulier l'exemple du stock de crevettes du Panama, en constituent l'originalité.

PRÉSENTATION DU LOGICIEL

GÉNÉRALITÉS

Le logiciel a été conçu par des chercheurs de l'ORS-TOM (Institut français de recherche scientifique pour le développement en coopération) à la demande de la FAO (FRÉON *et al.*, 1991). Il est prévu pour des micro-ordinateurs de type PC/XT/AT compatibles utilisant le système d'exploitation MS-DOS. Il est totalement interactif et présente deux modes de fonctionnement :

d'une part un usage par décision directe de l'utilisateur de différents utilitaires de description statistique et graphique des données, puis d'ajustement de modèles (utilitaires écrits en TURBO C); d'autre part, une sélection automatique du modèle approprié avec indication du cheminement du système expert. Cette dernière modalité de fonctionnement utilise un moteur d'inférence écrit en TURBO PROLOG. Elle applique moins d'une centaine de règles qui sont interactives avec l'information provenant :

— des réponses de l'utilisateur à des questions concernant le stock, indépendamment des données brutes (exemple : "durée de vie de l'espèce?");

— des résultats de l'analyse statistique du jeu de données (exemples : nombre d'observations, rapport entre l'étendue de l'effort de pêche et son minimum);

— et des déductions de l'utilisateur suite à la présentation de graphiques concernant le jeu de données (exemple : "est-ce que cette série chronologique semble instable?" ou "voyez-vous une relation décroissante sur ce graphique?").

Ce dernier exemple montre que certaines questions sont posées alors qu'une simple analyse statistique aurait permis d'apporter une réponse. Dans pareils cas, une aide graphique ou statistique est généralement proposée mais la décision finale appartient à l'utilisateur. En effet, une analyse statistique élémentaire ne fournit pas nécessairement la meilleure réponse (relation non linéaire, structuration des données par un ou deux points anormaux). Ainsi l'utilisateur est-il à tout moment obligé de réfléchir sur les causalités de la structure de ses données. Pour presque toutes les questions, l'utilisateur peut signifier qu'il ignore la réponse et le logiciel choisit alors l'option la plus vraisemblable. Toutefois, l'intérêt du logiciel réside dans l'utilisation d'un maximum d'informations externes au simple jeu de données afin de tenter de pallier les lacunes de l'approche globale. Si un trop grand nombre de réponses reste inconnu, CLIMPROD indiquera dans la plupart des cas qu'il ne peut conclure. Les auteurs considèrent en effet que cette approche nécessite un minimum de connaissances sur le stock étudié et tentent d'éviter ainsi une utilisation impropre de cet outil. Des écrans d'aide sont disponibles à tout instant. Le programme est structuré et n'utilise pas nécessairement la totalité des questions programmées.

A partir du menu principal, l'utilisateur peut :

- créer ou sélectionner un fichier de données;
- remettre à jour ce fichier;
- rechercher automatiquement le modèle le mieux adapté à l'aide du système expert;
- visualiser le résumé du raisonnement du système-expert;
- sélectionner lui-même le modèle de son choix;
- obtenir la présentation graphique du modèle;
- valider ce modèle par la méthode du jackknife;
- utiliser prudemment ce modèle à des fins prédictives.

SAISIE DES DONNÉES ET MISE À JOUR

Le jeu des données de base que nécessite CLIMPROD se compose simplement de deux séries chronologiques de valeurs moyennes annuelles concernant la pêche, prise (Y) et effort de pêche (E), permettant de calculer la prise par unité d'effort ou p.u.e. ($U=Y/E$), et d'une série chronologique d'une variable de l'environnement (V), calculée à l'échelle saisonnière ou annuelle. Un minimum de 12 triplets de valeurs annuelles consécutives est exigé par le programme, sans données absentes. Un éditeur pleine page permet la saisie, les corrections et la mise à jour des fichiers.

STATISTIQUES ET GRAPHIQUES UNIVARIÉS

Pour chacune des quatre variables définies ci-dessus (Y, E, U, V), on calcule les descripteurs statistiques usuels (taille de l'échantillon, moyenne, variance, écart-type, coefficient de variation, coefficients d'aplatissement - skewness - et de symétrie - kurtosis -, minimum, maximum, amplitude, médiane). Un histogramme de distribution des fréquences par classe est présenté afin de détecter d'éventuels points "anormalement" excentrés. En fonction des types de distribution observés, le système expert de CLIMPROD arrêtera l'analyse ou affichera des messages d'avertissement ou de conseil.

GRAPHIQUES BI-VARIÉS

CLIMPROD présente en premier lieu les graphiques des séries chronologiques des variables afin de permettre à l'utilisateur de déceler toute forte instabilité qui pourrait limiter l'interprétation des résultats dans certains cas (influence de E ou de V sur plusieurs années pour une même classe d'âge). Ensuite les relations suivantes sont présentées : Y en fonction de E, Y en fonction V, U en fonction de E, U en fonction de V. Enfin d'autres graphiques sont proposés en fonction des réponses données (E *versus* V; résidus de U, après ajustement d'un modèle simple, *versus* E ou V).

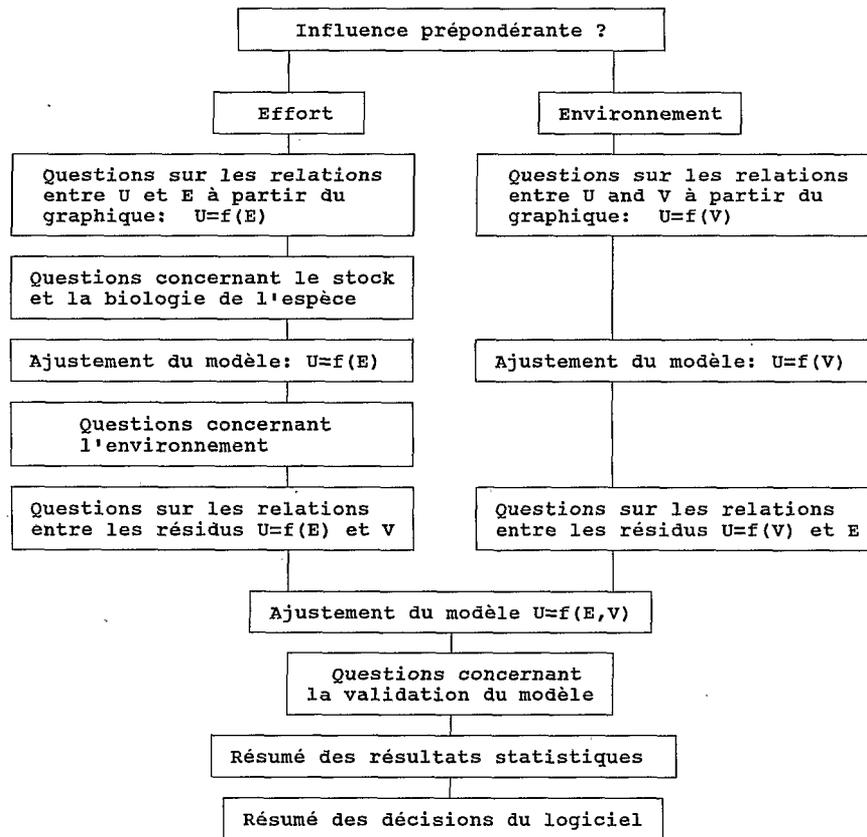


FIG. 1. — Organigramme partiel et simplifié de CLIMPROD où E est l'effort de pêche, U la prise par unité d'effort et V une variable de l'environnement.

FIG. 1. — Partial and simplified flow diagram of CLIMPROD, where E is the fishing effort, U the catch per unit of effort and V an environmental variable.

QUESTIONS PERMETTANT DE CHOISIR LE MODÈLE

Quatre questions concernant le respect des règles de base d'utilisation des modèles globaux de production sont systématiquement posées (voir *annexe 1*), tout comme les deux questions suivantes :

— “Pensez-vous que l'influence de l'effort de pêche sur les prises par unité d'effort est plus importante que celle de l'environnement ?”. La réponse à cette question, faisant suite à des présentations de graphiques, oriente le logiciel vers des modèles intermédiaires simples de type $U = f(E)$ ou $U = f(V)$, comme l'indiquent la *figure 1* et le début de l'*annexe 2*. Une erreur manifeste dans cette réponse sera signalée par le logiciel ou l'empêchera de conclure, mais si la prédominance effective de l'effort ou de l'environnement sur la p.u.e. n'est pas très marquée, l'incidence de la

réponse sur le choix du modèle multivarié final sera minime;

— “Est-ce que la variable de l'environnement influence l'abondance, la capturabilité ou les deux à la fois ?”. La version actuelle de CLIMPROD ne propose pas d'aide directe pour répondre à cette question clé. On suppose que l'utilisateur connaît le mécanisme d'action de l'environnement sur le stock, ou qu'il a déjà effectué des analyses de séries chronologiques en utilisant une échelle spatio-temporelle mensuelle ou hebdomadaire (FRÉON, 1988) afin de déterminer si l'environnement présente un effet sur U sans délai notable (influence sur la capturabilité) ou avec un délai de plusieurs mois ou années (influence sur l'abondance). Dans le cas où plusieurs classes d'âge sont exploitées simultanément, un effet prédominant sur la capturabilité pourra cependant se faire sentir sur plusieurs années, ce qui complique l'interprétation.

Entre ces deux questions principales, le logiciel posera une ou plusieurs questions afin de déterminer la relation mathématique la mieux adaptée entre U et E (modèle linéaire de Schaefer, modèle exponentiel de Garrod et Fox ou modèle généralisé de Pella et Tomlinson), ainsi que celle entre U et V (linéaire, exponentielle ou quadratique). Les formules sont présentées dans l'annexe 2 et l'ensemble des questions dans l'annexe 1.

AJUSTEMENT DU MODÈLE

Dans le cas des situations de non-équilibre (états de transition), l'approximation de l'état d'équilibre est utilisée (FOX, 1975) : une moyenne mobile pondérée de E est calculée. Dans le cas d'un décalage temporel entre l'influence de l'environnement et les rendements, un délai est intercalé entre les moyennes mobiles pondérées de V et U (FRÉON, 1988, 1991). L'algorithme de Marquardt est utilisé pour l'estimation par la technique des moindres carrés des paramètres des formules non linéaires. Il s'agit d'une méthode itérative qui, à partir de valeurs initiales des paramètres du modèle, cherche par approximations successives leurs valeurs optimales. Selon les modèles, les valeurs initiales des paramètres sont 1, 0, ou une valeur calculée après linéarisation (ou simplification) de la formule initiale. En premier lieu, le pourcentage de variabilité expliqué par le modèle est indiqué (R^2). Les étapes suivantes dépendent de la qualité de l'ajustement :

— après l'étape de l'estimation d'un modèle simple bi-varié, si $R^2 < 40\%$, le programme s'arrête ou invite l'utilisateur à donner de nouvelles réponses aux ques-

tions pour lesquelles il a indiqué qu'il ne connaissait pas la réponse. Si $R^2 > 90\%$, une validation du modèle bi-varié est tentée. Si $40\% < R^2 < 90\%$, le logiciel tentera de trouver un modèle multivarié $U = f(E, V)$.

— après l'étape de l'estimation d'un modèle multivarié, si $R^2 > 70\%$, une tentative de validation sera réalisée.

VALIDATION DU MODÈLE

La validation est essentiellement fondée sur une estimation de R^2 et des intervalles de confiance des paramètres du modèle par la méthode du jackknife (DUCAN, 1978; EFRON et GONG, 1983). Cette méthode consiste à effectuer autant d'ajustements qu'il y a de triplets d'observations annuelles, en retirant successivement une année du jeu de données initial. Ceci permet de contrôler la stabilité du modèle et d'estimer sans biais R^2 et les coefficients de régression. L'analyse graphique des résidus et du modèle est également utilisée dans cette étape de validation.

RÉSUMÉ DES DÉCISIONS DU SYSTÈME-EXPERT

A la fin des étapes de choix assisté ou direct du modèle et de son ajustement, l'utilisateur peut afficher un résumé de la chaîne de raisonnement suivie par le système expert et des principales règles appliquées. A noter qu'une option du programme permet de suivre pas à pas l'application de toutes les règles, en cours d'exécution.

PROBLÈMES LIÉS AUX RELATIONS NON-LINÉAIRES ENTRE P.U.E. ET ENVIRONNEMENT

L'expression mathématique décrivant les relations théoriques entre p.u.e. et effort de pêche se réduit généralement à un modèle simple, pouvant être facilement linéarisé : modèle linéaire dans le cas du modèle de Schaefer et modèle exponentiel dans le cas du modèle de Fox et Garrod. Seul le modèle de Pella et Tomlinson est un peu plus complexe, mais la relation entre effort et p.u.e. reste monotone. Il en va tout autrement des

relations entre p.u.e. et environnement, qui en théorie peuvent prendre toute forme de fonction mathématique, monotone ou non.

Dans le cas des espèces pélagiques côtières par exemple, les effets du vent peuvent être de direction opposée selon leur intensité ou la période du cycle de vie sur laquelle ils interviennent (voir LASKER (1985), pour une synthèse). Les effets du vent de surface sur

l'intensité de l'upwelling côtier, et donc sur la remontée dans la zone euphotique des sels minéraux, sont connus de longue date. Cet enrichissement est susceptible de favoriser l'ensemble de la chaîne trophique : phytoplancton, zooplancton et poissons planctonophages auxquels nous nous intéressons ici. Ces poissons peuvent bénéficier des forts upwellings à différents stades de leur développement et par divers mécanismes : diminution de la mortalité naturelle (premiers stades, plus particulièrement) ou augmentation de la vitesse de croissance (juvéniles), du facteur de condition et de la fécondité (adultes). Les forts vents de surface peuvent à l'opposé présenter des effets négatifs, en particulier sur les stades larvaires, soit en raison du transport des œufs et des larves hors des nourriceries, soit en raison de la turbulence qu'ils induisent dans le milieu. Celle-ci provoque la dispersion des essais de plancton et défavorise les larves qu'ils en nourrissent. Ces connaissances ont ouvert la voie à des modèles linéaires concernant la production halieutique : modèles structuraux (NELSON *et al.*, 1977; LOUCKS et SUTCLIFFE, 1978; PARRISH et MAC CALL, 1978) ou modèles globaux (FRÉON, 1983, 1984, 1988; CURY et ROY, 1987). A partir de la généralisation du concept de zone spatio-temporelle optimale pour la reproduction et le développement des espèces pélagiques côtières proposé par PARRISH *et al.* (1983) dans les régions d'upwelling, FRÉON (1984) a tenté de modéliser la production de sardinelles du Sénégal en prenant en compte non seulement l'intensité du vent durant la période d'upwelling (novembre à mai) mais aussi durant les deux saisons de reproduction (juin et novembre) de l'année antérieure aux captures. Les coefficients de régression du modèle exponentiel-linéaire retenu étaient de signes contraires pour les deux périodes, mais celui correspondant aux deux saisons de reproduction était non significatif. En dépit de l'absence de données convenables ou de méthode permettant d'ajuster correctement des modèles non-monotones, des formulations empiriques ont été proposées

(FRÉON, 1986). La solution retenue consistait à inclure une fonction quadratique (parabole) dans les modèles conventionnels de production, mais l'introduction d'une fonction plus "flexible" avait également été proposée ($aV \exp(-bV)$), où V est la variable climatique et a et b des coefficients). La version actuelle de CLIM-PROD ne propose que quelques modèles comportant une composante parabolique, sans terme constant (d'autres formulations seront introduites dans la prochaine version).

Utilisant des outils statistiques récents sur le même stock, CURY et ROY (1989) concluent que la relation entre le vent moyen de novembre à mai au cours de l'année antérieure et les p.u.e. se représente sous forme de dôme. Cependant, compte tenu de la forte autocorrélation des séries mensuelles de vitesse du vent, il n'est pas exclu que cette relation soit liée à la combinaison de deux effets linéaires de directions opposées ayant lieu aux deux périodes précédemment mentionnées. A partir de cet exemple et de trois autres jeux de données provenant de régions d'upwelling côtier, ils généralisent le concept de "fenêtre optimale" de l'environnement, c'est-à-dire de gammes de valeurs de la variable environnementale, considérées comme optimales pour l'espèce. Bien que ce concept paraisse en théorie parfaitement justifié et dans la lignée des dernières avancées sur ce sujet (LASKER, 1978; WROBLEWSKI et RICHMAN, 1987), la démonstration proposée à partir de l'utilisation de l'algorithme ACE⁽¹⁾ de BREIMAN et FRIEDMAN (1985a) reste à nos yeux discutable. En effet, le nombre de points disponibles reste faible dans les exemples retenus (14 à 29 observations); s'agissant de la mise en évidence de relations non-monotones et multivariées, le nombre de degrés de liberté résiduel est donc limité et la forme de la relation sensible aux points excentrés (BREIMAN et FRIEDMAN, 1985b; DE VEAUX, 1990). Hormis l'exemple du Sénégal, les trois autres exemples de relations non-linéaires, donnés par CURY et ROY (1989), sont structurés par un à trois points.

EXEMPLES D'APPLICATION

On rappellera brièvement trois exemples déjà décrits dans la littérature et portant sur des stocks de clupéidés

à vie courte, répartis sur les côtes ouest-africaines (fig. 2A), dans des régions d'upwelling. Il s'agit de

(¹) Alternating Conditional Expectation : schématiquement, cette méthode non-paramétrique aboutit à une représentation graphique des transformations optimales des données brutes, permettant d'optimiser la régression linéaire multiple entre ces transformées. Elle présente l'avantage de ne nécessiter aucune hypothèse structurale pour explorer la relation entre les variables.

stocks exploités à la senne tournante. Le quatrième exemple concerne un stock de crevettes au Panama et sera plus détaillé en raison des controverses qu'il suscite (fig. 2B).

SOUS-STOCK DE SARDINELLES DU SÉNÉGAL

Sous certaines hypothèses, on peut considérer que les juvéniles et les jeunes reproducteurs de *Sardinella aurita* et de *Sardinella maderensis*, présents au niveau de la Petite Côte du Sénégal, constituent un sous-stock qui peut être modélisé indépendamment des sous-stocks d'adultes de chacune des deux espèces. L'abondance du sous-stock de la Petite Côte semble dépendre de l'importance de l'upwelling côtier, aussi un modèle de production exponentiel additif a-t-il été établi (FRÉON, 1983). Les captures portent essentiellement sur des individus âgés de 8 à 18 mois, et CLIMPROD prendra donc en compte l'effort de pêche de l'année i et la vitesse moyenne pondérée des vents d'alizés au cours des années i et $i-1$:

$$V_i = (2V_i + V_{i-1})/3$$

On a utilisé les données de 1966 à 1983 et retenu comme indice d'abondance les p.u.e. des senneurs semi-industriels uniquement, celles des pirogues paraissant moins représentatives de l'abondance ces dernières années (ANONYME, 1986). La pêcherie industrielle s'est ensuite effondrée et l'indice d'abondance utilisé ne peut plus être considéré comme représentatif.

L'ajustement est satisfaisant pour l'ensemble de la période 1966-1983, le modèle explique 94 % de la variance des captures annuelles et il présente une stabilité satisfaisante lorsque l'on utilise la méthode du jackknife (FRÉON, 1986).

L'hypothèse d'un effet du vent uniquement sur l'abondance n'est pas encore totalement étayée et une action sur la capturabilité n'est pas à exclure, en particulier pour les individus les plus âgés. Cette hypothèse

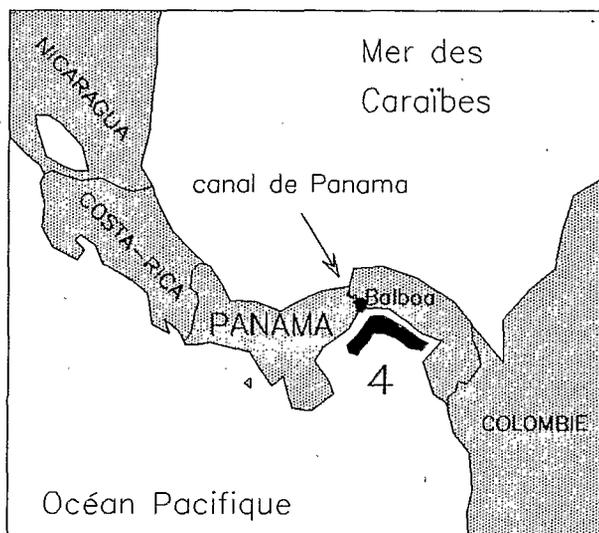
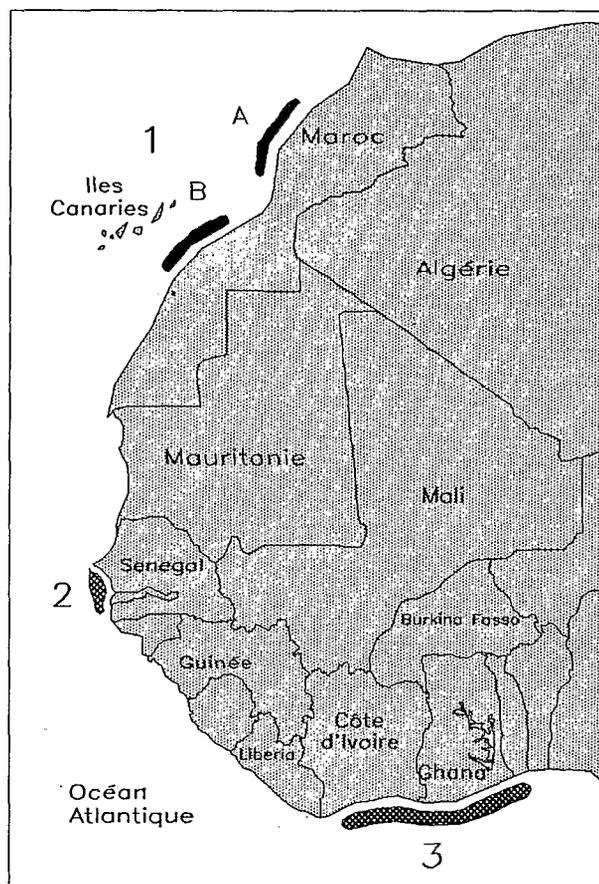


FIG. 2. — Localisation des stocks présentés en exemple. 1 : stock de sardines du Maroc (sous-stocks A et B); 2 : sous-stock de sardinelles du Sénégal; 3 : stock de sardinelles de Côte d'Ivoire et du Ghana; 4 : stock de crevettes du Panama.

FIG. 2. — Distribution of the stocks presented as an example. 1: sardine stock off Morocco (sub-stocks A and B); 2: sardinella sub-stock off Senegal; 3: sardinella stock off the Ivory Coast and Ghana; 4: shrimp stock off Panama.

se fonde en particulier sur les figures de corrélations croisées entre les anomalies de la vitesse du vent et les anomalies d'abondance des sardinelles (FRÉON, 1986). Ces figures indiquent une augmentation progressive du délai d'action du vent sur l'abondance au fur et à mesure que l'on s'éloigne de la saison des alizés, ce qui suggère une action de l'upwelling sur la productivité au cours des premiers stades du cycle vital. CURY et ROY (1989) concluent à une action à la fois immédiate et monotone sur la capturabilité, et à une action retardée et non-monotone sur l'abondance. L'application des modèles de CLIMPROD portant sur l'abondance uniquement, la capturabilité uniquement, ou les deux à la fois, ne permet pas de lever ce doute. Une étude de l'effet du vent sur les rendements à l'échelle journalière permet au moins d'affirmer que l'action immédiate sur la capturabilité est négative (LEVENEZ, comm. pers.), ce qui n'exclut pas une action positive, décalée de quelques semaines, sur la disponibilité des individus les plus âgés (FRÉON, 1986).

STOCK DE SARDINES DU MAROC

La population de *Sardina pilchardus* vivant entre Safi et El Ayoun constitue un seul stock qui peut se subdiviser saisonnièrement en deux sous-stocks correspondant à deux pêcheries qui étaient bien individualisées jusqu'en 1980. Le premier était exploité par la pêcherie marocaine d'Agadir, Essaouira et Safi dans la région nord, dite zone A; le second était exploité par la flotte espagnole basée aux îles Canaries, dans la région sud, dite zone B, où semble se regrouper la quasi-totalité de la population en hiver (fig. 2). La flotte marocaine exploitait essentiellement les jeunes classes d'âge, tandis que la flotte espagnole capturait des individus plus âgés d'un à deux ans en moyenne (COPACE, 1978, 1980a; BRAVO DE LAGUNA *et al.*, 1980; BELVÈZE, 1984). Cette situation s'étant profondément modifiée depuis 1981, nous limiterons notre étude à la période antérieure. À partir des diverses sources d'information mentionnées ci-dessus, on a calculé un effort de pêche annuel pour chacune des deux zones (FRÉON, 1986). L'effort de pêche des deux pêcheries a été grossièrement standardisé en utilisant le rapport des p.u.e. moyennes dans chacune d'entre elles (FRÉON, 1986, 1991).

Selon BELVÈZE (1984), les migrations estivales des sardines de la zone B vers la zone A sont liées à l'intensité de l'upwelling dans cette dernière. Nous

avons inclus également dans le modèle l'effort de pêche moyen en B au cours des trois années antérieures à la pêche en A, car en plus d'une éventuelle relation stock d'adultes-recrutement, il prend en compte l'existence d'un recouvrement non négligeable des classes d'âge exploitées par les deux pêcheries.

On a retenu un modèle exponentiel avec action sur la capturabilité, qui explique 72 % de la variabilité des p.u.e.; deux paramètres du modèle sont alors significativement différents de zéro au seuil de 95 %, le troisième n'étant significatif qu'à moins de 90 % de sécurité. Il s'agit du paramètre appliqué aux efforts de pêche. Ceci s'explique par le fait que la mortalité par pêche subie par le stock n'a pas beaucoup fluctué au cours de la période d'observation, l'augmentation de l'effort nominal étant compensée par une diminution de la capturabilité.

Malgré les limites de cette analyse, on peut conclure que le stock semble robuste à la pêche et sous-exploité (jusqu'en 1980, au moins), contrairement à ce que pourrait laisser croire le simple examen de la série fortement décroissante des p.u.e. L'action de l'upwelling semble s'exercer en priorité sur la disponibilité du sous-stock A. Ces conclusions sont en accord avec les analyses fines réalisées à partir des structures d'âge (BELVÈZE, 1984), en revanche elles semblent en désaccord partiel avec celles d'ORBI *et al.* (1991) qui ont appliqué l'ACE sur des données corrigées de p.u.e. de 1968 à 1987 et sur un autre indice d'upwelling. Ces auteurs trouvent des relations en forme de dôme entre la p.u.e. de l'année en cours i et les indices d'upwelling des années i et $i-1$. La non prise en compte des bouleversements survenus dans la pêcherie depuis 1981 (exploitation d'individus plus âgés, augmentation de la pression de pêche) incite à la prudence dans l'interprétation des résultats.

STOCKS DE PETITS PÉLAGIQUES DE CÔTE D'IVOIRE ET DU GHANA

Les travaux antérieurs ont montré que les p.u.e. de l'espèce dominante (*Sardinella aurita*) étaient très instables et corrélées à l'intensité de l'upwelling, probablement par un double mécanisme d'action sur l'enrichissement du milieu et sur la disponibilité (ORSTOM, 1976; COPACE, 1980b, 1982; CURY, 1989). L'indice d'upwelling retenu est le produit du nombre de quinzaines où la température de sub-surface est inférieure à 26 °C, par l'écart moyen de ces températures à

26 °C (ORSTOM, 1976). BINET (1982) montre également l'existence d'une corrélation négative entre les captures et le débit des fleuves de la région, qu'il interprète par une action favorable de la sécheresse sur la disponibilité, qui prévaudrait sur une augmentation de la production secondaire liée aux apports continentaux (DUFOUR et STRETTA, 1973).

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

Ce modèle ne permet pas de décrire correctement la période de reconstitution du stock, comme la plupart des modèles globaux. On a donc cherché à retirer de la série de données complètes (1966 à 1980) la période de reconstitution de 1974 à 1977. Le modèle explique alors 82 % de la variabilité des p.u.e. pour les 11 points restants. Cependant la surpêche de 1972 est mal expliquée par ce modèle et la valeur de l'un des quatre paramètres n'est pas significativement différente de zéro au seuil de 95 %.

Si l'on admet, comme l'a fait BINET (1982), que l'upwelling agit essentiellement sur la productivité alors que la disponibilité dépend essentiellement de la dessalure liée au débit des fleuves, on peut alors utiliser deux variables climatiques explicatives dans le modèle. En utilisant la même série de 11 années de données, le modèle explique 78 % de la variance des prises et 83 % de celle des p.u.e., mais un seul des quatre paramètres du modèle est significativement différent de zéro, ce qui s'explique par le faible nombre de degrés de liberté, lié à la qualité des données et à la situation de déséquilibre extrême que connaît la pêcherie. Les résidus sont plus faibles que précédemment pour la période critique 1972-1973, mais les prises maximales équilibrées résultant de ce modèle paraissent peu fiables.

Malgré les limites de tels résultats, nous avons tenu à présenter cet exemple car, en plus d'un intérêt didactique certain, il présente divers avantages. D'une part il confirme que l'indice d'upwelling est probablement une variable climatique jouant un rôle prépondérant sur ce stock, mais que cette variable ne peut à elle seule expliquer pour quelle raison, en 1972, alors que le

stock était déjà intensément exploité, les p.u.e. ont brutalement augmenté, entraînant l'effondrement des captures l'année suivante, probablement en raison d'une surexploitation du stock. D'autre part, on voit que le débit des fleuves (ou la salinité) joue un rôle important, mais ce rôle est difficile à préciser compte tenu de la quantité et de la qualité des données disponibles ainsi que de la colinéarité des variables (action seuil ? synergie avec l'upwelling ?). Les dernières données climatiques et de captures confirment l'influence du débit des fleuves et de l'upwelling sur le stock. Toutefois, on notera que la véritable explosion démographique de ces dernières années peut aussi s'interpréter par un changement de l'écosystème (BINET *et al.*, 1991) qui, comme le souligne CURY (1989), pourrait invalider les modélisations, aussi pertinentes soit-elles, établies sur un écosystème antérieur.

Un autre modèle global prenant en compte uniquement le débit des fleuves a été appliqué à ce stock en utilisant l'ensemble du jeu de données (LALOË, 1988). Il s'agit d'une formulation proche de celles appliquées dans CLIMPROD, mais d'un concept différent car elle fait appel à une biomasse inaccessible dont l'importance varie en fonction du climat. Ce concept paraît intéressant et a été appliqué avec succès sur un stock de thonidés (LALOË, 1989). Cependant l'application particulière au stock de sardinelles ici décrit doit essentiellement son succès ($R^2 = 92\%$) à des effets de seuil forçant le modèle à s'ajuster aux points extrêmes de la distribution des p.u.e. Cette limitation statistique ne permet pas pour autant d'écarter l'existence d'une biomasse inaccessible, existence qui peut être étayée par des données d'écho-intégration (MARCHAL et PICAUT, 1977).

Notons enfin que les données de pêche de l'ensemble des espèces capturées par les senneurs ivoiriens ont fait l'objet d'une étude utilisant l'un des modèles présenté dans CLIMPROD où l'upwelling agit sur l'abondance (CURY et ROY, 1987). Une étude plus fine réalisée à l'échelle bi-hebdomadaire vient étayer les hypothèses sur la modalité d'action de l'upwelling (MENDELSSOHN et CURY, 1987).

STOCK DE CREVETTES DU PANAMA

La pêcherie de crevettes sur la côte Pacifique du Panama produit en moyenne 6000 tonnes par an de queues de crevettes. Il s'agit d'une pêcherie multispécifique, orientée vers les crevettes blanches qui présen-

TABLEAU I.— Données annuelles brutes de la pêche crevettière industrielle (INDUST) et artisanale (ARTIS) du Panama, total estimé (après correction majorant les données artisanales annuelles brutes sous-estimées) (TOT. EST) et indices saisonniers d'upwelling : Prises, effort de pêche, prise par unité d'effort (P.U.E.), proportion de crevettes blanches (Blanches), température moyenne de saison froide avec et sans prise en compte de sa durée (INDICE 1 et 2, respectivement, voir texte).

TABLE I.— Total original time series of the industrial (INDUST) and small-scale (ARTIS : data underestimated) Panama shrimp fishery, estimated total after corrections (TOT. EST), and seasonal upwelling indices: catches (PRISES), fishing effort (EFFORT), catch per unit of effort (P.U.E.), proportion of white shrimps (Blanches), mean temperature during the cold season, with and without taking into account the duration (INDICE 1 and 2, respectively, see text).

ANNEE	PRISES			EFFORT		P.U.E. INDUST	Blanches (%)	UPWELLING	
	INDUST	ARTIS	TOT. EST	INDUST	TOT. EST			INDICE 1	INDICE 2
1954	1491	-	1491	11,2	10,6	113,13	90	21,9	0,8
1955	1505	-	1505	11,1	9,9	135,59	80	22,3	0,7
1956	2020	-	2020	17,2	14,4	117,44	72	22,3	0,7
1957	1936	-	1936	30,5	18,6	63,48	44	22,83	0,4
1958	1695	-	1695	46,3	26,5	36,61	40	23,56	0,1
1959	1950	-	1950	39,4	21,7	49,49	38	22,50	0,7
1960	1845	-	1845	26,6	14,7	69,36	38	22,39	0,2
1961	2098	-	2098	26,6	14,7	78,87	38	21,28	1,6
1962	2068	-	2068	30,3	15,4	68,25	34	22,00	0,8
1963	1571	-	1571	31,4	13,4	50,03	27	23,22	0,3
1964	2283	-	2283	40,4	19,6	56,51	32	22,67	0,2
1965	2264	-	2264	42,4	23,8	53,40	39	22,06	1,1
1966	2376	-	2376	40,8	24,1	58,24	42	22,28	0,6
1967	2471	-	2471	48,2	26,5	51,27	38	22,06	0,9
1968	1971	-	1971	47,3	23,5	41,67	33	21,94	1,2
1969	1927	-	1927	38,7	19,6	49,79	34	23,33	0,1
1970	1977	-	1977	38,0	17,1	52,03	29	22,61	0,2
1971	1923	-	1923	34,7	16,0	55,42	30	23,61	0,1
1972	2322	-	2322	34,8	21,3	66,72	44	22,22	0,6
1973	2333	-	2333	38,6	22,8	60,44	42	22,22	0,6
1974	1642	-	1642	40,6	20,2	40,44	33	23,00	0,4
1975	1688	23	1803	34,5	18,7	48,93	34	22,72	0,6
1976	2103	25	2228	46,4	28,1	45,32	40	21,83	1,8
1977	1851	39	2046	47,0	27,0	39,38	35	23,00	0,7
1978	1776	36	1956	55,2	31,5	32,17	35	22,28	0,2
1979	1569	32	1729	46,2	24,1	33,96	31	23,50	0,3
1980	1724	50	1974	44,9	24,3	38,40	31	22,11	0,8
1981	1949	89	2394	51,8	27,8	37,63	28	23,17	0,2
1982	1670	91	2145	51,9	25,8	32,18	24	23,22	0,1
1983	1773	91	2228	56,7	29,4	31,27	26	25,00	0,01
1984	1693	152	2453	51,0	34,1	33,20	30	22,39	0,2
1985	1701	171	2556	46,5	27,1	36,58	24	20,06	2,0
1986	1489	90	1939	46,0	24,0	32,37	25	20,94	2,1
1987	1576	81	1981	41,0	29,4	38,44	40	22,94	0,2
1988	1111	132	1771	47,1	37,3	23,59	33	22,61	0,2
1989	1344	174	2214	49,9	30,7	26,93	23	22,78	0,2

tent la plus forte valeur commerciale, mais capturant également d'autres espèces de crevettes (*Penaeus brevivirostris*, *Xiphopenaeus riveti*, *Protrachypene precipua*, etc.). La proportion de crevettes blanches a considérablement varié dans les captures depuis 1954 : elle est passée de 90 % à 40 % au cours des quatre premières années, puis a varié de façon très irrégulière

entre 44 % et 23 % ensuite, avec une tendance à la baisse ces dernières années (tableau I). Ces crevettes blanches appartiennent en fait à trois espèces différentes, dont *Penaeus occidentalis* qui représente environ 80 % des débarquements de ce groupe. La plus forte capture totale annuelle des trois espèces fut observée en 1967 où elle atteignit 2450 tonnes en dépit d'un

effort de pêche modéré (*tableau I*). En 1975, une fermeture saisonnière de la pêche fut décrétée en février et en mars, mais elle n'a pas empêché une tendance à la baisse des captures depuis 1974, associée à une forte variabilité (RODRIGUEZ et LOPEZ, 1985).

Cette diminution des captures, tout comme les fluctuations antérieures de rendement, furent attribuées par différents auteurs soit à l'accroissement continu de la flotte, soit aux changements naturels de l'environnement, soit encore à la pollution et à la déforestation des zones côtières de mangrove (BOEREMA, 1961; AGUIRRE *et al.*, 1984; FORSBERGH, 1969; KWIECINSKI, 1978; D'CROZ *et al.*, 1979; RODRIGUEZ et LOPEZ, 1985). Aucune relation n'a été mise en évidence par ces auteurs entre les rendements (ou les captures) et la pluviométrie, contrairement à ce qui est observé pour d'autres stocks de pénéidés dans d'autres régions (GARCIA et LE RESTE, 1981), mais on a en revanche détecté une certaine relation avec des indices d'upwelling (température de surface durant les mois de janvier à mai inclus). S'agissant d'espèces phytoplanctonophages durant les premiers stades de vie marine, puis détritivores avant même leur retour des zones de mangrove voisines, on peut supposer qu'elles sont sensibles aux fluctuations de l'upwelling. Une action de l'upwelling sur le transport passif des post-larves vers la côte ne peut être exclue, bien que le fort marnage dans cette région donne à penser que le transport par les courants de marées (couplé aux migrations verticales) est ici prédominant.

Le recrutement dans la pêcherie s'effectue tout au long de l'année vers l'âge de 5-6 mois avec une période principale en mai et une période secondaire en décembre. Les individus âgés de plus d'un an sont rarement capturés. Les captures de présentent un maximum entre mai et octobre (D'CROZ *et al.*, 1979; RODRIGUEZ et LOPEZ, 1985).

Une première analyse du jeu de données annuelles de p.u.e. et d'effort de pêche associées à un indice saisonnier d'upwelling avait été réalisée pour la période 1957-1982 (KWIECINSKI et CHIAL, comm. pers.). Les trois premières années de la série, bien que disponibles, n'avaient pas été utilisées en l'absence de standardisation de l'effort de pêche et de prise en compte du changement de composition spécifique. On avait alors utilisé comme indice d'upwelling la moyenne des températures côtières de surface inférieures à 24 °C durant la période la plus froide de l'année, soit en général quelques semaines situées entre janvier et juin, selon les années. Cette analyse donnait à penser que la p.u.e. dépendait d'une part de l'effort de pêche, d'autre part

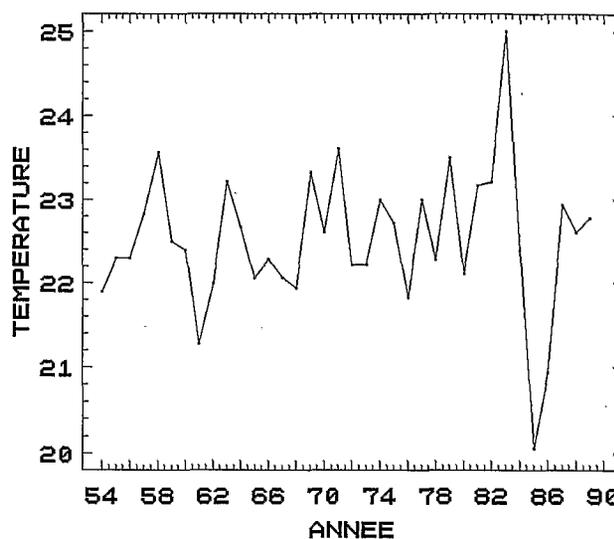


FIG. 3. — Évolution de la température moyenne de surface, pendant la saison d'upwelling, près de l'embouchure du canal de Panama (Balboa) de 1954 à 1989.

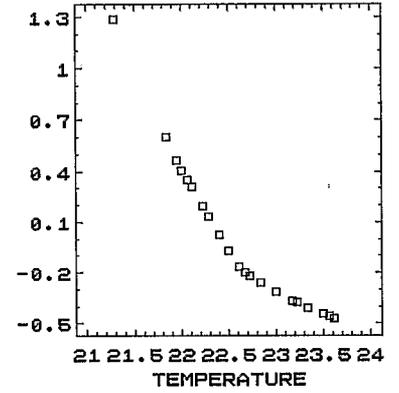
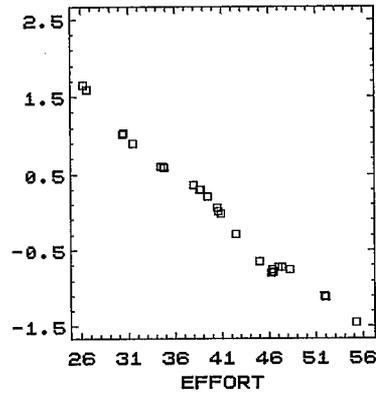
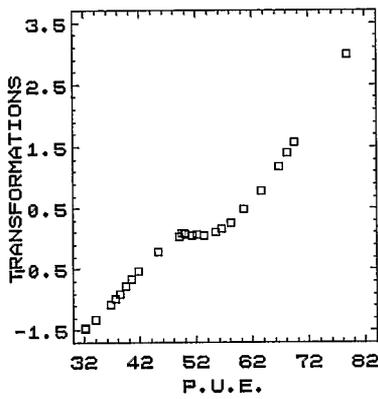
FIG. 3. — Time series of the mean surface temperature during the upwelling season near the Panama Canal mouth (Balboa) from 1954 to 1989.

de l'indice d'upwelling, de façon linéaire pour ces deux variables explicatives. L'application de CLIMPROD à ce jeu de données confirmait ces conclusions : le modèle linéaire-linéaire correspondant explique 85 % de la variabilité et est validé par la méthode du jackknife.

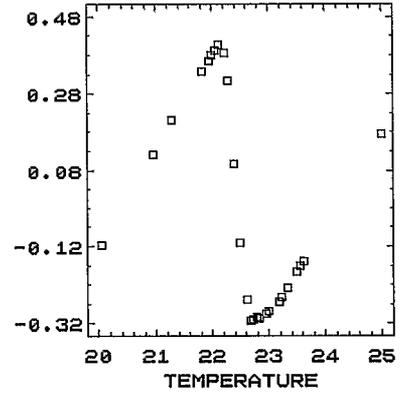
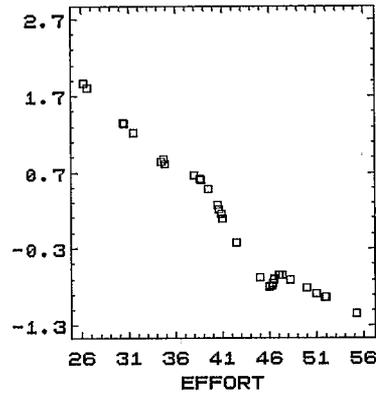
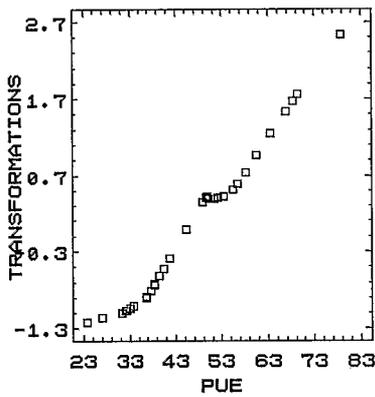
À partir de 1983, des phénomènes climatiques exceptionnels sont survenus dans la région (*fig. 3*) : la température moyenne des mois de février-mars 1983 fut la plus haute enregistrée depuis le début des annales (1916), tandis que mars 1985 fut le mois le plus froid de la série, suivi de 1917 et de 1986. Après la réactualisation du fichier, le modèle de production n'explique plus que 73 % de la variabilité. Il n'est plus validé par la méthode du jackknife et présente de forts résidus pour ces années exceptionnelles. Nous avons alors essayé d'utiliser un autre indice d'upwelling, prenant mieux en compte sa durée : la moyenne des températures inférieures à 24 °C multipliées par le nombre de jours correspondant (*tableau I*). On obtient ainsi des résultats similaires aux précédents, aussi bien pour la période 1957-1982 que pour la période 1957-1989.

Les mauvais résultats obtenus en rajoutant les dernières années sont liés au fait que les rendements n'ont pas chuté au cours de l'année chaude 1983, pas plus qu'ils n'ont augmenté de façon très sensible au cours des années froides 1985 et 1986 (*tableau I*). On a donc

CREVETTES 1957-82



CREVETTES 1957-89



CREVETTES 1957-84 87-89

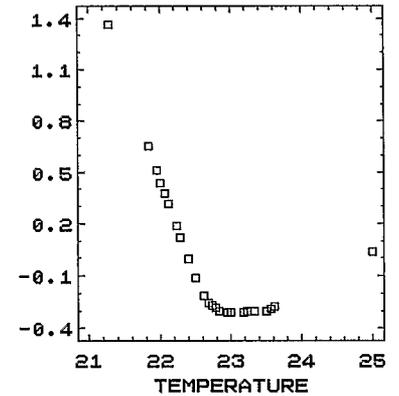
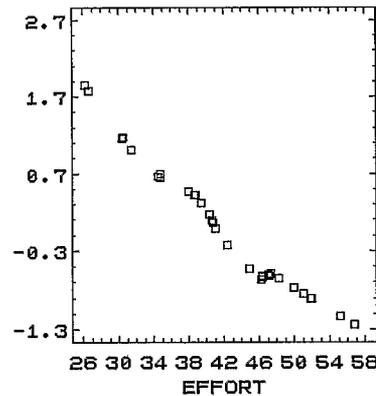
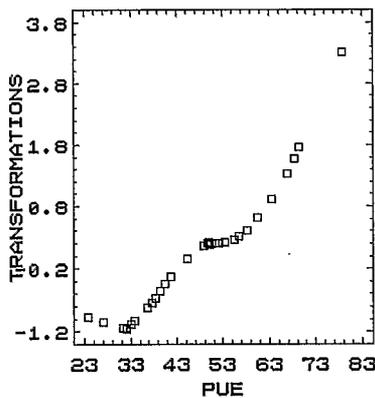


FIG. 4. — Stock de crevettes blanches du Panama : transformations optimales sur les séries chronologiques de prises par unité d'effort (p.u.e.), d'efforts de pêche nominal et d'indices d'upwelling en utilisant l'algorithme ACE (Alternating Conditional Expectation) : de 1957 à 1982; de 1957 à 1989; de 1957 à 1984, et de 1987 à 1989

FIG. 4. — Panama white shrimp stock: optimal transformations (Alternating Conditional Expectation: ACE) of the time series of catch per unit of effort (p.u.e.), nominal fishing effort and upwelling index: from 1957 to 1982; from 1957 to 1989; from 1957 to 1984 and from 1987 to 1989

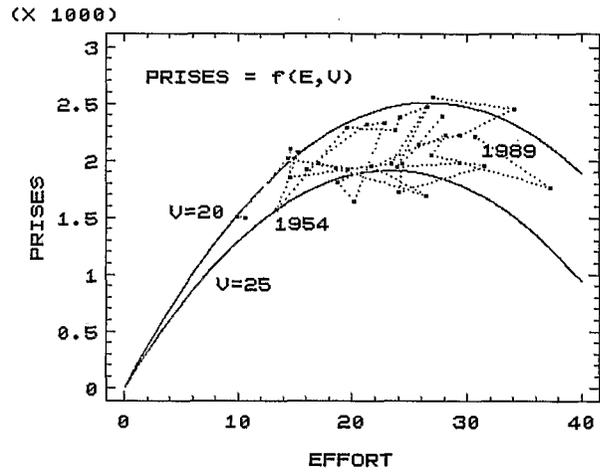
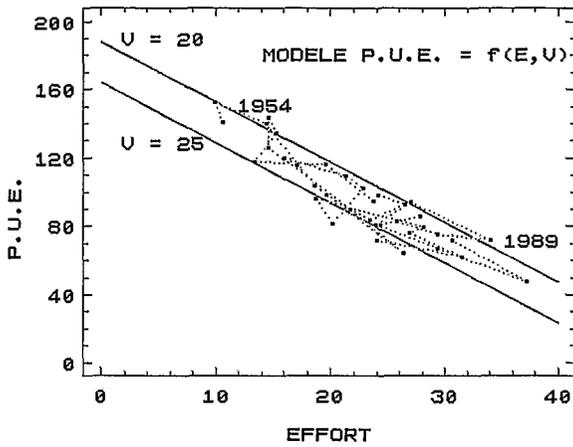


FIG. 5. — Stock de crevettes blanches du Panama : modèle de production linéaire-linéaire établi à partir des séries chronologiques de prise par unité d'effort (p.u.e.), d'efforts de pêche effectif (grossièrement estimé : E), et d'indices d'upwelling (V) de 1954 à 1989.

FIG. 5. — Panama white shrimp stock: linear-linear production model based on time series of catch per unit of effort (p.u.e.), of roughly estimated effective fishing effort (E) and upwelling index (V) from 1954 to 1989.

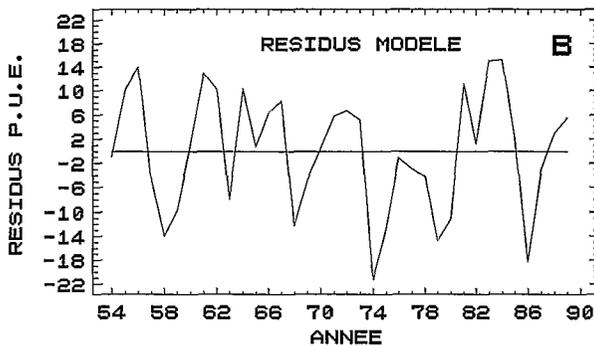
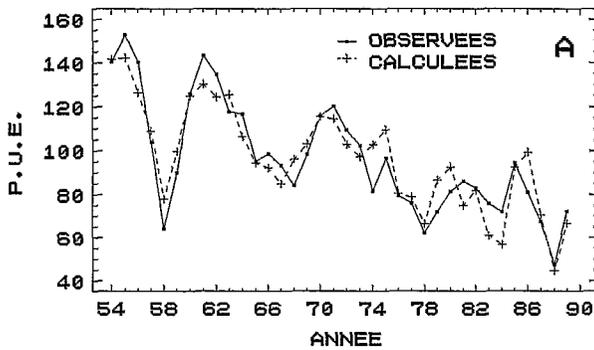


FIG. 6. — Stock de crevettes blanches du Panama : prises par unité d'effort (p.u.e.) observées et calculée par un modèle de production linéaire-linéaire établi à partir des séries chronologiques d'efforts de pêche effectif grossièrement estimé et d'indices d'upwelling de 1954 à 1989 (A) et résidus du modèle (B).

FIG. 6. — Panama white shrimp stock: catch per unit of effort (p.u.e.) observed and predicted by a linear-linear production model of the time series of the roughly estimated effective fishing effort and upwelling index from 1954 to 1989 (A) and model residuals (B).

recherché l'existence d'une relation non linéaire entre p.u.e. et indice d'upwelling, comme celles décrites par CURY et ROY (1989) pour les petits pélagiques côtiers dans les zones d'upwelling en utilisant l'algorithme ACE. Les données de la période 1957-1982 ne montrent pas de relation non monotone dans les transformations optimales (fig. 4a). A partir des données 1957-1989, on obtient une transformation pour la température non monotone présentant deux maxima et deux minima (fig. 4b). Bien que l'algorithme utilisé "explique" 90 % de la variance (au lieu de 93 % en utilisant les données antérieures à 1983), ces résultats sont difficilement interprétables en termes biologiques. De plus, si l'on applique la technique du jackknife à l'algorithme ACE (en effectuant à partir de n observations n transformations optimales réalisées avec n-1 observations) on voit que la forme de la transformation obtenue sur la figure 4b n'est en fait due qu'aux années 1985 et 1986 : une seule de ces deux années suffit à structurer le nuage de point, mais le retrait simultané des deux années aboutit à des figures totalement différentes (fig. 4c).

On a ensuite cherché à prendre en compte d'une part les captures de la pêche artisanale, d'autre part les variations de répartition de l'effort nominal sur les différents groupes d'espèces. Du fait que les fonds de pêche des crevettes blanches et des autres espèces sont

géographiquement séparés, on a fait l'hypothèse que, à l'échelle annuelle, les pêcheurs optimisaient intuitivement leurs bénéfices en prenant en compte les différences de coût entre les diverses espèces cibles et leur différence de prix. On a donc estimé grossièrement un effort effectif sur les crevettes blanches, en pondérant l'effort nominal par la proportion de ces espèces dans les captures et par le prix d'achat (*tableau I*). Les captures de la pêche artisanale ont été considérées comme négligeables avant 1975 et les données provisoires actuellement disponibles (RODRIGUEZ et LOPEZ, 1985; Dirección General de Recursos Marinos, comm. pers.) varient entre 50 et 174 tonnes par an ensuite. Ces valeurs sont reconnues comme extrêmement sous-estimées par leurs auteurs et par d'autres spécialistes (CANDANEDO et D'CROZ, comm. pers.) d'un facteur de 4 à 5. Afin de tester la sensibilité du modèle à de telles imprécisions, nous avons multiplié par 5 les chiffres de pêche artisanale disponibles et estimé l'effort total en unité de crevetters par le rapport entre la prise totale et les rendements de ces crevetters (*tableau I*). Après introduction de ces estimations, on obtient des valeurs de prises et d'efforts totaux supérieures de 5 à 18 % aux chiffres officiels entre 1975 et 1983 (ce qui reste une estimation globale encore acceptable), et de 16 à 31 % de 1984 à 1989 (ce qui n'est plus acceptable, en dehors d'une étude de sensibilité).

Cette nouvelle série de données, de 1954 à 1989, procure de meilleurs résultats que les précédents (*figs. 5 et 6*) : le modèle linéaire-linéaire explique 85 % de la

variabilité et est validé par la méthode du jackknife. Toutefois, la plus grande réserve doit être apportée à ces résultats, en particulier en ce qui concerne l'éventuel effet de l'upwelling sur la production. Les raisons de cette réserve sont les suivantes :

- les données brutes ont été modifiées par diverses estimations grossières (calcul d'un effort de pêche effectif, estimation des captures de la pêche artisanale) et nécessitent encore d'autres modifications (standardisation de l'effort de pêche pour les années historiques);

- l'indice d'upwelling utilisé est discutable. Le deuxième indice (en principe plus représentatif, mais pour l'instant estimé de façon rapide et sur une partie de la série) fournit des ajustements moins bons;

- aux années de forte anomalie climatique (1983, 1985 et 1986) correspondent des résidus élevés et l'application de l'algorithme ACE confirme que ces points sont mal pris en compte par le modèle linéaire-linéaire (en particulier 1983; voir *fig. 7*).

- l'influence de l'effort de pêche sur le stock est largement prédominante au regard de celle de l'environnement : ce dernier ne contribue à expliquer que 15 % de la variabilité dans le modèle multivarié retenu (l'effort de pêche permet à lui seul d'expliquer 83 % de la variabilité, contre 6 % pour l'environnement seul).

- les processus sous-jacents à une éventuelle influence de l'upwelling sur la production restent mal identifiés (recrutement ? mortalité après recrutement ? disponibilité ?) et on n'a pu déceler aucune relation entre le recrutement ou la taille des individus capturés

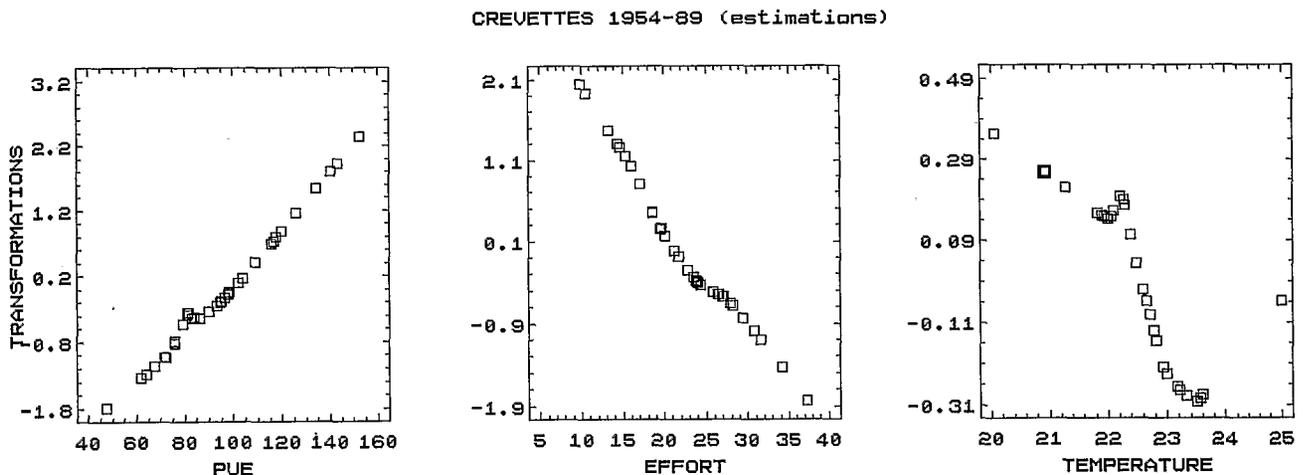


FIG. 7. — Stock de crevettes blanches du Panama : transformations optimales (ACE) sur les séries chronologiques de prises par unité d'effort (p.u.e.), d'efforts de pêche effectif grossièrement estimé et d'indices d'upwelling de 1954 à 1989.

FIG. 7. — Panama white shrimp stock: optimal transformations (ACE) of the time series of catch per unit of effort (p.u.e.), of roughly estimated fishing effort and upwelling index from 1954 to 1989.

et l'indice d'upwelling. Une analyse préliminaire des données récentes de pluviométrie et de débit des fleuves ne permet pas la mise en évidence de relation avec la production.

En conclusion, ce modèle ne permet que d'estimer

l'intervalle de variation de la prise maximale équilibrée (2000 à 2500 t, pêche artisanale incluse), sans certitude quant à la causalité de cette variabilité. Aucune valeur prédictive ne peut-être attribuée au modèle dans l'état actuel de nos connaissances.

CONCLUSION

Les modèles proposés ci-dessus permettent d'intégrer à la fois l'action d'un phénomène climatique et celle de la pression de pêche sur les rendements et tente ainsi de réconcilier deux écoles de pensée s'opposant quant à la prédominance des facteurs déterminants du recrutement. CLIMPROD est un outil convivial et de mise en œuvre aisée; il permet de choisir de façon optimale le modèle le mieux adapté au cas considéré, de l'ajuster et de valider cet ajustement. Il force l'utilisateur à l'analyse minutieuse de son cas et prend en compte un grand nombre d'informations "extérieures" aux données brutes (limitées à des valeurs moyennes annuelles) afin d'éviter l'essentiel des pièges que comporte l'approche globale. Cependant, ces modèles demeurent synthétiques et représentent une approche empirique et "aveugle" pour estimer la réponse des stocks à l'effort de pêche et à l'environnement. Ils sont donc limités dans leur capacité explicative, tout en restant soumis à la plupart des hypothèses de base de ce type de modèle. Parmi les nombreuses difficultés que présente l'interprétation des résultats de CLIMPROD, on notera à travers les exemples présentés ici :

— la difficulté de distinguer les effets de l'environnement sur la capturabilité de ceux sur le recrutement;

— le problème de la non-linéarité des relations entre environnement et rendements, en particulier dans le cas de relations non-monotones : de longues séries chronologiques comportant plusieurs valeurs extrêmes sont alors indispensables afin d'obtenir suffisamment de degrés de liberté et l'absence de structuration du jeu de données par un ou deux points;

— la difficulté de détermination de la durée des délais d'action de l'environnement sur les rendements et de prise en compte des effets d'amortissement qui

leur sont associés, du fait du mélange des classes d'âge dans les captures.

Les limites d'utilisation peuvent être rapidement atteintes par l'approche globale qui utilise donc une "boîte noire" pour modéliser des phénomènes souvent complexes, tels que ceux ci-dessus indiqués ou les relations stock-recrutement.

CLIMPROD peut être utilisé de deux façons opposées : soit pour la validation sur le long terme d'un mécanisme de recrutement identifié par des études de processus approfondies mais limitées à un certain nombre d'années, soit au contraire pour l'identification de voies de recherche sur des mécanismes de recrutement, à partir de relations empiriques entre l'environnement et le recrutement observées sur les séries historiques.

L'exemple du stock de crevettes du Panama indique qu'un modèle peut sembler fonctionnel sur une vingtaine d'années, puis être invalidé par quelques années où apparaissent de fortes anomalies climatiques, même lorsque des fonctions non-monotones sont utilisées. Dans cet exemple, contrairement aux précédents, la relation environnement/recrutement avait été établie de façon totalement empirique, sans connaissance d'éventuels mécanismes biologiques sous-jacents. Mais on retrouve aussi ce problème d'invalidation d'un modèle après un certain nombre de décennies dans les autres exemples, soit en raison de modification probables de l'écosystème (Côte d'Ivoire-Ghana), soit en raison de modifications probables des systèmes d'exploitation (Maroc, Sénégal). Paradoxalement, le fait que CLIMPROD ne soit plus en mesure de valider les modèles après un certain nombre de réactualisations des séries de données peut présenter un intérêt en soi, car il agit là en indicateur d'une rupture d'équilibre dans le système environnement-stock-exploitation.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

AGUIRRE J.L., PICHARDO L.M., KWIECINSKI B., 1984.— Efecto del nivel de esfuerzo y algunos parametros ambientales sobre la captura del camarón blanco (*Penaeus occidentalis* Storer) en el Golfo

de Panamá, Centroamerica. *Anales del Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Mexico*, 28 : 149-166.

ANONYME, 1986.— Rapport du groupe de travail "sardinelles",

- CRODT, 21 au 26 mai 1984. *Archives Centre de Recherches Océanographiques de Dakar-Thiaroye*, 148 : 44 p.
- BELVÈZE H., 1984.— Biologie et dynamique des populations de sardine *Sardina pilchardus* Walbaum peuplant les côtes atlantiques marocaines et proposition pour un aménagement des pêcheries. Thèse de Doctorat, Université de Bretagne Occidentale, Brest, France, 532 p.
- BINET D., 1982.— Influence des variations climatiques sur la pêche-rie des *Sardinella aurita* ivoiro-ghanéennes : relation sécheresse surpêche. *Oceanologica Acta*, 5 (4) : 443-452.
- BINET D., MARCHAL E., PEZNNEC O., 1991.— *Sardinella aurita* de Côte d'Ivoire et du Ghana : fluctuations halieutiques et changements climatiques : 320-342. In : Pêcheries ouest-africaines : variabilité, instabilité et changement. Ph. Cury et C. Roy (eds.). Éditions de l'ORSTOM, Paris.
- BOEREMA L.K., 1961.— Informe al Gobierno de la Republica de Panama sobre los recursos camaroneros panameños. FAO/ETAP 1428, 32 p.
- BRAVO DE LAGUNA J., FERNANDEZ M.A.R., ARIZ J., 1980.— Determinación de una medida de esfuerzo pesquero de una flota de cerco española que faena en Africa Occidental : 58-70. In : Rapport de la deuxième réunion du groupe de travail sur la sardine, *Sardina pilchardus* Walb. COPACE/PACE. Series/79/15, 108 p.
- BREIMAN L., FRIEDMAN J.H., 1985a.— Estimating optimal transformation for multiple regression and correlation. *Journal of the American Statistical Association*, 80 : 580-598.
- BREIMAN L., FRIEDMAN J.H., 1985b.— Rejoinder. *Journal of the American Statistical Association*, 80 : 614-619.
- COPACE, 1978.— Report of the *ad hoc* working group on sardine (*Sardina pilchardus* Walb.). CEECAF/ECAF Series 78/7, 35 p.
- COPACE, 1980a.— Rapport de la deuxième réunion du groupe de travail sur les sardines (*Sardina pilchardus* Walb.). COPACE/PACE Series 79/15, 40 p.
- COPACE, 1980b.— Rapport du groupe de travail *ad hoc* sur les sardinelles des côtes de Côte d'Ivoire-Ghana-Togo. COPACE/PACE Series 80/81, FAO, Rome, 73 p.
- COPACE, 1982.— Report of the *ad hoc* working group on *Sardinella* off the coast of Ivory Coast/Ghana/Togo. CEECAF/TECH/82/40, 57 p.
- CURY Ph., 1989.— Approches modélisatrices des relations à court, moyen et long termes entre la dynamique des stocks de poissons pélagiques côtiers et les fluctuations climatiques. Thèse de Doctorat, Université Paris VII, 258 p.
- CURY Ph., ROY C., 1987.— Upwelling et pêche des espèces pélagiques côtières de Côte-d'Ivoire : une approche globale. *Oceanologica Acta*, 10 (3) : 347-357.
- CURY Ph., ROY C., 1989.— Optimal environmental window and pelagic fish recruitment success in upwelling areas. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 46 : 670-680.
- D'CROZ L., CHERIGO F., ESQUIVEL N., 1979.— Observaciones sobre la biología y pesca del camaron blanco (*Penaeus spp.*) en el Pacifico de Panama. *Anales Centro Ciencias del Mar y Limnologia Universidad Nacional Autonoma Mexico*, 6 (2) : 45-58.
- DE VEAUX R.D., 1990.— Finding transformations for regression using the ACE algorithm : 177-208. In : Modern methods of data analysis. J. Fox et J.S. Long (eds.). Sage Publications, Londres, New Delhi.
- DUCAN G.T., 1978.— An empirical study of jackknife-constructed confidence regions in non linear regression. *Technometrics*, 20 (2) : 123-129.
- DUFOUR P., STRETTA J.M. 1973.— Production primaire, biomasse du phytoplancton et du zooplancton dans l'Atlantique tropical sud, le long du méridien 4° W. *Cahiers de l'ORSTOM*, série Océanographie, 11 (4) : 419-429.
- EFRON B., GONG G., 1983.— A leisurely look at the Bootstrap, the Jackknife and Cross-validation. *The American Statistician*, 37 (1) : 36-48.
- FORSBERGH E.D., 1969.— On the climatology, oceanography and fisheries of the Panama bight. *International Atlantic Tropical Tuna Commission*, 14 (2) : 1-385
- FOX W.W., 1975.— Fitting the generalized stock production model by least squares and equilibrium approximation. *Fishery Bulletin (US)*, 73 (1) : 23-36.
- FRÉON P., 1983.— Production models as applied to sub-stocks depending on upwelling fluctuations : 1047-1064. In : Proceedings of the expert consultation to examine changes in abundance and species composition of neretic fish resources. G.D. Sharp et J. Csirke (eds.). FAO Fisheries Report, 291 (3) : 557-1224.
- FRÉON P., 1984.— Des modèles de production appliqués à des fractions de stocks dépendantes des vents d'upwelling (pêche sardinière au Sénégal). *Océanographie Tropicale*, 19 (1) : 67-94.
- FRÉON P., 1986.— Réponses et adaptations des stocks de clupéidés d'Afrique de l'Ouest à la variabilité du milieu et de l'exploitation : Analyse et réflexion à partir de l'exemple du Sénégal. Thèse de Doctorat d'État, Université d'Aix-Marseille. ORSTOM, Études et Thèses, 287 p.
- FRÉON P., 1988.— Introduction of environmental variables into global production models : 481-528. In : International Symposium on long term changes in marine fish populations. T. Wyatt et M.G. Larraneta (eds.). Consejo Superior de Investigaciones Cientificas, Vigo.
- FRÉON P., 1991.— L'introduction d'une variable climatique dans les modèles globaux de production : 395-424. In : Pêcheries ouest-africaines : variabilité, instabilité et changement. Ph. Cury et C. Roy (eds.). Éditions de l'ORSTOM, Paris.
- FRÉON P., MULLON C., PICHON G., 1991.— CLIMPROD : a fully interactive expert-system software for choosing and adjusting a global production model which account for changes in environmental factors : 10 p. In : International Symposium on the Long-term Variability of Pelagic Fish Populations and their Environment. 14-18 Nov. 1989, Sendai, Japan.
- GARCIA S., LE RESTE L., 1981.— Life cycles, dynamics, exploitation and management of coastal Penaeid shrimp stocks. FAO Fisheries Technical Paper, 203 FIRM/T203, 215 p.
- KWIECINSKI K., 1978.— Relación de factores hidrometeorológicos y la pesquería de camaron en Panama. In : Memorias Primer Seminario sobre el Oceano Pacifico de Sudamerica, Cali, Colombia, 1976, 1 : 49-60.
- LALOE F., 1988.— Un modèle global avec quantité de biomasse inaccessible liée aux conditions environnementales : application aux données de la pêche ivoiro-ghanéenne de *Sardinella aurita*. *Aquatic Living Resources*, 1 : 289-298.

- LALOE F., 1989.— Un modèle global avec quantité de biomasse inaccessible dépendant de la surface de pêche. Application aux données de la pêche d'albacores (*Thunnus albacares*) de l'Atlantique Est. *Aquatic Living Resources*, 2 : 231-239.
- LASKER R., 1978.— The relation between oceanographic conditions and larval anchovy food in the California Current : identification of factors contributing to recruitment failure. *Rapports et Procès-verbaux des Réunions du Conseil international pour l'Exploration de la Mer*, 173 : 212-230.
- LASKER R., 1985.— What limits Clupeoid production ? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 42 : 31-38.
- LOUCKS R.H., SUTCLIFFE W.H., 1978.— A simple fish-population model including environmental influence, for two Western Atlantic shelf stock. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 35 (3) : 279-285.
- MARCHAL E., PICAUT J., 1977.— Répartition et abondance des évaluées par écho-intégration des poissons du plateau ivoiro-ghanéen, en relation avec les upwellings locaux. *Journal de Recherche Océanographique*, 2 (4) : 39-57.
- MENDELSSOHN R., CURY Ph., 1987.— Fluctuations of a fortnightly abundance index of the Ivoirian coastal pelagic species and associated environmental conditions. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 44 : 408-421.
- NELSON W.R., INGHAM M.C., SCHAAF W.E., 1977.— Larval transport and year-class strength of Atlantic menhaden, *Brevoortia tyrannus*. *Fishery Bulletin (US)*, 75 (1) : 23-41.
- ORBI A., ROY C., CURY Ph., BENCHERIFI S., 1991. Abondance apparente des sardines marocaines de la zone A et variabilité du recrutement : 439-445. In : Pêcheries ouest-africaines : variabilité, instabilité et changement. Ph. Cury et C. Roy (eds.). Éditions de l'ORSTOM, Paris.
- ORSTOM, 1976.— Rapport du groupe de travail sur la sardinelle (*S. aurita*) des côtes ivoiro-ghanéennes. Fishery Research Unit Tema, Centre de Recherches Océanographiques Abidjan, ORSTOM, 86 p.
- PARRISH R.A., BAKUN A., HUSBY D.M., NELSON C.S., 1983.— Comparative climatology for selected environmental processes in relation to eastern boundary current pelagic fish reproduction : 731-777. In : Proceedings of the expert consultation to examine changes in abundance and species composition of neretic fish resources. G.D. Sharp et J. Csirke (eds). *FAO Fisheries Report*, 291 (3) : 557-1224.
- PARRISH R.H., MAC CALL A., 1978.— Climatic variation and exploitation in the pacific mackerel fishery. *California Department of Fish and Game, Fish Bulletin*, 167 : 110 p.
- RODRIGUEZ J., LOPEZ D., 1985.— Evaluación del estado de explotación del camaron blanco en Panamá y recomendaciones para su mejoramiento. Ministerio de Comercio e Industria, Direccion General de Recursos Marinos, Panamá, 26 p.
- WROBLEWSKI J.S., RICHMAN J.G., 1987.— The non-linear response of plankton to wind mixing events - implications for survival of larval northern anchovy. *Journal of Plankton Research*, 9 : 103-123.

ANNEXE 1 :

Principales questions posées par CLIMPROD

Changements dans le schéma d'exploitation, liés ou non à une réglementation (allocation de l'effort de pêche, quota, réglementation du maillage, etc.) ?

Est-ce que l'unité d'effort de pêche est standardisée et est-ce que la p.u.e. est proportionnelle à l'abondance ?

Est-ce que les délais et la déviation à partir d'une structure d'âge stable ont des effets négligeables sur le taux de production ?

Est-ce que les données concernent un stock unique ?

Est-ce que le sous-stock considéré est bien isolé des autres (avec peu d'échanges) ?

Pensez-vous que la série de données couvre à la fois des périodes de sous-exploitation et de sur-exploitation ?

Pensez-vous que la série de données couvre à la fois des périodes de sous-exploitation et d'exploitation optimale ?

Avez-vous observé des statistiques anormales dans le tableau précédent ?

Est-ce que la variabilité inter-annuelle est très forte (graphique) ?

Voyez-vous des points excentrés (graphique) ?

Est-ce que l'effort de pêche croît de façon constante (graphique) ?

Est-ce que ces deux variables semblent indépendantes (graphique) ?

Pensez-vous que l'influence de l'effort de pêche sur les prises par unité d'effort est plus importante que celle de l'environnement ?

Est-ce que ce graphique indique une relation monotone décroissante ?

Est-ce que ce graphique indique une relation à l'évidence linéaire ?

Avez-vous une raison supplémentaire pour vouloir une modélisation pessimiste ?

Est-ce que le stock s'est déjà effondré ou a montré un déclin brutal des prises ?

Quelle est la durée de vie de l'espèce ?

Est-ce que la fécondité de l'espèce est très faible (requins, mammifères) ?

Est-ce que le rapport (durée de vie/nombre de classes d'âge exploitées) est inférieur à 2 ?

Est-ce qu'il y a une ou plusieurs pontes non négligeables des individus avant leur recrutement ?

Est-ce que le stock unique est subdivisé en plusieurs sous-stocks géographiques (tous exploités par la flotte) ?

Est-ce qu'il existe des zones naturelles de protection pour le stock, ou une biomasse d'adultes constamment inaccessible ?

Est-ce que la variable de l'environnement influence l'abondance, la capturabilité ou les deux à la fois ?

Est-ce que le stock peut présenter des grandes fluctuations de p.u.e. lorsqu'il est surexploité ?
 Nombre de classes d'âge significativement exploitées ?

Âge au recrutement ?
 Âge au début de l'influence de l'environnement ?
 Âge à la fin de l'influence de l'environnement ?

ANNEXE 2 :

Modèles disponibles dans CLIMPROD (** = puissance)

Modèles $U = f(E)$

$U = a + b.E$ (linéaire; Schaefer)
 $U = a.exp(b.E)$ (exponentiel; Garrod et Fox)
 $U = (a + b.E)^{1/(c-1)}$ (généralisé; Pella et Tomlinson)

Modèles $U = f(V)$

$U = a + b.V$ (linéaire)
 $U = a.V^{**b}$ (exponentiel)
 $U = a + b.V^{**c}$ (exponentiel)
 $U = a.V + b.V^{**2} + c$ (quadratique)

Modèles $U = f(E, V)$; influence de V sur l'abondance

$U = a.V + b.E$ (linéaire-linéaire)
 $U = a + b.V + c.E$ (linéaire-linéaire)
 $U = a.V^{**b} + c.E$ (linéaire-exponentiel)
 $U = a.V + b.V^{**2} + c.E$ (linéaire-quadratique)
 $U = (a + b.V).exp(c.E)$ (exponentiel-linéaire)
 $U = a.V.exp(b.E)$ (exponentiel-linéaire)
 $U = a.exp(b.E) + c.V + d$ (exponentiel-linéaire)
 $U = a.V^{**b}.exp(c.E)$ (exponentiel-exponentiel)
 $U = a.V^{**b}.exp(c.V^{**d}.E)$ (exponentiel-exponentiel; sans contraintes)

$U = a.V + b.V^{**2}.exp(c.E)$ (exponentiel-quadratique)
 $U = ((a.V^{**b}) + c.E)^{1/(d-1)}$ (généralisé-exponentiel)
 $U = ((a.V + b.V^{**2})^{d-1} + c.E)^{1/(d-1)}$ (généralisé-quadratique)

Modèles $U = f(E, V)$; influence de V sur la capturabilité

$U = a.V + b.V^{**2}.E$ (linéaire-linéaire)
 $U = a + b.V - c(a + b.V)^{**2}.E$ (linéaire-linéaire)
 $U = a.V^{**b} + c.V^{**2}.b.E$ (linéaire-exponentiel)
 $U = a.V.exp(b.V.E)$ (exponentiel-linéaire)
 $U = (a + b.V).exp(-c(a + b.V).E)$ (exponentiel-linéaire)
 $U = a.V^{**b}.exp(c.E.V^{**b})$ (exponentiel-exponentiel)
 $U = a.V.(b + c.V) + d.V^{**2}.(b + c.V^{**2}).E$ (linéaire-quadratique)
 $U = a.V.(1 + b.V).exp(c.V.(1 + b.V).E)$ (exponentiel-quadratique)

Modèles $U = f(E, V)$; influence de V à la fois sur l'abondance et sur la capturabilité

$U = a.V^{**b} + c + d.V^{**2}.b.E$ (linéaire-exponentiel-exponentiel)
 $U = a.V^{**b}(1 + b) + c.V^{**2}(2 + b) + d.V^{**2}.b.E$ (linéaire-quadratique-exponentiel)
 $U = a.V^{**b}.exp(c.V^{**d}.E)$ (exponentiel-exponentiel-exponentiel)
 $U = (a.V^{**b}(1 + b) + c.V^{**2}(2 + b)).exp(d.V^{**b}.E)$ (exponentiel-quadratique-exponentiel)